

Всесоюзная Академия сельскохозяйственных наук
имени В. И. Ленина

Государственный Никитский ботанический сад
имени В. М. Молотова

Том XXI

Вып. 2

Н752

БИОХИМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ
ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ
ЮЖНЫХ ПОРОД

Под редакцией д-ра химических наук В. И. НИЛОВА



ДАКЦИОННО-ИЗДАТЕЛЬСКИЙ СЕКТОР
ВСЕСОЮЗНОЙ АКАДЕМИИ С.-Х. НАУК им. В. И. ЛЕНИНА
МОСКВА

1939

В. И. НИЛОВ, П. А. НЕСТЕРЕНКО,
Л. А. МИХЕЛЬСОН

ИЗМЕНЕНИЯ В ХИМИЧЕСКОМ СОСТАВЕ РАСТЕНИЙ ПРИ СКРЕЩИВАНИЯХ

В 1932—1933 гг. мы поставили себе задачу начать собирать материал по наследованию химических признаков у растений при их скрещиваниях с тем, чтобы сделать попытку к установлению закономерностей в наступающих у гибридов химических изменениях.

Материалом для изучения служили эфиромасличные растения, и химическому изучению подвергались только их эфирные масла как группа веществ, наиболее доступных точному химическому анализу.

Эта работа требовала участия различных специальностей. В частности, ботаническая и селекционно-генетическая работа проводилась отделом технических культур Никитского ботанического сада, химическая же часть исследований — его биохимической лабораторией.

В настоящей работе мы опубликовываем часть материалов по химической изменчивости в отношении первого поколения при скрещиваниях видов из рода *Ocimum*.

Описание материала

Для скрещиваний были взяты *Ocimum sanctum* Sims, «камфорный» базилик, и *Ocimum pilosum* Willd., «центральный» базилик.

Эти виды не были представлены отселектированными линиями и представляли собой популяции, сохранявшие при половом размножении видовые признаки, но гетерозиготные по количественному содержанию масла и количественному соотношению в нем различных компонентов.

Химический состав их масел характеризуется следующими данными.

Ocimum sanctum Sims: выход масла на сырой мате-

Библиотека Никитского
Филиала А.Н. СССР

п 902

риал 0,5%; на сухой — 2,3% d_{20}^{80} 0,9352; n_D^{20} 1,4650; состав масла: углеводородов: α -пинена, камфена, α -терпинена, дипентена — в сумме около 35%; d -камфоры около 60%, бизаболена около 4—5%, евгенола — следы. *Ocimum pilosum* Willd.: выход масла на сырой материал 0,11%, на сухой — 0,60% d_{20}^{80} 0,9070; n_D^{20} 1,4914; a_D — 13,50°. Состав масла: цитраля 40%, фенолов 4%, метилхавикола около 40%; сесквитерпенов 2—4% и небольшое количество амилового спирта.

Химический состав масел указанных видов определен специально производившимся в нашей лаборатории исследованием*.

Если бы нами была поставлена задача изучения индивидуальных растений, взятых для скрещивания популяций, то несомненно была бы найдена большая амплитуда изменчивости как по выходу масла, так и по соотношению в нем отдельных компонентов. Вероятно были бы обнаружены в пределах *O. canum* формы с высоким, низким и средним содержанием камфоры или различным содержанием цитраля среди форм *O. pilosum*. Для нас это не имело особого значения, так как анализ популяции ясно показал, что определенные вещества являются общими для пары скрещиваемых видов, другие же присутствуют только у одного из родителей. Так, например, мы видим, что цитраль и метилхавикол имеются только у *O. pilosum*, камфора только у *O. canum*. Фенолы имеются как у *O. canum*, так и у *O. pilosum*, однако состав их различен. Например, у *O. canum* обнаруживается евгенол и еще неизвестный фенол у *O. pilosum*, повидимому, евгенола нет, и фенолы представлены ближе не идентифицированным веществом.

В результате скрещивания *O. canum* \times *O. pilosum* и обратной комбинации (*O. pilosum* \times *O. canum*) были получены семена. Так как не было обнаружено никаких различий в поведении химических признаков гибридов

прямой и обратной комбинации, они в дальнейшем рассматривались вместе, без подразделений.

Каждое полученное из гибридных семян растение было занумеровано и вегетативно размножено до такого количества, которое позволяло бы изучить химический состав его масла. Таким образом от скрещивания *O. pilosum* \times *O. canum* было получено 61 растение и такое же количество образцов масла, которые изучались в отдельности. Следовательно, для родителей мы имеем средние показатели по химическому составу масла для популяций, тогда как для поколений гибридов изучались отдельно вегетативно размноженные растения, выросшие из каждого семени.

Для того чтобы иметь большее количество масла для анализа, проводилась двукратная срезка, первый раз в конце августа, в период цветения, и второй раз в конце октября — начале ноября, при отрастании.

Методы анализа эфирных масел

Отгонка масел производилась обычным методом, пеперонкой с паром в аппаратах полу заводского типа. Образцы полученных масел высушивались прокаленной глауберовой солью и поступали в анализ.

Прежде всего определялись физические константы масел: удельный вес d_{20}^{20} , коэффициент рефракции η_D^{20} и вращение плоскости поляризации α_D . Далее определялись: 1) процентное содержание цитраля взвалтыванием с 40% раствором сульфита при подкислении уксусной кислотой в колбах Кассия; 2) процентное содержание камфоры семикарбазидным методом Аскана, причем из общего количества карбонильных соединений, определяемых этим методом (камфора + цитраль), вычиталось количество цитраля, заранее определявшееся сульфитным методом. Разность представляла содержание камфоры; 3) процентное содержание фенолов путем взвалтывания определенного объема масла с 4% раствором NaOH в колбах Кассия; 4) процентное содержание метилхавикола методом Цейзеля, приспособленным к микронавескам (Микро-Цейзель по Грекору с обратным оттитровыванием неосажденного серебра из $AgNO_3$ по Фольгарду).

* Состав масел: *O. canum* определялся В. И. Ниловым и Е. С. Заболотной, *O. pilosum* — Л. А. Михельсон.

Результаты анализа эфирных масел гибридов первого поколения от скрещивания *O. pilosum* × *O. sapitum*

Каждое из имевшихся отдельно размноженных гибридных растений было подвергнуто химическому изучению. Результаты приведены в таблице 1.

Так как для родителей мы не имели индивидуальной характеристики кустов, а только средние показатели по химическому составу популяции, то сравнения были произведены по средним цифрам и для гибрида. Средние цифры для гибрида первого поколения были получены путем вычисления среднеарифметического значения из имевшегося 61 номера растений. На основании большого опыта по химической характеристике индивидуальных растений такое количество номеров мы считаем вполне достаточным для выведения средней характеристики.

Сопоставление химического состава эфирных масел родительских видов и гибридов первого поколения приводится в таблице 2.

Прежде всего таблица показывает, что менее всего в масле гибрида содержится цитрала (3,77%), далее идет камфора (6,9%), за ней фенолы (15%) и, наконец, преобладающими веществами являются метилхавикол (44,9%) и углеводороды (около 30% — вычислено по разности).

Можно сделать вывод, что чем сложнее вещество, тем большее количество его накапливается в масле гибрида. Одним из авторов настоящей работы уже высказывались соображения на этот счет, сводящиеся в общей форме к следующему положению:

«Если подвергать скрещиванию две формы, обладающие способностью синтезировать 2 вещества, причем одно из них более простое, находящееся у одного родителя, может служить исходным материалом для образования другого, более сложного, находящегося у другого родителя, то в первом поколении от скрещивания будет преобладать более сложное вещество».

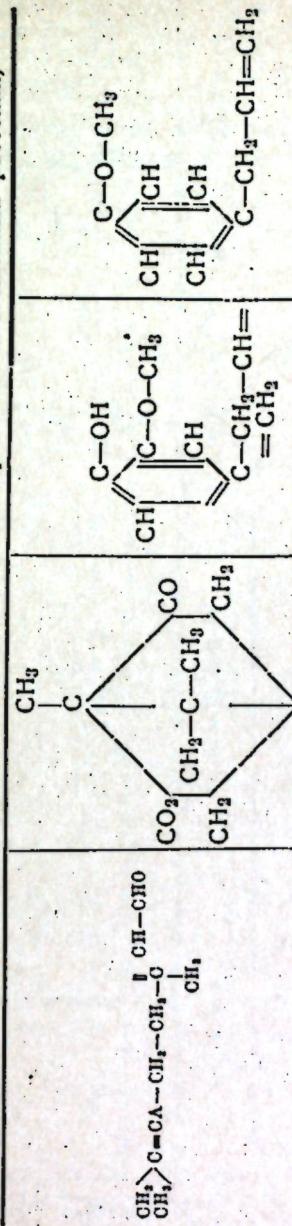
Рассматриваемый случай в известной мере подтверждает изложенное правило.

Таблица 1

Процентное содержание цитрала, камфоры, фенолов и метилхавикола в маслах различных номеров гибридов от скрещивания *O. pilosum* × *O. sapitum*

(Обычным шрифтом показано содержание цитрала, камфоры и т. д. в маслах 1-го укоса и мелким шрифтом — в маслах 2-го укоса, произведенного после отрастания омоложенных растений)

номер №	цитраль	камфора	фенолы	метилхавикол		
					1	2
57	4,76 1,50	0 4,13	18 16	43,49 51,56		
46	22 10	0 21,30	20 12	33,9 59,0		
54	8 4	0 2	14 14	24,5 31,6		
56	5,93 2	0 3,15	10 10	37,5 53,5		



Продолжение табл. 1

№ рнд	Ингредиент	Камфора	Фенолы	Метилцаникол	
				Фенилалан	Фенилалан
10	5,70 2	0 1,50		12 12	36,5 33,4
52	8 4	1,00 4,12		14 10	65,48 63,92
30	6 2	1,02 7,18		12 10	46,54 48,40
14	10 8	1,05 3,15		14 14	22,5 25,54
3	8 4	1,54 3,05		18 18	38,78 41,53
23	3 0	1,94 5,18		16 14	43,82 48,50
18	6 6	3,04 4,51		18 17	57,5 61,53
22	0 4	3,07 5,23		18 18	40,2 44,5
20	3 1	3,25 8,10		8 8	73,36 65,53
25	4 2	3,25 7,13		14 12	17,52 31,54
20	0 0	3,60 4,15		12 12	33,1 37,88
36	6 6	3,83 4,56		18 16	76,22 68,20
33	4 2	4,01 9,17		16 14	60,6 61,4
7	4 1	4,07 6,18		8 6	41,49 45,54
17	2 0	4,26 5,13		18 16	44,93 47,58
58	0 0	4,40 8,13		12 10	48,56 52,00
11	6 6	4,47 5,18		17 14	35,6 41,52
49	0 0	4,60 5,25		12 12	42,4 44,4
55	4 2	4,69 6,53		16 12	63,66 61,55
31	0 9	4,98 9,42		19 16	32,14 37,55

номер стр.	циграль	камфора	фенолы	метилхавикол	
				CH ₃ >C=CH—CH ₂ —CH ₂ —CH ₂ —C(=O)CH ₃	C—O—CH ₃
44	2	5,00 9,14	16 14	24,0 32,55	
51	2	5,31 6,18	16 14	32,20 34,74	
12	4	5,35 8,67	16 14	39,58 45,58	
41	2	5,46 9,36	24 20	49,0 52,53	
43	0	5,51 8,31	18 15	46,9 51,5	
4	0	5,61 7,82	14 12	60,1 57,58	
15	0	5,63 7,18	16 14	40,5 42,7	
1	0	5,70 10,20	16 14	20,4 23,52	
9	8	5,73 6,82	12 12	40,72 44,7	
35	4	6,40 9,55	14 14	44,77 48,57	
2	4	6,40 7,32	18 16	40,9 45,54	
50	0	6,45 7,13	10 18	28,5 33,7	
38	0	6,45 10,22	18 16	37,8 42,7	
61	2	6,59 9,13	16 14	63,42 65,55	
34	2	7,73 10,55	16 14	57,0 53,53	
42	4	7,93 9,18	14 14	47,58 49,55	
32	0	8,47 10,15	16 16	52,2 55,6	
40	0	8,50 14,20	16 14	43,4 49,4	
16	2	8,61 14,22	16 14	66,7 67,4	

Продолжение табл. 1

№ п/п	И н г р а л ь	к а м ф о р а	ф е н о л ы	метилхавикол	
				69,98	55,1 57,9
13	0	8,70 15,32	14 14		
13	4				
28	0	8,76 14,15	19 16		
28	0				
59	0	8,99 11,32	10 10		
59	0				
21	2	9,07 14,21	20 16		
21	0				
47	2	9,73 11,39	18 16		
47	0				
8	10	11 14,52	12 10		
8	8				
48	0	11,01 14,15	12 10		
48	0				
27	6	11,14 13,15	10 6		
27	6				
60	0	13,31 16,18	18 16		
60	0				
37	8	13,49 16,31	12 12		
37	4				
26	0	14,01 20,51	18 18		
26	0				
39	14	14,78 31,00	6 4		
39	6				
5	2	16,14 18,03	18 18		
5	2				
53	4	17,17 8,03	20 18		
53	0				
45	6	17,98 18,01	12 12		
45	6				
19	0	18,15 22,69	16 8		
19	0				
24	4	21,49 24,20	18 8		
24	2				
6	16	22,92 25,10	10 8		
6	6				

Рассмотрим поведение каждого вещества в отдельности. В масле одного из родителей (в популяции *O. pilosum*) цитрала находилось до 40%. Можно предположить, что если бы мы исследовали каждое растение этого вида, то обнаружили бы особи с меньшим его количеством, а также и с большим. В масле другого родительского вида (*O. sapum*) цитраль отсутствует. Если теперь взять характеристики масел из вегетативных поколений каждого сеянца гибридов, то оказывается, что в 20 из 61 случая цитраль отсутствовал совершенно. Только в одном случае количество его доходило до 22%. В среднем же популяция гибридов дает 3,77% цитрала. Следовательно, ни в одном случае (ни у одного сеянца) количество цитрала не дошло до количества, характерного для популяции вида *O. pilosum* (до 40%). Из этого мы делаем определенный вывод, что способность к образованию цитрала у гибридов первого поколения сильно понижена и в ряде случаев (до 1/3 всех изучавшихся гибридов) сводится к нулю.

Так как другой родитель (*O. sapum*) не содержит цитрала, то некоторое снижение в его образовании у гибрида можно было бы предполагать естественным. Однако полученные нами данные (в 20 из 61 случая цитраль не был для первого укоса открыт совершенно) заставляют предположить более сложное его поведение.

Камфора в популяции другого родителя (*O. sapum*) обнаруживается в количествах около 60%, у родителя же *O. pilosum* совершенно отсутствует. Гибриды в среднем содержат камфоры около 6,9%, при этом только в 5 случаях из 61 она не была открыта совершенно. В одном случае количество ее доходило до 22,9% и в 13 случаях было выше 10%. Следовательно, способность гибрида к образованию камфоры также снижена, однако она все же сильнее, чем для цитрала. Таким образом камфора имеет некоторые преимущества в своем образовании перед цитралем. Количество камфоры у гибридов ни в одном случае не достигает средней величины, характерной для популяции родителя.

Следующим по своему количественному содержанию компонентом являются фенолы. Они присутствуют как у одного, так и у другого родителя, хотя в разных ко-

Таблица 2

Выход масла (в %)	d _{20°}	n _D	Бензилбензонафталин в масле %			Фенолы в масле %	Гидрофобик в масле %	Фенолы в масле %			
			Бензилбензонафталин в масле %								
			20°	n _D	α _D						
на сырье	0,5	2,3	0,935	20°	1,4650	—	0	60			
на сухое вещество	0,60	0,9070	0,9070	—	—	0	60	0			
<i>O. sapum</i>	0,11	1,584	0,9576	1,4914	—13,5	40	0	40			
<i>O. pilosum</i>	0,334	1,584	0,9576	1,5063	+ 1,93	—	3,77	6,96			
Гибриды, F ₁ , среднее из 61 (1-й укос)	0,189	1,095	0,9540	1,5089	+ 2,45	—	10,27	13,24			
Гибриды, F ₁ , среднее из 61 (2-й укос)	0,189	1,095	0,9540	1,5089	+ 2,45	—	2,08	48,6			

личествах (в популяции *O. sapum* обнаруживаются лишь его следы, у *O. pilosum* — около 4%). Гибриды в среднем содержали 15% фенолов, причем они обнаруживались у всех без исключения номеров гибридов. Минимальное их количество было 6 и максимальное 20%. В 58 случаях из 61 количество фенолов было выше, чем среднее количество у популяции *O. pilosum*. Таким образом не подлежит сомнению, что способность гибридов к образованию фенолов оказалась усиленной.

Метилхавикол присутствует только в масле *O. pilosum* в количестве около 30—40%. В масле *O. sapum* его нет. Что касается гибридов, то среднее количество метилхавикола у гибридов равно 44,9%, при этом наименьшее наблюдавшееся было около 20%, наибольшее около 76% и в 52 случаях из 61 количество его было более 30%.

Можно заключить, что количество метилхавикола у гибрида не убывает, хотя положение его такое же, как у цитрала и камфоры, т. е. у одного родителя он присутствует, у другого его совершенно нет. При просмотре цифр можно установить, что количество метилхавикола имеет тенденцию к увеличению, так как среднее содержание его у гибридов превосходит таковое у популяции *O. pilosum*, а ряд номеров гибридов имеет вдвое большее количество метилхавикола, чем среднее количество его у популяции.

Терпеновые и сесквитерпеновые углеводороды могут быть определены количественно с трудом и очень неточно. Поэтому мы можем дать только приблизительные цифры, характеризующие тенденцию, но не дающие точного отражения в соотношениях этих компонентов.

В масле одного из родителей (*O. sapum*) они занимают довольно значительное место — около 40%, у другого (*O. pilosum*), наоборот, их очень мало (около 2% сесквитерпенов). Что касается гибридов, то хотя и невозможно было определить их количество в масле из вегетативно-размноженных индивидуальных сеянцев, однако, при анализе смеси масел всех номеров гибридов после многократных и тщательных фракционировок ока-

залось, что терпены^{*} общкой формулы $C_{10} H_{16}$ в масле гибридов отсутствуют. Если они и имеются, то в количествах, которые не могла открыть фракционная разгонка масла. Фракции же, кипящие выше метилхавикола (по нашему предположению сесквитерпены и сесквитерпеновые спирты), составляют в среднем около 20%. Таким образом способность к образованию цитрала, камфоры и терпеновых углеводородов формулы $C_{10} H_{16}$ оказалась значительно ослабленной у гибридов; способность же к образованию фенолов, метилхавикола и, повидимому, сесквитерпеновых углеводородов и спиртов, наоборот — несколько усиlena.

В общей форме мы это объясняем, исходя из следующих соображений:

1) большинство компонентов эфирных масел генетически между собой связано, так как в ряде случаев могут переходить из одного в другой (даже *in vitro*); во всяком случае для своего образования исходят из какого-то одного или быть может из нескольких, но весьма близких между собой веществ;

2) процессами образования настоящих терпенов и их производных в растениях управляют определенные группы ферментов, которые и определяют известный состав масла;

3) если при скрещивании соединяются два организма, причем вещества масла одного из родителей могут быть исходными для образования веществ другого родителя (или лежат на пути к образованию последних), то в первом поколении от скрещивания преобладает более сложное вещество (второго родителя).

Эти положения объясняют распределение веществ в масле гибрида первого поколения от скрещивания *O. pilosum* \times *O. sapum*.

В самом деле цитраль, который в масле *O. pilosum* занимал около 40%, у гибрида обнаруживается лишь в очень малых количествах (около 3—4%), а в ряде случаев совершенно отсутствует. Но мы знаем, что из

* Обычные терпеновые углеводороды, которые в составе масла *O. sapum* занимают около 35%.

всех веществ, найденных в исследовавшихся нами растениях, цитраль самое «простое» вещество в том смысле, что, исходя из него, можно получить ряд циклических («более сложных») терпенов. Экспериментально доказано (И. В. Виноградова), что линалоол при нагревании с алюминием переходит в камфору, но, с другой стороны, линалоол тесно связан с цитралем, так как оба эти вещества имеют одинаковый углеродный скелет и при окислении линалоола образуется цитраль.

Таким образом можно предположить, что камфора может явиться одним из возможных первых продуктов превращения цитрала. Если предположить, что оба эти вещества могут образоваться из какого-то третьего, более просто устроенного, то при возможности течения реакции в обоих направлениях, будет образовываться преимущественно камфора как продукт более сложный.

Это мы и наблюдаем в нашем случае: количество камфоры в масле гибрида явно выше, чем количество цитрала. Но камфора также не может удержаться в значительных количествах, так как от *O. pilosum* в гибрид привнесена способность к образованию фенолов, а известно, что даже *in vitro* удается превратить камфору в фенол-карвакрол (при нагревании с иодом). Тем более можно предполагать, что этот процесс более легко пойдет при участии соответствующих ферментов. Если даже так процесс не идет, то он может итти иначе: исходное вещество для образования камфоры и фенолов при данном условии должно преимущественно превращаться в фенол как более «сложное» вещество. Таким образом хотя камфора преобладает у гибрида над цитралем, однако, она в свою очередь уступает фенолу, и мы видим, что количество цитрала и камфоры катастрофически падает по сравнению с тем, что наблюдалось у родителей — фенолы при этом явно возрастают.

Вопрос поведения метилхавикола и углеводородов как терпеновых, так и сесквитерпеновых гораздо сложнее, и мы можем высказывать только предварительные соображения.

Факт, что метилхавикол и сесквитерпеновые углеводороды и спирты являются более «сложными» вещества-

ми, чём цитраль, камфора и фенолы, вряд ли ком-либо может оспариваться. Метилхавикол является феноловым эфиром, следовательно, его образование должна предшествовать стадия свободного фенола; что касается сесквитерпенов, то самое наличие в молекуле их 15 углеродов против 10 у обычных терпенов предопределяет совершенно особые пути их изменений. Замечательным является факт исчезновения терпеновых углеводородов формулы $C_{10}H_{16}$, несмотря на то, что у популяции *O. pilosum* их было до 35%. Следовательно, поведение некоторых компонентов эфирных масел при скрещивании растений находит себе объяснение, которое в ряде случаев позволит предсказать заранее результат скрещивания. Так, например, мы могли бы уже сказать, что при скрещивании растений, содержащих линалоол, гераниол, инерол, цитраль, цитронеллаль, с растениями, содержащими ментол, терpineол, пинокарвеол, борнеол, камфору, ментон, пulegon и т. д., будут преобладать последние, а при скрещивании этих последних с растениями, содержащими тимол, карвакрол (вероятно также ёвгенол, анетол и др.), наоборот, они уступят господствующее положение фенолам и их производным.

Ряд прогнозов, установленных нами для нескольких пар скрещивания по предварительным данным, находят себе подтверждение.

В ряде случаев, конечно, могут быть исключения, которые, как мы полагаем, лишь подтверждают общее правило.

Однако, наряду с предлагаемым для обсуждения правилом наследования химических признаков, в отношении терпенов считаем необходимым отметить также и ряд возникающих сомнений.

Прежде всего нужно дать объяснения, почему же у многих видов и сортов растений в составе их эфирных масел встречаются самые разнообразные компоненты и в том числе такие, которые с точки зрения приведенного правила должны взаимно исключаться. Так, например, в нашем же случае у *O. pilosum* в масле присутствуют цитраль и метилхавикол, причем оба в значительных количествах. Казалось бы, что раз имеется

возможность к образованию более сложного метилхавикола, то он и должен преобладать в масле, подавляя цитраль. Или в случае кориандра, где мы имеем в масле из семян линалоол и терпеновые и циклические углеводороды, — дипентен, терпинолен и др. Казалось бы, что переход от линалоола к циклическим углеводородам не должен представлять особых затруднений, и раз имеется налицо образование этих углеводородов, то они должны были бы накапливаться по крайней мере в большем, чем линалоол, количестве. Тем не менее мы этого не наблюдаем, а видим обратное.

Наконец, в рассматриваемом нами случае гибридов можно было бы ожидать совершенное исчезновение цитрала и камфоры и переход свободных фенолов в соответствующие феноловые эфиры.

Было бы неправильно думать, что все органы растения содержат одинаковые ферментные аппараты. Можно представить огромное количество материалов из морфологии, анатомии, физиологии и химии растений, свидетельствующих о значительной дифференцировке органов и тканей. Вернее будет предположить, что каждому органу, или каждому участку органа, выполняющему определенную функцию, должен соответствовать: 1) вполне определенный ферментный аппарат (с теми или иными отклонениями от соседних органов или участков тканей), а следовательно и 2) вполне определенный и специфический состав эфирного масла, вырабатываемого данным органом или участком ткани. Наличие же в составе масла компонентов, казалось бы не могущих присутствовать одновременно, объясняется самим способом перегонки масла. В растении же компоненты совмещены не были, и каждый из них образовывался в соответствии с ферментным аппаратом, действовавшим в данном участке ткани. Это находит подтверждение в любом анализе растения, произведенном с предварительным расчленением его на органы. Так, масло из семян *Heracleum Lehmannianum* содержит, как и многие другие виды *Heracleum*, сложные эфиры октилового и других насыщенных спиртов жирного ряда. В масле, полученном при перегонке листьев этого растения, октиловый и другие спирты вовсе отсутствуют, но имеется

большое количество (до 80%) анетола. При перегонке же целых растений в масле получается смесь этих веществ. Между тем образование их в растении присуще разным органам и происходит явно различными путями. По полученным данным (В. И. Нилов и Д. Д. Понпа) можно видеть, что образование различающихся по своему составу масел происходит, например, в листьях различных ярусов, точно так же имеются различия и в составе масел одного и того же листа, но различных его участков.

В связи с этими последними соображениями рассмотрим, как изменяется масло исследованного нами гибрида в зависимости от различных сроков уборки его урожая. В таблице 1 приведены данные по первой уборке урожая, имевшей место в конце августа — начале сентября, а также * и по второй уборке, после отрастания, имевшей место в конце октября — начале ноября.

Основными органами, накапливающими эфирное масло у базиликов, являются листья. Помимо того, что они занимают главную массу урожая по своему весу, они выделяются и по содержанию масла.

При первой уборке урожая базилика были собраны вполне созревшие растения, у которых были представлены все ярусы листьев (поэтому и сравнение с родительскими видами мы проводили только по первой уборке). При второй же уборке (при отрастании) мы имели омоложенные растения, к тому же развивающиеся в более прохладное время года, у которых нижние ярусы листьев были сильнее представлены, и соотношение листьев различных ярусов было иным.

При внимательном просмотре таблицы 2 можно убедиться, что изменения в свойствах масел совершенно закономерны и выражаются в следующем.

1. Средний выход масла при первой уборке гибридов F_1 от скрещивания *O. sativum* \times *O. pilosum* — 0,334% (1,584% на сухой вес), при второй уборке — 0,189% (1,095% на сухой вес).

Следовательно, вторая уборка показывает пониженный

* Данные по второй уборке в таблице 1 набраны мелким шрифтом.

выход масла, что особенно наглядно видно не только из средних цифр, но также и из серий произведенных определений, итог которых представлен следующими данными:

	Число случаев при определении выхода	
	на сырой вес	на сухой вес
Всего исследовалось номеров вегетативных поколений сеянцев гибридов	61	61
Из них:		
а) выход масла при первой уборке больше, чем второй	60	52
б) выход масла при первой уборке равен выходу при второй уборке	0	1
в) выход масла при первой уборке меньше, чем при второй	1	8

Пониженный выход при второй уборке в первую очередь объясняется тем, что, как это установлено в ряде других случаев, листья нижних ярусов всегда содержат меньшее количество масла, чем листья средних ярусов и верхушечные. Несомненно, что при обрезке кустов при первой уборке произошло значительное омоложение и при второй уборке процент нижних ярусов листьев в урожае был значительно больший, чем у нормально развивающихся растений, что и вызвало понижение выходов. Наряду с этим можно предполагать, что при отрастании базилика на выход масла повлияло и понижение температуры осеннего периода.

2. Средний удельный вес масла гибридов при первой уборке урожая равен 0,9576 при 20° , при второй же уборке — 0,9540. Кажущееся на первый взгляд незначительным понижение среднего удельного веса масла при второй уборке урожая получает неопровергнутое убедительность, если сравнить данные по каждому номеру гибридов. Это сравнение показывает, что только в одном случае из 61 удельный вес масла при первой уборке оказался меньшим (на величину 0,0017), чем при второй; во всех остальных 60 случаях было наоборот.

3. Средний коэффициент рефракции масел гибридов при первой уборке урожая — 1,5063, при второй уборке — 1,5089, т. е. выше, чем при первой. Оказывается, что это повышение коэффициента рефракции наблюдается в 59 случаях из 61. Только 2 случая представляют собой исключения (в одном случае на величину 0,0007, в другом на 0,0045).

4. Среднее вращение плоскости поляризации для первой уборки несколько ниже ($+1,93^{\circ}$), чем для второй ($+2,45^{\circ}$).

5. Среднее количество цитраля в масле первой уборки урожая равно 3,77%, для второй уборки — 2,08%. Пониженное количество цитраля при второй уборке подтверждается также рассмотрением данных по анализу каждого номера гибрида:

	Число случаев
Изучено всего номеров гибридов	61

Изучено всего номеров гибридов	61
Из них:	
а) цитраля при первой уборке было больше, чем при второй	35
б) цитраля было равное количество при первой и второй уборке	24
в) цитраля при первой уборке меньше, чем при второй	2

	Число случаев
Изучено всего номеров гибридов	61

Изучено всего номеров гибридов	61
Из них:	
а) камфоры при первой уборке было меньше, чем при второй	60
б) количество камфоры равно при первой и второй уборке	0
в) камфоры при первой уборке больше, чем при второй	1

6. Среднее содержание камфоры при первой уборке равно 6,96%, при второй — 10,27%. Следовательно, наблюдается повышение содержания камфоры при омоложении растений. Это же подтверждается и при рассмотрении данных конкретно по каждому номеру (см. стр. 23).

Закономерное увеличение процента камфоры при омоложении растений не подлежит сомнению.

7. Среднее содержание фенолов при первой уборке выше (15%), чем при второй (13,24%). То же подтверждается при рассмотрении данных по каждому номеру:

	Число случаев
Изучено всего номеров гибридов	
Из них:	
а) при первой уборке фенолов было больше, чем при второй	61
б) процент фенолов одинаковый при обеих уборках	41
в) при первой уборке фенолов меньше, чем при второй	19
	1

Таким образом при омоложении количество фенолов закономерно уменьшается.

8. Среднее содержание метилхавикола при первой уборке урожая ниже (44,9%), чем при второй (48,6%). Это подтверждается и при рассмотрении данных по каждому номеру гибридов в отдельности.

	Число случаев
Изучено всего номеров гибридов	
Из них:	
а) при первой уборке метилхавикола было меньше, чем при второй	61
б) процент метилхавикола одинаков при обеих уборках	54
в) при первой уборке метилхавикола больше, чем при второй	0
	7

Изложенное выше убеждает нас, что при омоложении растений происходят существенные и совершенно закономерные изменения, как в выходе, так и в составе масла. В нашем конкретном случае при омоложении гибридов первого поколения от скрещивания *O. pilosum* × *O. sapidum* эти изменения свелись к следующему:

- 1) выход масла понизился;
- 2) удельный вес масла уменьшился;
- 3) коэффициент рефракции увеличился;
- 4) вращение плоскости поляризации возросло в положительную сторону;
- 5) процент цитрала и фенолов уменьшился;
- 6) процент камфоры и метилхавикола увеличился.

Ряд исследований, которые в последнее время проведены В. И. Ниловым и Д. Д. Понпой в отношении выхода и состава эфирных масел у листьев различных ярусов мяты, монарды, герани и других растений, показывают, что напряжение маслообразовательного процесса и состав вырабатываемого масла в листьях различных ярусов закономерно изменяются, что определенным ярусам листьев соответствует определенный выход и состав масла. В свете этих данных те результаты, которые получены нами при сравнительном изучении масел гибридов первого и второго урожая, не кажутся необычайными и полностью объясняются омоложениями растений, новыми соотношениями между листьями различных ярусов при второй уборке урожая.

При омоложении родительских форм в свойствах их масел происходят совершенно аналогичные изменения и в тех же направлениях, что и у гибридов (табл. 3).

Следовательно, одни и те же в биологическом отношении органы, например листья, в зависимости от своего положения на растении, могут обладать различающимися биохимическими функциями и вырабатывать различные вещества из группы терпенов.

Из сопоставления данных по изменению состава масла при омоложении растений можно предположить, что самые нижние листья нашего гибрида способны накапливать заметные количества цитрала, наличие которого начинает убывать в листьях, соответственно взятых из

Таблица 3

Название растений	Время уборки	Выход масла в % на сырое вещество	Выход масла в % на сухое вещество			Камфора	Цитраль Метилхавикол	— в процентах
				20° d_{20}°	20° n_D^{20}			
<i>Ocimum satum</i>	1-я уборка 2/IX	—	—	—	—	49,19	—	—
	2-я уборка 31/X	—	—	—	—	69,50	—	—
<i>Octimum pilosum</i>	1-я уборка	0,11	0,60	0,9049	1,4872	—	38	—
	2-я уборка	0,07	0,252	0,9018	1,4960	—	16	—

более верхних ярусов. Камфора способна накапливаться в листьях, расположенных между самыми нижними и средними ярусами. Средние же и верхушечные ярусы — наряду с тем, что обладают более высоким содержанием масла — также преимущественно вырабатывают фенолы, метилхавикол и углеводороды.

Несомненно, что аналогичная (или близкая к ней) диференцировка заключается в любом листе (при учете его нижней, средней и верхушечной доли).

В заключение необходимо обратить внимание еще на следующее явление. Если взять такие показатели, как выход масла (средние данные по всем номерам гибри-

дов), то оказывается, что его выход у гибридов является средним между выходами у родителей. Если же мы возьмем удельный вес масла, коэффициент рефракции, количество фенолов, то увидим, что эти данные у гибридов превосходят по своей величине соответствующие данные у родителей. Так, например, у *O. pilosum* d_{20}° 0,9070, *O. satum* d_{20}° 0,9352, а у гибрида 0,9576; коэффициент рефракции у *O. pilosum* 1,4914, *O. satum* 1,4650, а у гибрида 1,5063. В данном случае можно было бы говорить о своеобразном химическом явлении гетерозиса. Удельный вес и коэффициент рефракции до известной степени являются показателями «сложности» молекулы вещества (особенно коэффициент рефракции). Если исходить из общего правила, по которому в первом поколении от скрещивания должны преобладать более «сложные» вещества, а менее «сложные» могут или исчезнуть совершенно или находиться в гораздо меньшем количестве, то повышение таких показателей, как удельный вес и коэффициент рефракции, должно быть неизбежным.

Обычно в практике явление гетерозиса характеризуется более могучим ростом и размерами организма. Если предположить, что размеры организма определяются интенсивностью образования гормона роста и что при отдаленных скрещиваниях в первом поколении соотношение исходных веществ для образования этого гормона и ферментов, регулирующих процессы его образования, таково, что это вещество преимущественно накапливается, то гигантское развитие гибридов станет понятным.

Выводы

1. При скрещиваниях растений, содержащих эфирные масла, сталкиваются два процесса:

а) Процесс образования масла, который происходит в различных клетках органов растений. Этот процесс локализирован в микроскопических отдельностях и подчинен общему режиму ткани, в которой каждая отдельность расположена. Направление реакций в каждой такой отдельности подчинено общему членам высказанному правилу, а именно: процесс пойдет по схеме того родителя, который приспособлен вырабатывать более сложное вещество.

б) Процесс образования макроорганов растения или участков тканей, несущих определенные общие функции.

2. Эти оба процесса зависимы друг от друга только постольку, поскольку 2-й процесс предоставляет плацдарм для первого, направление же первого определяется самостоятельно, исходя из конкретного соотношения исходных веществ и ферментного аппарата в данной точке.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аржаткин Г. Ф. — "Новый источник анетола" (исследование эфирного масла борщевника Негасеум Lehmannaum Bge). Социалистическое растениеводство X Всесоюзному съезду Ленинско-ко комсомола. 1936 г. стр. 227—236.
2. Виноградова И. В. — "Изомеризация линалоола в камфору при действии алюминия". 1931 г. Журнал общей химии, т. I, в. 6, стр. 660—667.
3. Демьянов Н. Я., Нилов В. И. и Вильямс В. В. — "Эфирные масла: их состав и анализ". Госиздат. Москва.
4. Михельсон Л. А. — "О составе эфирного масла из Ocimum pilosum Willd.", рукопись.
5. Михельсон Л. А. и Нилова В. П. — "Влияние внешних факторов на выход эфирного масла из камфорного базилика (Ocimum canum Sims) и содержание камфоры в масле". 1936 г. Труды Гос. Никитского Ботанического сада им. Молотова, т. XX, в. 1, стр. 129.
6. Нилов В. И., Вильямс В. В. и Михельсон Л. А. — "О превращениях эфирных масел в растениях", 1929 г. Записки Никитского Ботанического сада, т. X, в. 3.
7. Нилов В. И. — "Закономерности в биосинтезе растений". Социалистическое растениеводство, 1933 г., серия А, № 7.
8. Нилов В. И. — "Химическая изменчивость растений и ее значение в систематике и селекции", 1935 г. Социалистическое растениеводство, № 11.
9. Нилов В. И. — "Химическая изменчивость растений", 1936 г. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, серия III, № 13, стр. 3—29.
10. Нилов В. И. — "Закономерности в химической изменчивости растений", 1937 г. Известия Академии наук.
11. Нилов В. И. и Попова Д. Д. — "Некоторые данные по биохимии перечной мяты".
12. Снегирев Д. П. — "Химические изменения в составе эфирного масла при скрещивании". Сборник работ по биохимии культурных растений, 1936, т. V, стр. 245.
13. Тимирязев К. А. — "Дарвинизм и селекция", 1937 Москва. ОГИЗ. Сельхозгиз.

Т. И. КНИШЕВЕЦКАЯ

О СОСТАВЕ ЭФИРНОГО МАСЛА ГИБРИДОВ БАЗИЛИКА

Из работ по изучению генетики химических признаков и направленности возможных химических новообразований при отдаленной гибридизации различных видов растений в нашу задачу входила химическая характеристика гибридов F_1 Ocimum Sp. № 49 \times Ocimum canum, полученных П. А. Нестеренко.

Эфирное масло участвующих в гибридизации родительских видов базиликов по предварительному изучению характеризовалось следующим составом.

В состав эфирного масла Ocimum Sp. № 49 по исследованиям Л. А. Михельсон (1) входит: около 65% метилхавикола, 28—30% линалоола, 4% фенола, точно не идентифицированного, возможны следы цинеола.

В масле другого исходного вида, Ocimum canum, по анализам В. И. Нилова, Е. С. Заболотной (1) и Д. П. Снегирева (2), обнаружены следующие компоненты: d-камфора, α -пинен, камфен, дипентен, α -терпинен, евгенол и сесквитерпен-бизаболен. Основным компонентом является d-камфора, составляющая около 60% масла.

При скрещивании названных видов базиликов в F_1 было получено 8 растений. В 1936 г. каждый куст был индивидуально вегетативно размножен до количеств, позволяющих произвести химический анализ их масел. За вегетационный период было снято два урожая зеленой массы. Первая срезка растений была произведена 8—9 августа и вторая 10—15 октября. Отгонки подвергались целые растения, срезанные в период полного цветения.

В прилагаемой таблице 1 приводим результаты перегонок: выход масла и его физические и химические константы, а также процент содержания фенолов и камфоры по каждому клону и каждой срезке отдельно. Содержание метилхавикола определялось по каждому клону в смеси масел обоих срезов.

Таблица 1

	Марка масла	Марка материала	Выход масла в %	Содержание в %			
				20° d	n _D	Э. ч.	Э. ч. п. А.
1	9/VIII	0,38	1,17	0,9224	1,4770 ^{25°}	5,56	51,27
	10/X	0,30	1,35	0,9214	1,4813 ^{15°}	+15,3°	—
2	9/VIII	0,50	2,18	0,9220	1,4789 ^{25°}	+4°	—
	10/X	0,30	0,81	0,9209	1,4831 ^{15°}	+10,9°	4,55
3	9/VIII	0,40	1,65	0,9128	1,4730 ^{25°}	+13,5°	—
	10/X	0,30	1,26	0,9128	1,4805 ^{15°}	+8,25°	—
4	10/VIII	0,35	1,64	0,9206	1,4735 ^{25°}	+4,25°	10,32
	15/X	0,24	0,76	0,9201	1,4810 ^{15°}	+13,25°	—
5	10/VIII	0,31	1,39	0,9112	1,4750 ^{25°}	+6,15°	—
	15/X	0,10	0,38	0,9128	1,4920 ^{15°}	—	—
6	10/VIII	0,25	1,06	0,9003	1,4711 ^{25°}	+7,7°	19,58
	15/X	0,10	0,60	0,9053	1,4765 ^{15°}	+7°	—
7	10/VIII	0,57	2,46	0,8945	1,4620 ^{25°}	+4,5°	13,01
	15/X	0,25	0,95	0,8965	1,4700 ^{15°}	+1°	—
8	10/VIII	0,22	0,91	0,9047	1,4690 ^{25°}	+7,5°	13,21
	15/X	0,13	0,51	0,9012	1,4763 ^{15°}	+1°	95,65

Из этой таблицы можно сделать следующие выводы:
 1) выход масла из растений второй срезки значительно снижается, 2) в масле этой же срезки имеется тенденция уменьшения угла вращения, 3) содержание камфоры и метилхавикола во всех гибридных растениях показывает на явное уменьшение по сравнению с содержанием последних в исходных видах.

Ввиду ограниченных количеств масла не представлялось возможным подвергнуть полному химическому исследованию каждый клон в отдельности. Учитывая незначительную разницу в свойствах масел между отдельными клонами, члены для подробной химической характеристики первого гибридного поколения были слиты вместе масла всех восьми растений. В смеси масел определены: камфора — 18,23% и метилхавикол — 17,7%.

Для выделения фенолов масло обрабатывалось 3% раствором NaOH. Выделенные фенолы имели запах евгенола с посторонней примесью.

Освобожденные от кислот фенолы подвергались фракционировке, отдельные фракции характеризовались следующими свойствами:

№ фракций	t° кипения	d	20°	n _D
		20°	17°	
1	до 200°	—	—	1,5051
2	200°—220°	1,0435	—	1,5430
3	220°—235°	1,0354	—	1,5390
4	235°—238°	1,0513	—	1,5430
5	238°—240°	1,0524	—	1,5430

Полученный из пятой фракции фенилуретан с температурой плавления 95,5° подтверждает наличие евгенола. Однако, судя по неустойчивой точке кипения и наличию постороннего запаха, мы здесь, повидимому, имеем смесь фенолов.

Порция масла, освобожденного от фенолов, в количе-

стве 100 г подвергалась разгонке при атмосферном давлении. Определение физических констант по фракциям не позволяет судить о наличии определенных компонентов вследствие присутствия камфоры, отразившейся на константах (табл. 2).

Таблица 2

№ фрак- ций	т° кипения	% содержа- ния фрак- ций в масле	d_{20}^{20}	n_D^{24}	α_D
1	170°—185°	7,0	0,9100	1,4690	—
2	185°—195°	23,6	0,9144	1,4682	+12,0
3	195°—200°	34,6	0,9209	1,4720	+9,0
4	200°—210°	11,0	0,9285	1,4783	+11,0
5	210°—215°	15,7	0,9357	1,4878	+11,0

В пятой фракции с наиболее высокой температурой кипения определялся метилхавикол, содержание его составляет 21,8%.

Вторая порция масла, также освобожденного от фенолов, в количестве 130 г подвергалась фракционированной перегонке в вакууме при 10 мм разрежения. Получены 4 фракции со следующими свойствами (табл. 3).

Таблица 3

№ фрак- ций	т° кипения	Вес фракции в г	% содержа- ния фрак- ций в масле	d_{20}^{20}	n_D	α_D	№ спи- ров
1	65°—70°	32,42	24,9	—	—	—	—
2	72°—85°	59,30	45,6	0,9137	1,4743	+15°	37
3	90°—105°	23,60	18,0	0,9182	1,4832	+7°	36
4	105°—110°	4,12	3,17	—	—	—	48

Количество спиртов определялось формилированием по Глишичу.

Часть первой фракции (t^o к. 65—70°) разгонялась над металлическим натрием, при этом почти все масло отгонялось при температуре 160—170° и несколько последних капель — при 170—173°. Свойства полученных фракций следующие:

$$1. \quad t^o \text{ к. } 160—170^\circ \quad d_{20}^{20} \quad n_D^{20} = 1,4658, \alpha_D +35,20^\circ \\ 20^\circ \quad 0,8776 \quad n_D^{20} = 1,4670.$$

Доказать присутствие в этой фракции α -пинена путем получения его производного — нитрозохлорида не удалось. Путем окисления этой фракции щелочным раствором $KMnO_4$ получены кристаллы нопиновой кислоты с температурой плавления 122—124°. Наличие небольшого количества кристаллов не дало возможности повторной перекристаллизацией добиться более четкой точки плавления.

Параллельно велось окисление водным раствором $KMnO_4$, в результате получены кристаллы с температурой плавления 185—186°, близкой к температуре плавления $\alpha\alpha'$ -докси- α -метил- α -изопропил-адипиновой кислоты — продукту окисления α -терпинена.

Остаток выделенного масла, не вступившего в реакцию с $KMnO_4$, имел четкий запах цинеола и при взбалтывании с 50% раствором резорцина нацело закристаллизовался. Цинеол-резорцин был разложен 10% раствором $NaOH$, извлечен эфиrom, и после отгонки последнего оставшийся цинеол был еще раз обработан 50% раствором резорцина. Полученные кристаллы после перекристаллизации из бензола плавились при 80°.

Для доказательства — в этой фракции камфена было взято 7 см³ масла и проведена реакция перевода камфена в изоборнеол. Получена сиропообразная жидкость с четким запахом борнеола, позволяющая предположить присутствие камфена, однако кристаллов изоборнеола получить не удалось.

Таким образом в 1-й фракции считаем доказанным наличие β -пинена, α -терпинена и цинеола; наличие кам-

фена хотя и вероятно, однако требует еще проверки.

Во 2-й фракции ($t^{\circ}\text{K}$. 72—85°) доказано присутствие камфоры, получен ее семикарбазон с температурой плавления 234—235°.

Семикарбазон смешивался с двойным количеством кристаллической щавелевой кислоты и отгонялся с водяным паром, в холодильнике осаждались кристаллы камфоры с температурой плавления 177°.

После выделения из 2-й фракции камфоры масло нагревалось с металлическим натрием в течение нескольких часов в вакууме при 40°. Из полученного алкоголята натрия был получен твердый фталевый эфир, часть которого после перекристаллизации из бензола плавилась при 182°. Твердый фталевый эфир омылялся спиртовой щелочью, разбавлялся водой и извлекался эфиром, для очистки отгонялся с водяным паром. Во время отгонки в холодильнике осаждались кристаллы с характерным запахом борнеола, которые после просушки плавились при 203°, что подтверждает наличие борнеола.

Наличие в эфирном масле у одного из родителей (*Ocimum* sp. № 49) до 30% линалоола заставило нас искать присутствие последнего в гибридах. Были взяты две порции 2-й фракции, из одной камфора была удалена, другая не обрабатывалась солянокислым семикарбазидом. Обе порции окислялись хромовой смесью, и ни в одной из взятых проб цитрального запаха не чувствовалось.

Учитывая растворимость линалоола в разведенном спирте, 2-я фракция выбалтывалась 67% спиртом. Из разбавленного водой спиртового раствора эфирное масло выделялось серным эфиром.

После просушки и отгонки последнего масло имело следующие константы:

$$d_{20}^{20} 0,9197, n_D^{20} 1,4745.$$

Из этого масла была выделена камфора. Освобожденное от камфоры масло извлекалось эфиром, после отгонки которого остаток представлял сиропообразную массу с борнеольным запахом. Эта масса начала быстро выкристаллизовываться. После перекристаллизации из эфира были получены белые кристаллы, которые при 230° при-

обретали металлический блеск, заметное плавление с разложением кристаллов наблюдалось при 233°.

Масло, не растворившееся в 67% спирте, подвергалось многократной обработке для удаления следов камфоры. Освобожденное от последней масло перегонялось при температуре 175—187° и имело следующие свойства:

$$d_{20}^{20} 0,8866, n_D^{20} 1,4680.$$

На основании предположения присутствия в этом образце дипентена, масло подвергалось бромированию, в результате чего получена густая жидкость. Кристаллы производного дипентена не были получены.

Таким образом во 2-й фракции считаем доказанным наличие камфоры, борнеола и неисследованного кристаллического вещества с температурой плавления 233°.

Несмотря на присутствие в одном из родителей довольно высокого процента линалоола, нам не удалось доказать его присутствие в гибридных растениях.

3-я фракция масла по точке кипения и свойствам близка к метилхавиколу.

Для доказательства последнего 5 см³ фракции окислили 3% раствором KMnO₄, в результате чего были получены кристаллы аниновой кислоты с температурой плавления 184°. Таким образом присутствие в этой фракции метилхавикола вне сомнения.

Для разделения метилхавикола и, возможно, присутствующего в данной фракции анетола часть этой же фракции обрабатывалась уксуснокислой ртутью по методу *Balbiana L.* Анетол не был обнаружен.

Резюмируя результаты исследования масла гибридов названных видов базиликов, мы считаем, что в его составе имеются в наличии: β -пинен, α -терпинен, цинеол, d-камфора, борнеол, метилхавикол, евгенол и, повидимому, камfen и кристаллическое вещество с температурой плавления 233°.

Нахождение в масле гибридов борнеола, не свойственного ни одному из родителей, и отсутствие линалоола, входящего в состав масла одного из скрещенных видов, заставляет предполагать наличие глубоких

изменений, происходящих в синтетической деятельности растений под влиянием отдаленной гибридизации.

В нашем случае процесс маслообразования у гибридов характеризуется потерей линалоола и появлением нового вещества — борнеола.

Этими же причинами объясняется и значительное снижение у гибридов содержания метилхавикола * (17,7% против 65% у *Ocimum* (Sp. № 49), а также и камфоры (18,2% против 65—70% у *Ocimum canum*).

Исследование следующих поколений этой комбинации представляет большой интерес в смысле наблюдения над образованием борнеола и линалоола при расщеплении гибридов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Нилов В. И. и Заболотная Е. С. — О составе эфирного масла из базилика камфорного, 1936 г. Эфирные масла СССР. Труды Государственного Никитского ботанического сада им. Молотова, том XX, вып. I, стр. 123.
2. Снегирев Д. П. — Химические изменения в составе эфирного масла при скрещивании. 1936 г. Сборник работ по биохимии культурных растений, том V. Изд. Всесоюзного института растениеводства.

В. И. НИЛОВ, О. Н. ПАВЛЕНКО,
Е. П. ЛАПИНА

НЕКОТОРЫЕ БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ

Главнейшими функциями листьев растений являются фотосинтез и дыхание, однако совершенно очевидно, что этим не исчерпывается полностью их назначение.

Листья различных ярусов растений неодинаковы как в морфологическом отношении, так и по некоторым анатомическим и физиологическим признакам.

Впервые обстоятельно этот вопрос изучался В. Р. Заленским (1904), который начал с того, что подверг анатомическому изучению листья различных ярусов одного и того же растения, при этом им было обнаружено изменение длины жилок листа, приходящееся на единицу его поверхности, в зависимости от высоты его прикрепления на стебле. Оказалось, что чем выше положение листа на стебле, тем сильнее развита его нервация.

В дальнейшем В. Р. Заленский установил, что величина клеток мезофилла всегда оказывалась тем меньшей, чем выше было положение листа на стебле. Аналогичное явление наблюдалось также в отношении замыкающих клеток устьиц, клеток эпидермиса и других клеток, образующих лист. Им отмечено также закономерное возрастание числа устьиц на единицу поверхности листа по мере удаления их расположения от корневой системы.

В работах Yapp (1912), Heuser (1915), Rippel (1919), Rübel (1920), Huber (1924) закономерности, установленные Заленским, нашли полное свое подтверждение.

Позднее в ряде работ Н. А. Максимова, Т. А. Красносельской-Максимовой, О. Александровой, С. Д. Львова и Л. Н. Березнеговской, В. А. Новикова было показано,

* Впрочем, о содержании метилхавикола нельзя судить вполне определенно, так как изучалось только 8 номеров гибрида. Возможно, что при исследовании большего количества номеров были найдены более богатые метилхавиколом формы.

что листья нижних ярусов содержат больше влаги, чем листья верхних ярусов.

Так, например, из работы Максимова и Красносельской-Максимовой видно, что листья подсолнечника 7-го снизу яруса содержали 462 части воды, тогда как листья 11-го яруса — 396 частей, 14-го — 365, 16-го — 357.

В отношении транспирации листьев также было указано В. А. Александровым (1922), что верхние листья испаряют влагу значительно энергичнее, чем нижние; так, например, в одном из опытов лист подсолнечника 10-го яруса испарил в час на квадратный дециметр поверхности 189 мг, лист 18-го яруса — 245 мг, 24-го — 339 мг. В ряде опытов, проведенных различными методами, получены сходные результаты, которые не оставляют никаких сомнений в существовании общей закономерности. Только самый верхний лист иногда обнаруживал некоторое отклонение в том смысле, что количество испаряемой им воды было несколько ниже, чем у предыдущих. Аналогичные результаты еще ранее были получены В. Заленским, но не были им своевременно опубликованы.

Прингстейм (1906) впервые обнаружил, что осмотическое давление верхних ярусов листьев у суккулентов значительно более высоко, чем у нижних листьев. Точно так же и ассимиляционный процесс в листьях верхних ярусов протекает более интенсивно, чем в нижних (Александрова, 1923).

Характерной чертой всех указанных работ было стремление показать правильное и постепенное нарастание или падение того или иного признака или процесса в последовательном ряде ярусов листьев.

Вопрос о закономерном изменении листьев различных ярусов получил разрешение в работах Н. П. Кренке и его учеников, посвященных исследованиям морфологии листьев.

О рассматриваемом явлении Н. П. Кренке пишет следующее: «Онтогенетическая изменчивость возрастных признаков, в частности морфологических признаков листьев, заключается в том (например, для расчлененности листьев), что в наиболее развитой форме явления листья, начиная с нижних ярусов, постепенно услож-

няются, доходя до максимума усложнения в некоторой промежуточной зоне побега, а затем кверху снова упрощаются, хотя и не идентично листьям нижнего яруса.

Таким образом в наиболее выраженным виде эта изменчивость показывает криволинейную корреляцию расчлененности с ярусами растения. Конечно в определенных условиях развития и на определенных побегах индивидуума может быть отражена не полная кривая, а та или иная ее часть. То же относится и к различным систематическим единицам».

Исходя из установок Н. П. Кренке, мы пришли к необходимости более подробного изучения ряда биохимических свойств листьев различных ярусов.

Это тем более представляло интерес, что в последнее время Б. А. Рубиным (1936) было выдвинуто предположение, что листья скороспелых сортов растений обладают относительно большей гидролитической функцией по инвертазе, чем позднеспелые сорта. Это нашло подтверждение для лука, капусты, свеклы и в настоящее время широко разрабатывается для ряда культур — в том числе и для плодовых.

Исследования над процессами дозревания в лежке зимних сортов груш «Деканка» и «Фердинанд», проделанные в нашей лаборатории (Н. Ф. Соколовой, Е. С. Заболотной и К. Е. Горбань), совершенно отчетливо показывали, что перед окончательным созреванием у этих сортов груш происходит значительная инверсия сахарозы и обогащение плода моносахаридами. После того как этот процесс достигал максимума своего развития, плоды уже не могли больше храниться и быстро портились.

Таким образом окончательному созреванию (перезреванию) плода предшествовало значительное усиление гидролитической функции в околоплоднике. Так как эти результаты были получены для большого количества случаев, то мы считаем их вполне достоверными, и нам кажется, что эти данные в некоторой степени подтверждают предположение Б. А. Рубина.

Однако, если производить определения скороспелости сортов по направленности действия инвертазы в листьях, то встают вопросы, какие же листья нужно

брать для такого рода определений, нижние, средние или верхние, и вообще имеется ли в этом отношении между ними разница и если да, то в чем она заключается. Наконец, столь же важно изучить, как меняется этот показатель в онтогенетическом развитии самого органа и под влиянием различных внешних воздействий.

Одним из важных моментов в постановке этого вопроса послужил метод определения активности и направленности инвертазы в живом листе, разработанный Курсановым (1936). Пользуясь методом Курсанова, мы имели возможность проследить активность и направленность действия инвертазы в живом листе.

Метод основан на том, что растворы сахарозы и смеси глюкозы и фруктозы в определенной концентрации вводятся в межклеточные пространства листьев, занимая место воздуха, который удаляется откачиванием с помощью масляного насоса. При этом лист пропитывается водой и должен быть подсущен до первоначального веса. В течение трех часов с момента инфильтрации происходят ферментные реакции, и введенные сахара (в одном случае смесь глюкозы и фруктозы, а в другом сахарозы) претерпевают различные изменения. Так, например, когда ферментный аппарат листа ориентирован на гидролиз, происходит расщепление введенной сахарозы, в случаях же, когда ферментный аппарат листа ориентирован на синтез, происходит превращение введенной глюкозы и фруктозы в сахарозу. Как то, так и другое контролируется количественными определениями моносахаридов по Бертрану и вычисляется отношение синтез/гидролиз, которое и выражает направленность действия инвертазы в живом листе. Если отношение синтез/гидролиз меньше единицы, это означает преимущество гидролитической функции инвертазы над синтетической. Если отношение больше единицы, в листе превалируют синтетические процессы.

Помимо инвертазы нами была прослежена в нескольких случаях также активность амилазы, каталазы и пероксидазы в листьях различных ярусов, хотя мы придаём им только ориентировочное значение, так как эти определения производились в автолитических смесях, т. е. в листьях, тщательно растертых в ступке.

Объекты исследования и методы взятия проб

В качестве объектов исследования были выбраны из плодовых культур различные сорта персиков, слива, абрикос. Из древесных культур был изучен *Ailanthus glandulosa*, обладающий сложным листом, причем изучалась направленность действия ферментов у различных ярусов листочеков, составляющих сложный лист, и, наконец, травянистое растение *Penstemon*.

Пробы брались следующим образом: срезались побеги (ростовые или укороченные), или листья (*Ailanthus*) или целые растения (*Penstemon*).

При срезке листьев побега, целого растения или сложного листа каждый лист, начиная снизу, занумеровывался. Все нижние листья объединялись в одну пробу под № 1, следующие листья объединялись под № 2 и т. д.

На ростовых побегах, главном стебле *Penstemon* и в случае сложного листа айланта такое разделение листьев по ярусам не представляет никаких затруднений, так как ярусы достаточно раздвинуты. В случае укороченных побегов приходится очень внимательно следить за очередностью появления листьев ввиду того, что они весьма сближены.

Если побеги были слишком длинными и листья нескольких ярусов (особенно в середине побега) заметно отличались по своей морфологии, то мы иногда допускали пропуск одного или нескольких ярусов, выбирая для исследования первый, последний и несколько промежуточных ярусов.

Подробно метод обработки листьев не описываем, отсылая к оригинальной работе Курсанова.

Счет ярусов всегда производился снизу, и номер яруса в нижеследующих таблицах отвечает истинному отсчету положения листа на стебле. Этот отсчет начинается с первого, самого нижнего листа, за исключением некоторых таблиц, где допускались пропуски.

Экспериментальная часть

Первый опыт был произведен с листьями ростовых побегов персика «Ранний Риверс». Проба листьев взята:

16/VI, в то время, когда побеги еще не закончили свой рост хотя имели значительное количество листьев, отчетливо различавшихся по своим морфологическим признакам.

В этом опыте было взято условно пять ярусов; результаты проведенного исследования приводим в таблице 1.

Таблица 1

Изменения в направленности инвертазы у листьев различных ярусов ростовых побегов персика «Ранний Риверс»

Ярусы листьев	Sахароза, превращенная в монозы	Монозы, синтезированные в сахарозу	Синтез гидролиз
	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)		
5	18,0	38,0	2,11
4	27,06	73,0	2,71
3	76,78	36,60	0,48
2	76,20	46,40	0,61
1	65,80	62,0	0,94

Полученные цифры позволяют нам сделать следующие выводы:

1) листья нижних ярусов обладают преимуществом гидролитической функции инвертазы над синтетической (коэффициент ниже 1);

2) гидролитическая функция инвертазы у листьев нижних ярусов имеет явную тенденцию к усилению в середине побега (листья 3-го яруса);

3) листья верхушек побегов обладают явным преимуществом синтетической функции инвертазы (коэффициент выше 1).

Следовательно, листья различных ярусов одного и того же побега по направленности действия инвертазы не равнозначны и имеют весьма существенные различия. Полученные нами были проверены на персике сорта «Вандерфуль», принадлежащего к группе позднеспелых.

В этом случае мы также не имели возможности анализировать подряд все ярусы листьев и выбрали с пропусками 5 последовательных ярусов, различавшихся по морфологическим признакам (табл. 2).

Таблица 2

Изменения в направленности инвертазы у листьев различных ярусов ростовых побегов персика «Вандерфуль»

Ярусы листьев	Sахароза, превращенная в монозы	Монозы, синтезированные в сахарозу	Синтез гидролиз
	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)		
5	75,20	27,40	0,38
4	59,66	28,94	0,48
3	119,14	5,26	0,042
2	91,40	33,00	0,36
1	88,20	31,00	0,35

В отличие от предыдущего сорта «Ранний Риверс» все ярусы листьев сорта «Вандерфуль» обладали преобладающей гидролитической функцией инвертазы, однако величина этой функции была различна и, что более всего важно, характер изменчивости был таким же, как и у сорта «Ранний Риверс»:

1) гидролитическая функция листьев нижних ярусов имела явную тенденцию к усилению в середине побега (3-й ярус);

2) в противоположность этому у верхушечных листьев она заметно ослабевала (в случае сорта «Ранний Риверс» даже переходила в синтетическую функцию).

Для следующих опытов нами был взят абрикос — плод, хотя и близкий к персiku, однако выделяемая ботаниками и плодоводами в самостоятельный вид.

Метод взятия проб листьев с ростовых побегов абрикоса был тот же, что и для сортов персиков (табл. 3).

Таблица 3

Изменения в направленности инвертазы у листьев различных ярусов ростовых побегов абрикоса

Ярусы листьев	Sахароза, превра- щенная в монозы	Монозы, синтезиро- ванные в сахарозу	Синтез гидролиз
	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)		
5	60,0	14,0	0,23
3	42,0	0,0	0,0
2	84,0	12,0	0,14
1	72,0	32,0	0,44

Несмотря на то, что все ярусы листьев абрикоса обладали гидролитической функцией инвертазы, характер изменений этой функции был совершенно аналогичен тому, который мы имели и для персиков; листья нижних ярусов обладали явной тенденцией к усилению гидролитической функции к середине побега (3-й ярус), тогда как у верхушки побега она явно ослабевала.

Обнаруженная закономерность нами была также проверена на ряде растений, принадлежащих к различным родам и семействам.

Таблица 4

Изменения в направленности инвертазы у листьев различных ярусов ростовых побегов сливы

Ярусы листьев	Sахароза, превра- щенная в монозы	Монозы, синтезиро- ванные в сахарозу	Синтез гидролиз
	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)		
5	36,0	12,6	0,35
3	146,0	0,0	0,0
2	136,0	12,0	0,09
1	98,0	14,0	0,14

Мы подвергли изучению листья ростовых побегов сливы сорта «Ренклод Улленса». Были получены следующие данные (табл. 4).

Как можно видеть, и в случае сливы мы получили полное подтверждение обнаруженной закономерности в изменении функции инвертазы.

Вполне законно можно было предполагать, что листья ростовых побегов, будучи расположены на относительно большом расстоянии ярус от яруса, получают различное количество света (например, листья верхушек побегов явно освещены более интенсивно, чем нижесидящие), поэтому изменения функции инвертазы могли быть отражением изменений в освещении листьев (не говоря уже о различном водоснабжении и других меняющихся факторах).

В этом случае можно было бы ожидать прямолинейной корреляции, тогда как в наших опытах нижние листья обладали ослабленной гидролитической функцией, к середине побега она значительно усиливалась, а к верхушке вновь ослабевала, переходя иногда в синтетическую функцию. Такой порядок изменений не согласуется с влиянием указанных нами факторов.

Полученные нами экспериментальные данные с укороченными побегами сливы показали, что найденная закономерность и для укороченных побегов является обязательной. Это отчетливо видно из таблицы 5.

Таблица 5

Изменения в направленности инвертазы у листьев различных ярусов укороченных побегов сливы

Ярусы листьев	Sахароза, превра- щенная в монозы	Монозы, синтезиро- ванные в сахарозу	Синтез гидролиз
	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)		
6	107,20	17,40	0,16
5	75,20	10,60	0,14
4	82,80	0,0	0,0
3	111,80	0,0	0,0
2	81,0	6,0	0,07
1	119,20	15,80	0,12

Таблица 6

Изменение в направленности инвертазы у листьев различных ярусов *Penstemon'a*

В случае укороченного побега мы брали последовательно все ярусы листьев, без пропусков. Полученный результат, как это видно из цифры, даже превосходит по всей четкости данные по листьям ростовых побегов. В этом случае гидролитическая функция инвертазы оказалась настолько сильной, что для 3 и 4-го ярусов мы совершенно не обнаружили синтеза. Постепенное усиление гидролитической функции к середине побега и ослабление к вершине выражено таким последовательным рядом цифр, что кривая изменений имеет совершенно плавный характер.

Изучавшиеся ростовые и укороченные побеги не имели цветов (цветочные почки могли только закладываться, цветение же на этих побегах могло иметь место только на следующий год), поэтому их можно было рассматривать как не закончившие своего стадийного развития, завершением которого нам кажется можно считать цветение и плодоношение. Вследствие этого для проверки и развития найденной закономерности мы взяли травянистое растение *Penstemon* из сем. *Scrophulariaceae*.

Это растение обладает хорошо выраженным ярусами листьев, а побеги его в первый год посадки зацветают. Исследование листьев этого растения было начато в момент цветения, поэтому мы предполагали, что нам удастся заметить полный цикл изменений функций инвертазы. Нами предполагалось заранее найти некоторые отличия от кривой изменений инвертазы, обнаруженной у цветущих побегов плодовых растений. Это предположение, как можно видеть из таблицы 6, вполне оправдалось.

Так как было затруднительно подобрать побеги, совершившие идентичные по своему развитию и числу ярусов листьев, то вполне естественно, что, складывая в одну пробу листья с одинаковым порядковым номером, мы могли допустить некоторую ошибку. Поэтому для наглядности мы делим их на зоны, в среднем отвечающие определенной функции инвертазы.

Так же как и в случае побегов плодовых деревьев, у *Penstemon* самый нижний ярус листьев обладает

Ярусы листьев	Количество			Синтез гидролиз	Зоны		
	сахарозы, расщепленной в монозы	монос, синтезированных в сахарозу	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)				
	из	из					
21	92,0	8,0	0,09		Зона усиления гидролиза (из назух этих листьев идут цветоносные стебельки)		
20	16,0	34,0	2,13				
19	46,0	26,0	0,56				
18	16,0	42,0	2,63				
17	42,0	60,0	1,43				
16	128,0	44,0	0,34				
15	38,0	12,0	0,32				
13	46,0	8,0	0,17				
11	48,0	10,0	0,21				
10	48,0	42,0	0,88				
9	92,0	0,0	0,0				
8	42,0	14,0	0,33				
7	58,0	32,0	0,55				
6	22,0	38,0	1,73				
5	62,0	0,0	0,0				
4	82,0	20,0	0,24				
1	46,0	18,0	0,39				

IV период

III период

II период

I период

Таблица 7

Изменения в направленности инвертазы у листьев различных ярусов ростовых побегов сливы.

Ярус листьев	Количество		Синтез гидролиз	Зоны
	сахарозы, превращенной в монозы	моноз, синтезированных в сахарозу		
43	60,0	22,0	0,37	Начало зоны ослабления гидролиза
42	60,0	2,0	0,03	Зона усиления гидролиза
41	70,0	6,0	0,09	
40	34,0	28,0	0,82	
37	68,0	42,0	0,62	
34	0,0	0,0	—	
31	0,0	16,0	синтез; гидро-лиз; не обнаружено	Зона ослабления гидролиза
29	22,0	82,0	3,73	
26	8,0	8,0	1,0	
23	8,0	8,0	1,0	
20	16,0	14,0	0,88	
19	22,0	0,0	0,0	
18	20,0	2,0	0,1	
17	14,0	0,0	0,0	
16	4,0	0,0	0,0	
15	10,0	16,0	1,6	Зона ослабления гидролиза

V период

IV период

III период

ослабленной гидролитической функцией, которая значительно усиливается в 4 и 5-м ярусах и значительно ослабевает у 6 и 7-го ярусов (переходя у 6 яруса в синтетическую функцию). Далее, в отличие от изучавшихся нами побегов плодовых, наблюдается новое усиление гидролиза у 8-го яруса, новое ослабление у 10-го (9-й ярус был испорчен при анализе), и такие периодические изменения наблюдались до конца побега.

Листья, непосредственно предшествовавшие соцветию, обладали уже явно выраженной синтетической функцией, а наиболее мелкие, верхушечные листья, из пазух которых возникали цветonoносные стебельки, показывали снова сильную гидролитическую активность.

Таким образом изменения функции инвертазы у побегов *Penstemon*, заканчивавшихся соцветием, могли быть выражены волнообразной кривой с перемежающимся то ослаблением, то усилением гидролитической функции, причем с каждым новым завитком кривой гидролитическая функция всё более ослабевала, пока не превратилась (у ярусов с 17 по 20, непосредственно подпирающих соцветие) в явно синтетическую.

Можно констатировать, что в случае если побег заканчивается соцветием — закономерность изменений функции инвертазы остается такой же, только она может периодически повторяться на побеге несколько раз, в зависимости от условий существования и генотипических свойств растения.

Впоследствии дополнительными опытами было показано, что самые мелкие, верхушечные листья, из пазух которых возникают цветonoносные стебли, всегда обладают сильной гидролитической функцией.

Осенью нами были взяты длинные ростовые побеги сливы, которые обладали значительным количеством ярусов листьев (до 43) и, повидимому, еще не закончили своего роста. Исследование этих побегов было проведено так, что в анализ вошли все ярусы листьев без пропусков (незначительные пропуски в верхнем ярусе). Полученные данные показывают тот же порядок изменчивости инвертазы (табл. 7).

Продолжение таблицы 7

Ярусы листьев	Количество		Синтез гидролиз	Зоны	III период
	сахарозы, превращенной в монозы	монон, синтезированных в сахарозу			
	навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)				
14	76,0	0,0	0,0		
13	42,0	0,0	0,0		
12	84,0	0,0	0,0		
11	26,0	0,0	0,0		
10	58,0	2,0	0,03	Зона усиления гидролиза	
9	24,0	18,0	0,75		
8	22,0	56,0	2,55	Зона ослабления гидролиза	
7	80,0	0,0	0,0		
6	62,0	2,0	0,03	Зона усиления гидролиза	
5	100,0	4,0	0,04		
4	23,0	45,0	1,96		
3	84,0	48,0	0,57	Зона ослабления гидролиза	
2	32,0	44,0	1,38		
1	44,0	10,0	0,23		

I период

Сопоставление всех полученных данных привело к необходимости разделить развитие побега на отчетливо различающиеся периоды или этапы, заключающие в себе зоны листьев с усиленной и ослабленной гидролитической функцией инвертазы. По нашему мнению, эти периоды должны начинаться усиленной гидролитической функцией. Мы предполагаем, что первые листья растения, развивающегося из семени, должны обладать именно сильной гидролитической функцией.

В дальнейшем происходит волнобразное изменение функции инвертазы с постепенным усилением синтетической функции у верхних ярусов листьев.

Так как мы имели дело с побегами многолетних растений (персики, абрикосы, сливы) или с вегетативно размножаемыми (*Penstemon*), то естественно, что мы не

могли изучить самые первые листья растения, развивающегося из семени. Вследствие этого I период в таблице 7 является неполным.

Далее, мы имеем 3 законченных периода и, наконец, 5-й период является также незаконченным, потому что у него явно намечается ослабление гидролитической функции (43-й ярус), которое однако к моменту взятия пробы не успело вполне сформироваться. Мы полагаем, что побег, вполне завершивший свое развитие, должен заканчиваться листьями сильной гидролитической функции.

Так как сложный лист растения можно рассматривать как известный начальный этап дифференциации, крайним выражением которого является облиственный побег, то мы предположили, что быть может некоторые элементы найденной закономерности в изменениях функции инвертазы у листьев различных ярусов побега могут быть найдены и у различных ярусов листиков сложного листа. В качестве объекта для такого рода исследования были взяты сложные листья китайского ясения (*Ailanthus glandulosa*). Изучались все ярусы листиков без пропусков. Данные приведены в таблице 8.

Как это видно из цифр, характер изменений функции инвертазы и у ярусов листиков сложного листа китайского ясения остался тем же, что и у облиственных побегов. Цикл изменений явно делится на 3 периода, причем так же, как и в прежде исследованных случаях, в верхних ярусах наблюдается более усиленное нарастание синтетической функции. Это дает нам повод предположить, что элементы такой дифференцировки можно обнаружить и в пределах пластиинки одного простого листа при исследовании его отдельных участков.

Резюмируя изложенный выше экспериментальный материал изменений функции инвертазы у листьев различных ярусов, мы можем констатировать следующее.

1. Листья различных ярусов одного и того же побега не равнозначны по направленности инвертазы.

2. Изменения функции инвертазы носят вполне закономерный характер, заключающийся в том, что листья нижних ярусов обладают ослабленной гидролитической функ-

Таблица 8

Изменения в направленности инвертазы у листиков различных ярусов сложного листа айланта

Ярусы листиков	Количество		Синтез гидролиз	Зоны	III период
	сахарозы, превращенной в монозы	монон, синтезированных в сахарозу			
навеской свежих листьев в 10 г за 3 часа (в мг глюкозы)					
13	62,14	60,0	0,97	Зона ослабления гидролиза	
12	82,0	33,0	0,40	Зона усиления гидролиза	
11	3,0	0,0	0,0	Зона ослабления гидролиза	
10	33,0	28,0	0,34	Зона усиления гидролиза	
9	78,0	51,0	0,65	Зона ослабления гидролиза	
8	197,0	51,0	0,26	Зона усиления гидролиза	
7	98,0	61,0	0,62	Зона ослабления гидролиза	
6	63,0	0,0	0,0	Зона усиления гидролиза	
4	74,0	37,0	0,50	Зона ослабления гидролиза	
3	48,0	40,0	0,95	Зона усиления гидролиза	
2	—	—	—	Зона ослабления гидролиза	
1	40,0	1,0	0,03	Зона усиления гидролиза	I период

цией относительно листьев средних ярусов (для побегов многолетних плодовых). У верхушечных листьев снова происходит ослабление гидролитической функции, которая часто, и в особенности у побегов, вполне закончивших свое развитие, переходит в синтетическую. Наиболее сильная гидролитическая направленность наблюдается у листьев средней зоны растения или побега.

3. У побегов, несущих много ярусов листьев, периодически происходит ослабление гидролитической функции и нарастание синтетической, причем чем выше по побегу расположены листья, чем они ближе к месту расположения органов плодоношения, тем отчетливее и резче выражена синтетическая функция инвертазы.

4. Аналогичная закономерность наблюдается и у различных ярусов листиков сложного листа. Можно предполагать, что начало дифференциации функции инвертазы имеет место у различных участков простого листа.

5. Указанным выше закономерностям в изменениях функции инвертазы подвержены все исследованные сорта и виды растений, принадлежавшие к различным родам и семействам, и мы предполагаем, что эта закономерность является общей для всех растений, имеющих листья.

Если признать, что эта закономерность, или это явление представляется общим для всех растений, имеющих листья, то неизбежно оно должно иметь какое-то приспособительное значение для растения (в дарвиновском смысле). Трудно предположить, чтобы признак мог сохраняться в одинаковой форме у столь удаленных филогенетически и отличающихся по своей биологии видов.

Поэтому, исходя из предположения, что явление закономерной изменчивости функции инвертазы должно иметь приспособительное значение, мы позволяем себе высказать предварительные соображения о его сущности.

Совершенно очевидно, что работа инвертазы должна быть связана с важнейшей функцией живого организма — дыханием. Так как непосредственно на дыхание расходуются моносахариды, а другие формы углеводов нужно рассматривать как подготовительный запасный материал для дыхания, то понятно, что ее функция является необходимым звеном в осуществлении этого процесса.

С другой стороны, если представить себе, что для синтеза любого вещества, входящего в состав растения, исходным продуктом являются углеводы, то из этой группы веществ непосредственно используемыми для синтеза могут быть только монозы. Отсюда роль инвертазы еще более возрастает, так как в конце-концов с помощью ее работы подготавливается материал для огромного количества биологических синтезов. Далее, несомненно также, что инвертаза играет огромную роль в создании физических условий работы клетки, потому что она имеет непосредственное отношение к регулированию осмотического давления.

Все это заставляет признать работу инвертазы настолько связанный с важнейшими биохимическими процессами в растении, что наблюдения над ее активностью и направленностью могут дать богатый и непосредственный материал для суждения о закономерностях в развитии организма.

В первые моменты жизни растение, развивающееся из семени, обеспечено запасными пластическими материалами эндосперма. Оно вынуждено сначала истратить большую часть этих материалов на дыхание, а другую часть перевести в различные формы органического вещества (клетчатку, белок, витамины, гормоны и т. д.), обеспечивающие дальнейшее нормальное развитие его организма. Как в том, так и в другом случае исходными продуктами могут быть только моносы (даже в том случае, если запасные материалы семени откладываются в виде жира, последний сначала превращается в сахар, а потом уже потребляется).

Таким образом (это еще экспериментально не проверено) мы предполагаем, что самые первые листики растения, развивающегося из семени, должны обладать сильной гидролитической активностью инвертазы, чтобы быть в состоянии как обеспечить дыхание, так и предоставить достаточное количество моносахаридов для синтеза других веществ.

Как только эта первая фаза развития закончится и будут израсходованы основные запасы органических веществ, со всей неизбежностью встанет вопрос о создании новых запасов, которые могут откладываться только в виде дисахаридов или полисахаридов. В противном случае, если бы запасы откладывались в виде моносахаридов, осмотическое давление клеток быстро возросло бы до пределов, исключающих возможность нормальной их работы.

Вследствие этого следующие ярусы листьев приобретают ослабленную гидролитическую функцию, т. е. уже заметное количество клеток, составляющих листья этих ярусов, начинают работать с преобладанием синтетической функции инвертазы над гидролитической. Однако это еще только сравнительно небольшая часть клеток, так как

первые фазы развития растения требуют огромного количества моносахаридов для построения тела растения и создания всех необходимых для нормального его развития веществ. Как только создан некоторый аппарат в виде нескольких, последовательно сидящих листьев, который обеспечивает уже известный минимальный запас углеводов (в виде стационарного их создания), следующие возникающие ярусы листьев снова обладают сильной гидролитической активностью инвертазы и обеспечивают достаточную продукцию моносахаридов.

Этот меняющийся процесс ритмически повторяется много раз, причем каждая группа листьев с ослабленной гидролитической или синтетической функцией инвертазы обеспечивает соответствующую группу листьев с сильной гидролитической функцией, которая доставляет моносахариды, тут же превращающиеся в другие вещества. Чем выше ярусы листьев, тем сильнее возрастает синтетическая активность инвертазы, становится все более четкой. Это и понятно, так как по мере роста растения организм должен считаться с необходимостью создания таких запасов, которых хватило бы для обеспечения цветения и создания плода.

Когда такое количество определенного качества листьев будет создано, растение становится способным к плодоношению.

Нам кажется, что такое объяснение ритмически меняющейся функции инвертазы по ярусам листьев на первых порах может служить исходной гипотезой для постановки ряда дальнейших опытов.

Мы сделали ориентировочную попытку выяснить, меняется ли функция инвертазы одного определенного листа в его индивидуальном онтогенетическом развитии в различные времена года и при различных условиях; оказалось, что хотя абсолютные показатели отношения

синтез — меняются, однако общая закономерность кригидролиз

вой изменчивости по ярусам остается постоянной.

От опубликования относящихся к этому исследованию цифр мы пока воздерживаемся, потому что считаем необходимым опыты еще раз повторить.

Таблица 9

Влияние удаления листьев различных ярусов на созревание плодов персиков (количество плодов в %)

Удалены средние листья			Удалены верхушечные листья		
зрелых	полу- зрелых	зеленых	зрелых	полу- зрелых	зеленых
85,7	—	14,3	24,5	12,2	63,4
57,0	12,5	30,3	39,4	10,4	50,0

Для обоих сортов были получены согласованные данные, а именно в случае удаления листьев нижних и средних ярусов произошло ускорение созревания, тогда как при удалении верхушечных листьев, наоборот, созревание плодов затянулось.

В дальнейшем были взяты зрелые плоды от каждой серии опыта и подвергнуты анализу на сахара. Параллельно анализировались зрелые плоды с деревьев, не подвергавшихся никакой обработке. Данные приводятся в таблице 10.

Совершенно отчетливо можно видеть по обоим изучавшимся сортам увеличение сахаристости плодов при удалении листьев средних ярусов. Разумеется, что в разные годы получались отличающиеся показатели по сахаристости, однако ни в один год не было такого высокого содержания сахара, как это обнаружилось при удалении с ростовых побегов листьев средних ярусов.

Эти опыты мы считаем ориентировочными, так как было недостаточное количество повторностей и отсутствовал контроль по срокам созревания плодов без всякой обработки побегов. Однако этот ориентировочный опыт дал настолько отчетливые результаты, что мы счи-

На основании проведенных опытов можно только утверждать, что осенью, в момент, когда листья пожелтели и опадают с растения, их функция по инвертазе становится сильно гидролитической. Таким образом только в момент одряхления и гибели листа его функция становится сильно гидролитической, независимо от того, какую функцию он нес за время активной своей работы (хотя бы она была явно выраженной синтетической).

Как уже упоминалось, и в работе, проведенной по изучению динамики изменений углеводов груш, обнаружилось, что к моменту их перезревания происходит сильное увеличение моносахаридов за счет распада сахарозы. Таким образом и в этом случае перезревание и гибель листьев характеризовались сильным увеличением гидролитической активности инвертазы.

Сопоставляя все эти факты и предполагая, что функция листьев не может не отражаться на времени наступления цветения и на поведении плодов, мы решили исследовать влияние удаления ярусов листьев, обладающих гидролитической или синтетической функцией инвертазы.

Так как Б. А. Рубинным была показана на ряде культур корреляция между скороспелостью сорта и направленностью работы инвертазы в листьях, то предположение о возможности смещения сроков созревания плодов путем искусственного удаления тех или иных ярусов листьев нам казалось обоснованным.

Опыт был поставлен с двумя сортами персиков «Эльберта» и «Никитский». Было взято по 6 одновозрастных деревьев каждого сорта с приблизительно одинаковым развитием и количеством на них плодов. Опыт начал в момент, когда деревья отцвели и плоды начали формироваться (за 2 месяца до их созревания). С ростовых побегов 3 деревьев каждого сорта были удалены листья средних и нижних ярусов, с других 3 деревьев были удалены верхушечные листья ростовых побегов.

Через два месяца плоды были сняты одновременно со всех подопытных деревьев, разбиты на 3 группы по степени зрелости — зелёные, полу зрелые, зрелые. Полученные данные сведены в таблице 9.

Таблица 10

Влияние удаления листьев различных ярусов на накопление сахаров в плодах персиков

Удалены средние листья		Контроль		Удалены верхушечные листья	
моносахариды	общие сахара	моносахариды	общие сахара	моносахариды	общие сахара
2,24	10,62	1,92	8,96	1,94	9,12
		Сорт "Эльберта"			
1,62	9,84	1,87	8,44	2,07	8,04
		Сорт "Никитский"			

таем совершенно необходимым развернуть эти работы шире и детально изучить это явление.

Наряду с изменениями инвертазы был подвергнут изучению также и вопрос об изменениях активности амилазы, каталазы и пероксидазы у листьев различных ярусов. Эти опыты проводились над листьями ростовых побегов персика и листочками сложного листа айранта. Результаты видны из таблиц 11 и 12.

Можно видеть, что активность указанных групп ферментов у листьев различных ярусов также неодинакова. Поскольку определения производились в автолитических смесях, то полученные результаты не могут отражать действительное направление ферментных процессов в живом листе.

Все же бросается в глаза следующее.

1. У листьев персика гидролитическая активность амилазы значительна в нижних ярусах побега (2, 3, 4 ярусы), падает в средних ярусах (5, 6) и незначительно возрастает в вершине побега.

У листочков сложного листа айранта гидролитическая активность амилазы ритмически изменяется, испытывая ослабления на 2, 5, 8, 10, 11 и 15-м ярусах.

Таблица 11

Изменение активности амилазы, пероксидазы и каталазы в листьях различных ярусов персика „Вандерфуль“.

Ярусы листьев	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	Группа ферментов										
Амилаза . . .	1,64	5,45	6,10	2,34	0,78	0,51	1,71			1,85	1,06
Пероксидаза . . .	19	18,5	16,0	17,0	14,0	14,0				11,0	23,5
Каталаза . . .	0,4	0,6	3,4	27,2	31,2	34,6	36,4			36,8	15,4

Активность амилазы выражена в мг глюкозы на 10 г свежих листьев.

пероксидазы выражена во времени появления голубой окраски раствора с гвяжевой смолой в присутствии H_2O_2 .

каталазы выражена в cm^3 0,1 НК MnO_4 на 1 г свежих листьев.

2. Активность пероксидазы у листьев персика показывает возрастание в средних ярусах (с 3 по 9) и падение в самых верхних (11 ярус). Очень сходная картина наблюдается и у листочек сложного листа айранта.

3. Каталаза у персика весьма активна в листьях средних ярусов (4, 5, 6, 7, 8, 9, 10). Как в нижних ярусах, так и у верхушечных листьев наблюдается падение активности каталазы.

Резюмируя весь изложенный экспериментальный материал по изучению листьев различных ярусов, можно констатировать, что листья растений далеко не равнозначны. Отдельные их ярусы имеют соответствующие им свойства и выполняют, повидимому, вполне определенные функции. Одним из путей к овладению активными методами управления растением должно явиться глубокое и всестороннее изучение онтогенетического развития растения во всех его проявлениях и установление общих его закономерностей.

Таблица 12

Изменение активности амилазы и пероксидазы в листочках сложного листа айранта

Ярус листьев												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Группа фермен- тов												
Амилаза	9,20	5,38	6,08	7,93	6,51	9,49	6,16	0,35	5,8	0,28	8,64	5,1
Пероксидаза	15,5	25,0	22,0	24,0	16,0	12,0	13,0	18,0	19,6	15,0	35,0	30,0
												26,0

Активность амилазы выражена в мг глюкозы на 10 г свежих листьев.

Активность пероксидазы выражена во времени появления голубой окраски раствора с гвайковой смолой в присутствии H_2O_2 .

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г.—Водный режим листвы мезофита. Вестн. Тифл. бот. сада. Серия 11, вып. 1, 57—72, 1922.
- Александров В. Г.—Фотосинтез различных листьев на стебле одного и того же растения. Зап. научно-прикл. отд. Тифл. бот. сада, 3, 45—54, 1923.
- Александрова О. Г.—Об изменениях в водном запасе листьев травянистых растений. Журн. Русск. ботан. об-ва, 8, 143—156.
- Заленский В. Р.—Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевск. политехи. ин-та; кн. 1, 1—112, 1904.
- Заленский В. Р.—Оsmотическое давление и испарение различных листьев одних и тех же растений. Протокол Киевск. об-ва естествоисп. 50, 1911.
- Заленский В. Р.—О величине транспирации верхних и нижних листьев растений. Отд. Изв. Сар. унив., стр. 4, 1923.
- Красносельская-Максимова Т. А.—Суточные колебания содержания воды в листьях. Тр. Тифлисск. бот. сада, 19, 1—22, 1917.
- Кренке Н. П.—Феногенетическая изменчивость, т. 1, Соматический показатели и факторы формообразования, 1933—1935.
- Курсанов А.—Применение метода вакуум-инфилтратии для количественного определения синтезирующего и гидролизующего действия инвертазы в живых растительных тканях. Биохимия, т. 1, вып. 3, 1936.
- Лысенко Т. Д., акад.—Теоретические основы яровизации, 1935.
- Льзов С. Д. и Березнеговская Л. И.—К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломок.
- Сисакян Н. М.—К характеристике действия ферментов в живой растительной клетке в связи с яровизацией семенного материала, 263, 1936.
- Максимов Н. А. и Красносельская-Максимова Т. А.—Исследование над завиданием растений в связи с их засухоустойчивостью. Тр. Петр. О-ва ст. 53, 81—107, 1923.
- Мошков Б. С.—Роль листьев в фотопериодической реакции Соцрастен. Сер. А., № 17 и др., 1936.
- Новиков В. А.—Отчет по изучению причин опадания бутона у хлопчатника. Тр. Ин-та физиол. раст. Акад. Наук СССР, т. 11, вып 1, 1937.
- Рубин Б. А.—Соотношения между синтетическим и гидролитическим действием сахарозы как признак сорта у лука.
- Рубин Б. А.—О биологической роли ферментов в растении. Смирнов А. И.—К вопросу об обмене веществ табачного листа во время его развития. Из физиологич. работ ферментатив. отдела Института. Тр. ГИТА, № 29, вып. 1, 1925.

Heuser, W. 1915 — Untersuchungen über den anatomischen Bau des Weizenblattes je nach der Höhe seines Staudortes am Halme und unter dem Einfluss äusserer Bedingungen. Kühn — Archiv, 6, 391.

Mothes R. 1933 — Die Vakuuminfiltration im Ernährungsversuch. Planta. Archiv für wissensch. botanik 19 Bd.

Pringsheim E. 1906 — Wasserbewegung und Turgorregulation in welkenden Pflanzen. — Jahrbuch f. wiss. Bot. 43, 89—144.

Rippel A. 1919 — Der Einfluss der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen, insbesondere von Sinapisalbe Ac., — Beih. zum Bot. Centr. 1. Abt. 36, 187—260.

Rippel A. 1925 — Wachstumsgesetze bei höheren und niederen Pflanzen. Früsing. — München, 90 pp.

Rübel E. 1920 — Experimentelle Untersuchungen über die Beziehungen zwischen Wasserleitungsbahn und Transpirationsverhältnissen bei *Hellanthus annuus*. — Beih. Bot. Centr. 1. Abt., 37, 1—61.

Yapp R. H. 1912 — *Spiraea ulmaria* and its bearing to the problem of heteromorphy in marsh plants. Ann. of Bot. 26, 815—870.

Г. Н. ЕРЕМЕЕВ

ДИАГНОСТИКА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ ПЛОДОВЫХ РАСТЕНИЙ*

В разрешении задачи получения стойких урожаев в засушливых районах Союза вопрос подбора и выведения засухоустойчивых форм растений наряду с другими мероприятиями является одним из основных. Слабым звеном в работе по повышению засухоустойчивости растений является отсутствие удовлетворительных методов диагностики растений на засухоустойчивость.

Та особенность, что плодовые культуры представляют сочетание надземных органов одного растения (сорта) и корневой системы другого (подвоя), указывает на то, что работа по повышению засухоустойчивости плодовых культур должна вестись в двух направлениях. С одной стороны, в подборе и выведении засухоустойчивых сортов (привоеv) и, с другой — в селекции подвоев.

Под влиянием разных типов засух в разных географических точках как у различных групп растений, так и в пределах вида формировались разные типы засухоустойчивых растений (Н. А. Максимов, 1926, Л. Г. Говоров, 1935), причем это формирование шло в различных направлениях. В результате засухоустойчивость у одних типов обусловливается главным образом особенностями корневых систем, у других — особенностями надземных органов.

В данной работе мы подчеркиваем роль в засухоустойчивости растений взаимных коррелятивных соотношений:

* Данная работа является обработанной и дополненной диссертацией, защищенной автором в 1936 г.

между основными органами растения (малая стойкость одних компенсируется повышенной стойкостью других). Кроме того, исходя из принципа коррелятивных соотношений, можно наметить более эффективные пути как в работе повышения засухоустойчивости растений, так и в разработке более доступных методов оценки засухоустойчивости.

Основными положениями, вытекающими из принципа коррелятивных соотношений, мы считаем:

1) При выявлении общей стойкости растений должна быть установлена также и относительная степень стойкости основных его органов (листьев, побегов, почек). При этом всегда необходимо иметь в виду общую биологическую закономерность, согласно которой свойства и качества растений (в том числе и стойкость к засухе основных органов последних) есть результат развития (акад. Т. Д. Лысенко, 1936).

2) Подбор компонентов как при сочетаниях подвой с привоем (например, у плодовых), так и при синтетической селекции необходимо вести так, чтобы взятые компоненты по стойкости к засухе их основных органов взаимно дополняли друг друга. Например, большая стойкость к засухе листьев одного компонента дополнялась бы большой стойкостью корневой системы другого и т. п.

3) Трудно рассчитывать на повышение засухоустойчивости, если при том или другом сочетании будут взяты компоненты так, что у обоих будут стойки к засухе корневые системы и нестойкие надземные органы (листья, побеги) или наоборот.

По характеру воздействия засухи на растения следует различать засуху почвенную (недостаток воды в почве) и атмосферную.

Повреждение растений под влиянием почвенной засухи оказывается постепенно (по мере иссушения почвы), т. е. действие длительное (Н. А. Максимов, 1926). В силу этого и видимые симптомы повреждений у растений наступают не сразу. Типичной особенностью повреждений листьев от почвенной засухи является очередность в их отмирании, идущая снизу вверх. Особенно постепенность действия почвенной засухи проявляется у плодо-

вых культур, корневые системы которых охватывают значительные объемы почвы.

Следовательно, при почвенной засухе на каждой ростовой или плодовой ветке в первую очередь повреждаются и отмирают нижние, более старые листья.

Действие почвенной засухи на плодовые растения выражается также в замедленной или полной остановке роста листьев, побегов, опадании и слабом наливе плодов.

В условиях Крыма повреждение плодовых растений от почвенной засухи выражается главным образом в той или иной мере летнего осыпания листьев, плодов. С другой стороны, массовое летнее осыпание листьев и плодов может быть также результатом недостаточной аэрации почв вследствие временного заболачивания и уплотнения глинистых, слабоструктурных почв (Еремеев, 1934).

Действие на растения атмосферной засухи проявляется более резко, в силу чего наступает внезапное обезвоживание тканей и в первую очередь наиболее удаленных от корневой системы верхних органов (Т. А. Красносельская-Максимова, 1931). К атмосферной засухе, по нашему мнению, следовало бы относить и иссушающее действие на плодовые растения ветров как летних, так и зимних (зимняя засуха).

Для плодовых растений характерным признаком повреждений от атмосферы засухи является засыхание краев листьев *.

Как показали наши опыты 1938 г., отмирание и побурение концов и краев листовых пластинок плодовых растений вызываются также засолением почв.

Характерным признаком повреждения листьев от действия высокой температуры, как это отмечено в работе Н. А. Хлебниковой (1932), является их вялость.

На действие почвенной засухи может накладываться влияние атмосферной засухи и повышенной температуры.

* Часто предрасполагающим моментом к засыханию краев листьев у плодовых является неудачно проведенное опрыскивание. В таких случаях засыхание краев листьев менее равномерно, и бурые пятна отмершей ткани заходят волнообразно вглубь пластинки листа.

В описании характера повреждений плодовых растений от засухи мы не приводим крайних случаев проявления засухи, когда наблюдается отмирание не только листьев, но и почек мелких веточек, корней и даже целых растений.

Типы засухоустойчивых растений

В силу того, что растения могут противостоять вредному действию засухи довольно разнообразными способами, Н. А. Максимов (1926) и И. И. Туманов (1929) намечают несколько типов засухоустойчивых растений. И. В. Красовская (1935) приходит к выводу, что наибольшее практическое значение имеют следующие типы засухоустойчивых растений:

1) растения, не попадающие под влияние засухи, благодаря тому, что они проходят чувствительные фазы развития во влажный период года;

2) растения с развитой, мощной, глубоко идущей корневой системой, достигающей влажных горизонтов подпочвы, и

3) тип растений, способный с наименьшим вредом для конечного урожая выдержать периоды недостаточного увлажнения окружающей среды.

Специфическим требованием к засухоустойчивости плодовых культур является их устойчивость и к ранним и к поздним летним, а иногда и к зимним засухам. Однолетние же культуры могут иметь возможность обойти засуху. Так, ранние сорта, уходят от поздних засух, а ранние засухи не так опасны для поздних сортов. У плодовых культур эти возможности ограничены, потому что они вегетируют в течение всего лета. Отсюда сорта — привои плодовых растений по характеру своей засухоустойчивости ближе всего подходят к третьему типу растений, у которых засухоустойчивость обусловливается способностью их тканей с наименьшим вредом для продуктивности выдержать периоды недостаточного увлажнения окружающей среды.

По отношению к этому типу растений Н. А. Максимов (1926) выдвинул принцип, по которому их засухоустойчивость базируется на способности растительных тканей выносить глубокое завядание (обезвоживание). На принципе учета способности растений выносить завядание

И. И. Тумановым (1923) разработан метод определения засухоустойчивости растений («метод завядания»).

Согласно исследованиям А. А. Ничипоровича (1928), И. В. Красовской (1935) и Еремеева (1938) тип растений, засухоустойчивость которых обусловливается способностью их тканей выносить периоды недостаточного увлажнения окружающей среды, в свою очередь необходимо подразделить на два подтипа:

а) растения, у которых стойкость к завяданию обусловливается способностью их тканей выносить глубокое обезвоживание, и б) растения, стойкость к завяданию которых обусловливается способностью удерживать воду в своих тканях на высоком уровне при самом глубоком завядании.

Резюмируя, приходим к выводам:

1. Сорта — привои плодовых растений по своему характеру засухоустойчивости в основном подходят к тому типу засухоустойчивых растений, которые способны с наименьшим вредом для их продукции выдержать периоды недостаточного увлажнения окружающей среды.

2. Степень стойкости к завяданию является критерием оценки одной из основных сторон засухоустойчивости данного типа растений.

3. Стойкость к завяданию у данного типа засухоустойчивых растений в свою очередь обусловливается способностью тканей или выносить глубокое обезвоживание, или удерживать при завядании воду на высоком уровне.

Следует подчеркнуть, что сравниваемые на засухоустойчивость сорта должны быть уравнены в стадиях своего развития, потому что на разных стадиях своего развития одни и те же растения имеют различную степень засухоустойчивости (акад. Т. Д. Лысенко, 1934, 1936).

Литературные данные по вопросу засухоустойчивости плодовых растений очень бедны, что отчасти объясняется сложностью самого вопроса, а также значительной трудностью постановки опытов с плодовыми культурами.

Но в силу того, что для практики необходимы ответы на вопросы, тесно соприкасающиеся с засухоустойчивостью растений (установление сроков и норм поливов, районирование в засушливых областях культур и сортов),

то, исследователи так или иначе подходили к решению. Одни исследователи (Л. Бедельян, 1914; В. И. Эдельштейн, 1926; И. М. Чвилев, 1930; Н. А. Борисюк, 1931; Оскар Дауд, Oscar Daud, 1932) исходили из того, что потребность в воде (в орошении) плодовых культур можно определять по данным измерений транспирации культур и сортов.

Другие исходили из данных учета общей продуктивности, интенсивности роста плодов, поведения устьиц плодовых растений при различной влажности почвы. К этой группе исследований относятся работы: А. Х. Хендрикsona и Ф. Д. Веймейера (A. H. Hendrickson, F. D. Veihmeyer, 1929, 1932), Х. Уинбергера (H. J. Weinberger, 1932), И. Д. Джонеса (Jvan D. Jones, 1932), Ф. Л. Оверлея, Е. Л. Оверхольцера и Хаута (F. L. Overley, E. L. Overholser and J. A. Haut, 1932), Дж. Фурра и Е. С. Дегмана (J. S. Furr and Degman, 1935), И. Р. Магнес (J. R. Magnes, 1933, 1935), Чендлер (1935, стр. 152). Не имея здесь места останавливаться на разборе приведенных в этом разделе литературных данных, отсылаем интересующихся к нашей работе «Состояние вопроса засухоустойчивости плодовых растений» (Груды Крым. ЗОС, т. II, 1938).

К исследованиям по выявлению степени засухоустойчивости отдельных культур и сортов плодовых растений относятся работы Л. Вернера (Leif Verner, 1932) и Аухтера (Auchter E. C., 1933). Обследуя сады в штате Виргиния после летней засухи 1930 г., они нашли, что яблони пострадали больше от засухи, чем персики и черешни, причем одни сорта яблонь были повреждены на 13—15%, а другие на 85—87%.

Повреждение плодовых растений от засухи выразилось в отмирании листьев, почек, малых веточек. В крайних случаях отмирали крупные ветви и даже целые растения. При засухе наблюдалось также массовое отмирание мелких корней диаметрами от $1/16$ до $1/4$ дюйма, депрессия годовых приростов как в год засухи, так и в последующий год после нее (в среднем на 19—34% от приростов в нормальные годы). Кроме снижения урожайности в 1931 году (последующий год после засухи), наблюдалось неравномерное созревание плодов.

Оба исследователя отмечают, что повреждения плодовых растений от засухи больше всего встречались на бедных питательными веществами почвах. На почвах же с достаточным количеством питательных веществ повреждений было гораздо меньше.

В. И. Эдельштейн (1926), приводя данные по интенсивности транспирации срезанных листьев, отмечает, что породы плодовых растений по степени их требовательности к воде можно расположить в следующем порядке: слива, яблоня, вишня, груша, т. е. груша наименее требовательна к воде (наиболее засухоустойчива).

В вегетационных опытах, проведенных Александром Рихтером (1933) с 8-ю видами подвоев южных плодовых, степень их засухоустойчивости к почвенной засухе была определена в следующем убывающем порядке: миндаль, персик, магалепка, черешня, алыча, терен, слива и абрикос.

Кроме общей оценки степени засухоустойчивости, автор отмечает, что корневые системы засухоустойчивых подвоев (миндаль, персик) имели по отношению к наземным органам более мощное развитие, малый процент отмирания корней, которые быстро восстанавливали свой рост при последующих поливах почвы.

В. П. Попов (1934) отмечает, что из косточковых наиболее засухоустойчивыми принято считать персики, абрикосы и черешни, которые в зоне неустойчивого увлажнения культивируются без применения орошения.

Н. Ф. Соколова (1935) на основании подмеченного ею повышения интенсивности ассимиляции у растений персика после перенесенного ими временного завядания считает, что персик относится к засухоустойчивым растениям.

В. К. Заец и И. Б. Бекиров (1936), обследуя в Крыму неполивные, чаирные насаждения яблонь и груш, отмечают, что наряду с туземными сортами на неполивных участках встречаются и такие распространенные сорта: из груш Бера-Боск, Юрье, Доэне, из яблонь Ренет Шампанский, Пармен зимний золотой и др., которые в неполивных условиях хорошо растут и плодоносят. Для испытания сортов на устойчивость к неполивным условиям ав-

торы предлагают прививать испытуемые сорта в кроны растущих на неполивных участках деревьев.

Методы оценки засухоустойчивости растений, разработанные главным образом на травянистых растениях, принято подразделять на прямые и косвенные. При оценке засухоустойчивости прямыми методами исследуемые растения подвергаются непосредственному воздействию засухи. При этом критериями засухоустойчивости берутся: степень повреждения растений при засухе, быстрота оправления растений от ее последствий и самое главное, как данная степень засухи сказалась на урожае.

При косвенных методах критерием оценки засухоустойчивости является количественный или качественный учет морфологических, анатомических или физиологических признаков и свойств, коррелирующих в той или иной степени с засухоустойчивостью растений.

По нашему мнению, к настоящему времени оформилась группа промежуточных методов оценки, которые, включая в себя один из основных элементов прямых методов (непосредственное действие засухи на исследуемые объекты), не доводят испытуемые растения до урожая.

К группе промежуточных методов оценки следует отнести: 1) метод «завядания» (опытные растения не доводятся до урожая); 2) метод «завядания проростков» и 3)-метод «завядания срезанных частей», применяемый нами для диагностики засухоустойчивости плодовых растений.

Прямые методы, являющиеся неотъемлемой частью последних этапов селекционной работы, неприменимы вначале, когда подлежащие оценке растения имеются в ограниченном количестве.

Применение прямых методов к плодовым объектам осложняется громоздкостью, а также особенностью плодовых, которые представляют сочетание надземных органов одного растения (сорта) и корневой системы другого (подвоя).

В качестве одного из подходов выявления степени засухоустойчивости надземных органов (листьев, веток, почек) плодовых растений мы пользовались методом завядания срезанных частей растений, в основу которого по-

ложен принцип определения засухоустойчивости растений по их способности переносить завядание (Н. А. Максимов, 1926).

Основными моментами учета при определении степени стойкости растений к засухе являются:

1) установление процента поврежденных или погибших при завядании растений или основных органов последних (листьев, побегов, почек);

2) определение способности растений восстанавливать после перенесенного завядания тургор и другие жизненные проявления;

3) определение способности к образованию и накоплению сухого вещества урожая растениями после действия на них засухи.

Из приведенных моментов учета, применяемого в испытаниях засухоустойчивости прямыми методами, первые два также являются составной частью учета при диагностике растений по методу «завядания срезанных частей».

Следует отметить, что применение метода «завядания срезанных частей» лучше обеспечивает выявление стойкости к завяданию листьев, почек, побегов, а также и способность последних восстанавливать после завядания тургор и другие жизненные проявления. При завядании же всего растения часто истинная степень стойкости к завяданию основных органов, растения затушевывается рядом привходящих обстоятельств. В ряде случаев, как это видно из работ Н. А. Максимова, Т. А. Красносельской-Максимовой (1924) и Г. Н. Еремеева (1936), надземные органы не восстанавливают тургор и даже гибнут не в силу того, что они не вынесли завядание, а потому, что корневая система в период их оправления не обеспечила своевременную подачу воды, хотя последняя и была внесена в почву.

Наши исследования показали, что «методом завядания срезанных частей» помимо дифференцированной диагностики сортов на стойкость к завяданию, попутно можно также выявить и причины, обуславливающие ту или иную стойкость к завяданию исследуемых органов растений. Так, например, выяснилось, что разная степень стойкости к завяданию листьев у разных сортов, а также разных

листьев одного дерева (даже побега) в первую очередь обуславливается их разной способностью удерживать воду в своих тканях при завядании.

Наконец, метод «завядания срезанных частей растений» при его легкости применения дает также возможность в короткий срок испытывать большое количество сортов. Например, нами в течение июля-августа 1935 г. исследовано до 70 сортов персиков, 15 сортов маслины, 9 сортов миндаля, 17 сортов груш, 7 сортов яблонь.

Из исследованных сортов персиков наиболее засухоустойчивыми (по стойкости листьев) оказались: Ферганский, Лакота, Эльберта ранний; среднезасухоустойчивыми: Никитский, Чугури, Мальтийский и др. Последние места по 10-балльной шкале заняли сорта: Дайн, Фаворит поля, Лоренция.

Из миндалей наиболее засухоустойчивым оказался: Крымский 53. Средностойкими — Крымский 174 и Крымский 175. Нестойкими — Крымский 44 и Крымский 180.

Наиболее засухоустойчивым сортом груш оказался местный сорт Буздурган. Из яблонь — Ренет Шампанский. Наименее засухоустойчивым — Ренет Орлеанский.

Оценка засухоустойчивости этих сортов, произведенная методом «завядания срезанных частей», совпадает с их агропроизводственной характеристикой (данные таблиц 4, 7), полученной на основании многолетних наблюдений за этими сортами.

Объекты и методика исследований

Объектами наших исследований были миндаль (*Amygdalus communis*), персик (*Prunus persica*), маслина (*Olea europaea*), груша (*Pyrus communis*), яблоня (*Pyrus malus*) и другие плодовые культуры.

Методика работы. Основная цель экспериментальных исследований заключалась в разработке подходов диагностики на засухоустойчивость сортов плодовых растений по стойкости к завяданию их листьев и веток. Излагаемая методика являлась следствием разобранных выше положений, согласно которым:

1) повышение засухоустойчивости плодовых культур

необходимо вести как по линии привоев (сортов), так и по линии подвоев;

2) селекция на засухоустойчивость сортов (привоев) плодовых растений должна вестись на стойкость к засухе основных надземных органов.

Для дифференцированной диагностики сортов на стойкость к засухе их надземных органов (листья, побеги, почки) нами применялся метод «завядания срезанных частей растений». У исследуемых сортов намечалось по 1—2 типовых дерева, с которых пробы листьев или веток брались на высоте 1½—2 метров и у всех исследуемых сортов с какой-либо одной стороны (чаще с юго-восточной). Для одного испытания с каждого опытного дерева листья брались в количестве 50—70—100 по всем сортам или исключительно с ростовых, или исключительно с укороченных плодовых веток (розеточные листья). На ростовых побегах в опыт брались обычно 4, 5, 6, 7, 8-й лист (счет от основания побега). В розетках брались 3, 4 и 5-й лист (счет от основания розетки). Эти листья по стойкости к завяданию являются более выровненными. Особенно отклоняются по своей стойкости нижние листья (1, 2, часто 3-й), а также и верхние, недоразвитые листья. Для оценки стойкости к завяданию почек и побегов в опыт брались в количестве 5—10 с дерева. Взятие проб производилось обычно в 6—7 час. утра.

Срезанные с дерева листья или ветки быстро помещались в большие вегетационные сосуды или ведра, в которые предварительно наливалось немного воды (сверху которой помещалась сетка); или на дно сосудов помещался влажный мох. Сверху сосуды накрывались белой тканью, и срезанные листья или ветки переносились с участка в лабораторию. Принесенные с участка пробы тотчас взвешивались, после чего листья или ветви с соответствующим числом параллельных проб сейчас же вступали в опыт завядания, будучи равномерно нанизанными на нитки или проволочки. Последние развешивались на шнурах в лаборатории или просто в помещении, защищенному от прямых солнечных лучей. В процессе опыта у завядающих листьев, веток исследовались: 1) водоудер-

живающая способность; 2) состояние устьиц и 3) интенсивность дыхания.

Водоудерживающая способность определялась или по интенсивности потери воды в процессе завядания (что учитывалось периодическими взвешиваниями), или по количеству оставшейся воды в тканях завядающих органов в конце того или иного момента завядания.

Состояние устьиц исследовалось главным образом инфильтрационным методом Молиша и частично по методу Ллойда.

Для измерения интенсивности дыхания листьев или веточек нами применялись 1,2—1,5-литровые колбы. В правой колбе (рис. 1) выделяемая листьями углекислота

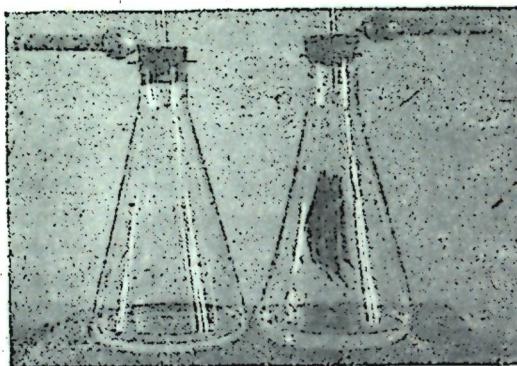


Рис. 1. Измерение дыхания веточек миндаля в колбе (левая колба контрольная)

улавливалась налитым в колбу раствором барита. Левая колба — контрольная с таким же количеством раствора барита. В пробки колб вставлялись трубки с натронной известью для очищения от углекислоты поступающего в колбы воздуха. Заряженные для измерения дыхания срезанных частей растений колбы закрывались черной матерью. Разность использованной кислоты при титровании раствора барита в контрольной и опытной колбах показывала интенсивность дыхания листьев.

Большинство опытов с дыханием проведено при температуре 19—20°.

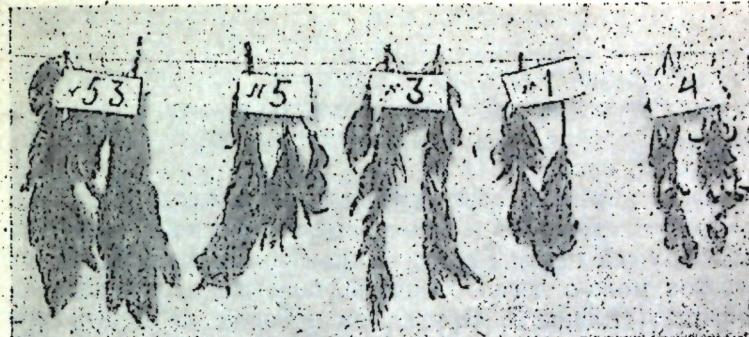


Рис. 2. Результат 48-часового завядания листьев 5 сортов миндаля на срезанных ветках (сорта по степени стойкости листьев расположены слева направо)

После того или иного срока завядания веток или листьев они ставились на 24—48 часов в воду на восстановление тургора.

Признаком конца завядания являлось предельное завядание менее стойких к завяданию веток и листьев, проявляющееся в их скручивании, сухости на ощупь и т. д. На рис. 2 сняты завядающие ветки 5 сортов миндаля в момент их глубокого завядания. Сорта по степени стойкости листьев расположены слева направо в убывающем порядке, сорт 53 имеет самые стойкие листья к завяданию.

После 24—48 часов поглощения воды (восстановление тургора) пробами, перенесшими завядание, производился учет результатов завядания, а также и степени оправления от последнего. Листья, почки или побеги, перенесшие завядание без особых повреждений своих тканей, после насасывания ими воды принимали нормальный зеленый цвет и нормальную тurgescентность (упругость). Пробы, будучи сильно поврежденными при завядании, или же не перенесшие такового, при постановке их в воду не восстанавливали тurgescентность (оставались вялыми), бурели. Подсчет процента живых листьев, почек и побегов после перенесенного завядания (одинакового по услови-

ям и времени) являлся основным критерием степени стойкости к завяданию исследуемых частей растений.

Определение же таких показателей, как водоудерживающая способность, состояние устьиц и интенсивности дыхания, давало дополнительную характеристику исследуемых органов.

Разрез почек, которые перенесли завядание, имеет ярко-зеленый цвет, разрез же почек, не перенесших завядания, имеет бурый цвет. Также по изменению окраски тканей побегов можно легко отличать побеги, перенесшие завядание (стойкие к засухе), от побегов, не перенесших такового.

В некоторых опытах производились также определения гидрофильтрности коллоидных веществ и измерения сосущей силы листьев.

Определение степени гидрофильтрности коллоидных веществ листьев производилось по методике, описанной в работе А. И. Смирнова и сотрудников (1928). Высушенные в вакуум-экскаторе, а у нас в вакуум-сушилке, листья измельчались на мельнице. После просеивания измельченный материал в количестве 1—2 г насыпался в весовые стаканчики, которые ставились открытыми в экскаторы. На дно экскаторов для одной серии проб наливалась вода, а для другой параллельной серии наливалась 10% серная кислота. После 4—5 дней пребывания в экскаторах стаканчики с материалами взвешивались и ставились на высушивание при 100—105°. Количество насыщенной воды (в одинаковых условиях температуры и насыщения парами воды замкнутого пространства) на единицу сухого веса измельченной массы листьев и давало степень гидрофильтрности коллоидных веществ.

Измерение сосущей силы производилось по предложенному нами методу сравнения: листья, сосущие силы которых сравниваются, вставляются в концы предварительно наполненного водой коленчатого (U-образного) капилляра и замазываются в местах их укрепления в капилляр (мы применяли смесь парафина с вазелином). В силу сцепления между собой частиц воды сила сосания листа передается по всему столбу жидкости в капилляре, и в результате столбик жидкости обрывается

у того листа, у которого сосущая сила меньше. На рис. 3 видно, что правый лист оборвал капилляр воды у своего левого компонента и значительную часть воды из левого капилляра к моменту фотографирования уже всосал. Так же достаточно чувствительным оказался весовой метод измерения, сосущей силы у целых листьев, особенно если пользоваться для ускорения взвешиваний торзионными весами.

Засухоустойчивость и стойкость к обезвоживанию

Для выявления природы засухоустойчивости растений очень важно знать причины той или иной степени стойкости их к завяданию. Экспериментальные данные о способности выносить глубокое обезвоживание тканями растений или удерживать ими при завяданиях воду на определенном уровне в этом разрезе очень ограничены.

Так, И. В. Красовская (1935) отмечает исследования (Нестеровой, Ершова и Красовской) по засухоустойчивости набора сортов пшеницы и овсов, которые показали, что стойкость сортов к почвенной засухе может быть двух типов: 1) в силу большей способности тканей выносить без вреда обезвоживание или 2) вследствие способности тканей удерживать значительные количества воды при самом глубоком завядании растений.

В наших исследованиях степень стойкости листьев к завяданию у разных сортов культур миндаля, маслин, груши и яблонь обусловливалась в первую очередь способностью листьев удерживать воду при завядании. Только в группе нестойких сортов персика и маслин выявились такие сорта, листья которых, кроме пониженней

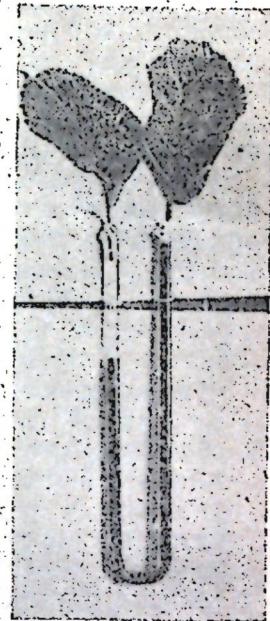


Рис. 3. Измерение сосущей силы листьев (яблони). Правый лист оборвал капилляр воды у своего левого компонента

водоудерживающей способности, имели также пониженную стойкость к обезвоживанию. Листья этих сортов, имея в конце завядания в своих тканях 60—70% воды (на сухой вес), восстанавливали свой тургор всего в пределах до 15%. В то же время листья средних по стойкости сортов почти при тех же остатках воды восстанавливали свой тургор на 50—70% (табл. 1).

В таблице 1 приведены также данные предельных остатков воды (в % на сухой вес), при которых листья восстанавливали свой тургор лишь в пределах 0—10%*.

Данные таблицы 1 и графика (стр. 89) показывают, что у персика в группе стойких и среднестойких сортов стойкость листьев к завяданию в первую очередь обусловлена большими количествами воды, удержанной листьями к концу завядания. В группе же нестойких сортов, кроме фактора малой водоудерживающей способности, выявляется также фактор малой стойкости к обезвоживанию этих листьев.

Из графы 4 таблицы 2 видно, что стойкость листьев к обезвоживанию по сортам варьировала незначительно, потому что отмирание листьев у первых двух групп сортов (стойких и среднестойких) происходило примерно при одинаких и тех же количествах оставшейся в них воды. И только в группе нестойких сортов встречались сорта, у которых предельное обезвоживание наступало при немного больших (на 15—20%) количествах оставшейся в них воды при завядании.

Если сравнивать между собой листья разных культур (табл. 2), то, как и в опытах И. И. Туманова (1929), намечается некоторая корреляция между стойкостью к завяданию и способностью тканей листьев выносить глубокое обезвоживание.

Так, из данных таблицы 2 видим, что листья маслины при 45—60% (на сухой вес) оставшейся в них воды при завядании восстанавливали свой тургор на 50—72—84%. В то же время листья миндаля, персика, груши и яблони при этих же остатках воды восстанавливали свой тургор обычно лишь в пределах 10—20%.

* Выделение сортов персиков для испытаний и проведение исследований проводились при содействии зав. отделом косточковых плодовых И. Н. Рябова.

Таблица 1

Стойкость к завяданию и обезвоживанию листьев различных сортов персиков

НАЗВАНИЕ СОРТОВ	Количество воды в листьях в % на сухой вес		% листьев, восстановивших тургор	Предельное количество воды в листьях в % на сухой вес	Степень стойкости листьев к завяданию по 10-балльной шкале*
	в началь- е опыта	в конце опыта (72 часа завя- дания)			
Ферганский 17	306	144	97	50—55	10
Дакота	295	122	84	50—55	8
Эльберта	—	—	84	—	8
Никитский	257	104	69	45—50	6
Голланд пурпуровый	255	92	63	50—55	5
Мальтийский	277	84	58	50—55	5
Чугури	287	67	59	50—55	5
Алексей Леппер	257	63	13	—	2
Лоренция	280	67	7	67—70	1
Дани	—	76	0	76—80	1
Фаворит поля	270	44	—	45—55	1

* 1 бал шкалы = 10%. Он вычислялся из амплитуды стойкости листьев к завяданию у различных сортов. В данном опыте стойкость листьев к завяданию варьировала от 0% (у нестойких сортов) до 97% (у стойких сортов).

Таблица 2

Стойкость к завяданию и стойкость к обезвоживанию листьев различных плодовых культур по группам сортов

Название растений	Группировка сортов по стойкости к завяданию их листьев	Продолжительность завядания в часах	Осталось воды в листьях в конце завядания в % (на сухой вес)	Процент листьев, восстановивших тurgor после завядания
Маслина	Стойкие	120	45—60	72—84
	Среднестойкие	120	45	50
Персик	Нестойкие	120	27—43	0—0
	Стойкие	72	120—145	81—100
Миндаль	Среднестойкие	72	70—100	50—70
	Нестойкие	72	45—75	0—20
Груша	Стойкие	29	85—115	70—100
	Среднестойкие	29	62—65	40—45
Яблоня	Нестойкие	29	45—50	5—10
	Стойкие	24	93	95
	Среднестойкие	24	63	43
	Нестойкие	24	42	3
	Стойкие	24	77	64
	Среднестойкие	24	44	15
	Нестойкие	24	37	0

В пределах каждой культуры листья групп стойких сортов характеризуются в первую очередь большой способностью удерживать воду при завядании и затем в соответствии с этим восстанавливать свой тургор в повышенном проценте. Листья среднестойких и нестойких групп характеризуются пониженными количествами удержанной воды в своих тканях к концу завядания и в соответствии с этим имеют низкую способность к восстановлению тургора после завядания. В группах нестойких сортов маслин и персиков часто малая стойкость их листьев к завяданию обусловлена как пониженной их водоудерживающей способностью, так и пониженной стойкостью их тканей к обезвоживанию.

Так, листья из группы нестойких сортов маслин (табл. 2) при 43% оставшейся в них воды дали 0% листьев, восстановивших тургор. В то же время листья сортов из

группы среднеустойчивых почти при таком же остатке в них воды (45%) дали 50% восстановивших тургор. Аналогичные данные имеются и по сортам персика, когда листья из группы нестойких сортов при достаточных остатках в них воды при завядании давали относительно небольшой процент восстановивших тургор.

Изложенные данные приводят к следующим выводам.

1. В качестве фактора больших различий в стойкости листьев к завяданию в первую очередь выступает водоудерживающая способность.

2. Малая стойкость листьев к завяданию из группы нестойких сортов, кроме пониженной их водоудерживающей способности, часто также дополняется и пониженной стойкостью их тканей к глубокому обезвоживанию.

В августе-сентябре 1935 г. пришлось наблюдать длительное завядание листьев на маслине (молодой сад Никитского ботанического сада). Напрашивалась мысль, каким же физиологическим фактором обусловлена возможность переносить листьями маслины (такого засухоустойчивого растения) длительное и глубокое завядание. Стойкостью ли их тканей к глубокому обезвоживанию или же их способностью удержать воду при глубоком завядании выше критического уровня для данного растения. Произведенные нами определения количества воды в завядающих листьях приводятся в таблице 3.

Таблица 3

Содержание воды при длительном и глубоком завядании листьев на растениях в засушливый период лета 1935 г.

Название растений	Внешнее состояние листьев	Количество воды в листьях в % на сухой вес	Дефицит воды в листьях в % от нормального содержания	Предельное количество воды, при котором наступает отмирание листьев в % на сухой вес
Маслина	Сильно завядшие . . .	85	56	40—55
	Средне завядшие . . .	90	40	—
	Толгомская . . .	72	52	—
	3-й сорт . . .	135	50	100—120
	Сирень . . .	160	40	—

Из данных, приведенных в таблице 3, видно, что способность листьев выносить длительное и глубокое завядание как у маслины, так и у сирени была обусловлена способностью листьев удерживать при завядании воду на уровне выше летального обезвоживания.

Стойкость к завяданию и водоудерживающая способность листьев

Предшествующие исследования, главным образом травянистых растений, показали, что засухоустойчивые растения при их завядании как срезанными частями, так и целыми растениями резче сокращают потерю воды через транспирацию (А. А. Ничипорович, 1926, И. И. Туманов, 1926). Н. Удольская * нашла, что срезанные листья засухоустойчивых сортов пшеницы при их завядании менее интенсивно отдают воду, чем листья незасухоустойчивых сортов. Как показали измерения Е. В. Лебединцевой (1930) и В. А. Новикова (1931), в тканях у засухоустойчивых растений относительно больше связанный воды, чем у незасухоустойчивых.

Наши исследования по диагностике на засухоустойчивость сортов плодовых культур показали, что водоудерживающая способность выступала в качестве одной из основных причин стойкости листьев к завяданию: чем больше была водоудерживающая способность листьев, тем большая отмечалась их стойкость к завяданию. Так, из хода кривых графика (стр. 83) видим, что способность восстанавливать тургор резко падала у тех сортов, которые при завядании больше отдали воды или меньше удержали воды в своих тканях к концу завядания. Водоудерживающая способность завядающих листьев, веток измерялась по интенсивности потери воды, учитываемой периодическими взвешиваниями, и по количеству оставшейся в тканях воды в процентах на сухой вес к концу завядания. Последний показатель, отражая наличие воды, используется для внесения соответствующих корректировок.

В таблице 4 приводим результаты испытания на стой-

кость к завяданию и водоудерживающую способность листьев 6 сортов миндаля и одного сорта персика (в качестве стандарта). Данные имеют параллельную оценку засухоустойчивости по результатам длительных полевых наблюдений.

Из данных таблицы 4 и приводимого графика видно, что листья стойкого сорта 53 отдали за 24 часа завядания всего 20% воды (из расчета на сырой вес), удержали в своих тканях к концу 29 часов завядания 116%

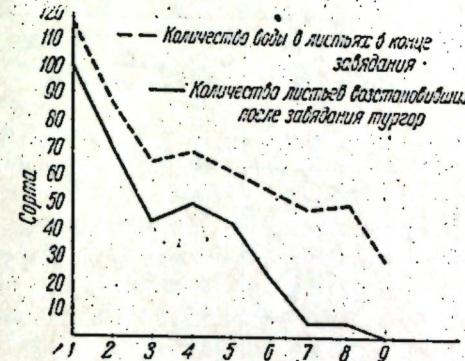


Рис. 4. График стойкости листьев миндаля к завяданию и количество воды в завядающих листьях

воды (на сухой вес) и восстановили при этом тургор на 100%. В том же опыте листья нестойких сортов № 44 и 180 за 24 часа завядания отдали через транспирацию 45—50% воды и имели к концу завядания в своих тканях воды всего 28—47%. Тургор листьями последних сортов восстановлен всего в пределах 0—5%.

Аналогичные данные мы имели и при исследовании сортов других плодовых культур, которые нами приводятся в сжатой, сводной таблице 5.

Из данных таблицы 5 видно, что листья стойких сортов в первую очередь характеризуются повышенной способностью восстанавливать свой тургор после перенесенного одинакового (по времени и условиям) завядания. Повышенная способность восстанавливать тургор листьями этих сортов в свою очередь обусловливается их большей водоудерживающей способностью. Резко диффе-

* См. Красовская, 1935, стр. 791.

Таблица 4
Стойкость к завяданию и водоудерживающая способность завядающих листьев 6 сортов миндаля (опыт 15—18/VIII 1934 г.)*

№ сортов по коллекционной книге плодового отдела	Отдано воды завядающим листьям в % исходному их весу за 24 часа завядания	К-во воды в листьях в % на сухой вивших гор после 29 часов завядания	% листьев, восстановивших вес после 24 часов завядания	Агроботаническая оценка засухоустойчивости тех же сортов, произведенная А. А. Рихтером	
				Степень засухоустойчивости листьев по 10-балльной шкале	
Крымский	53	20	116	10	Самый стойкий
"	50	29	80	7	Стойкий
"	174	44	62	5	Среднеустойчивый
"	175	45	—	4	
"	44	45	47	1	Нестойкий
"	180	50	28	1	
Персик "Эльберга"	...	20	130	10	Персик взят для сравнения как стандарт

* При повторных опытах в 1935—1936 гг. сорта занимали примерно те же места, что и в данной таблице.

ренцированная водоудерживающая способность по группам сортов внутри каждой культуры видна как по показателю, так (и еще лучше) по количеству воды,держанной листьями к концу завядания (графа 5).

В приведенных данных таблицы листья среднестойких и нестойких групп миндаля и груши как бы резко ни дифференцировались по показателю интенсивности потери воды, но видна отчетливая дифференциация по количествам удержанной воды к концу завядания. Первый же из показателей (интенсивность отдачи воды) стушеван потому, что срок сравнительного завядания 24—29 часов для этих культур велик. У этих культур при меньших сроках завядания (4—6—8 часов) дифференцировка сортов по обоим приведенным показателям водоудерживающей способности проявляется ярче.

Сравнивая приведенные культуры по средним величинам интенсивности потери воды завядающими листьями за 24 часа завядания в одинаковых условиях, видим, что наибольшую водоудерживающую способность имеют листья маслины, затем идут листья персика, миндаля и груши, причем листья культуры миндаля в сравнении с листьями маслины и персика имеют низкие показатели по водоудерживающей способности.

Согласно опытам А. А. Рихтера (1933) и нашим листья миндаля имеют по отношению к листьям маслины и персика низкую стойкость к завяданию, к засухе. Эти низкие показатели у засухоустойчивого растения (как миндаля) указывают на то, что у данного типа растений относительно малая стойкость листьев компенсируется повышенной стойкостью и максимальной приспособленностью к засухе других органов (корневых систем и т. д.).

Таким образом знание сравнительной засухоустойчивости отдельных органов той или иной культуры или типа растений сразу указывает на положительные и отрицательные моменты в засухоустойчивости данной культуры. Это необходимо для удачного подбора взаимно дополняющих (по стойкости основных органов) компонентов как при сочетаниях подвоя с привоем, так и при синтетической селекции.

Дальнейшие исследования показали, что листья группы стойких сортов, имея в своих тканях при глубоком за-

Таблица 5
Стойкость к засухе и водоудерживающая способность листьев различных плодовых культур по группам сортов

Название растений и группировка сортов по стойкости к засуханию их листьев	Сорта, представители групп	Количество воды в листьях в % на сухой вес						Чтение сюжета стабильного на 10-60-летний срок
		в начале завядания	в конце завядания	Подсушки	Бахчев.	Листья	Влажн.	
1	2	3	4	5	6	7	8	
Маслина:								
Стойкая группа	Крымский 146	10	103	59	120	84	10	
Среднестойкая	Сулюмский 151	11	99	45	120	50	5	
Нестойкая	Среднеустойчивый 161	18	91	43	120	0	1	
Средняя величина по культуре		13						
Персик:								
Стойкая группа	Ферганский 17 (Дакота)	15	306	144	72	97.	10	
Среднестойкая	Ереванский (Мальтийский)	24	278	90	72	58	5	
Нестойкая	Лоренция	30	281	67	72	7	1	
Средняя величина по культуре		23						

Название растений и группировка сортов по стойкости к засуханию их листьев	Сорта, представители групп	Количество воды в листьях в % на сухой вес						Чтение сюжета стабильного на 10-60-летний срок
		в начале завядания	в конце завядания	Подсушки	Бахчев.	Листья	Влажн.	
1	2	3	4	5	6	7	8	
Миндаль:								
Стойкая группа	Крымский 53	20	195	115	29	100	10	
Среднестойкая	Бузулган 174	44	178	62	29	61	5	
Нестойкая	Деканка зимняя 44	49	154	47	29	5	1	
Средняя величина по культуре		35						
Груша: **								
Стойкая группа	Бузулган	27	160	93	24	93	10	
Среднестойкая	Деканка зимняя	45	200	63	24	45	5	
Нестойкая	Мария Луиза	46	167	42	24	3	1	
Средняя величина по культуре		39						

* Шкала засухоустойчивости и другие показатели приводятся отдельно для сортов в пределах каждой из приведенных культур (маслины, персика, миндаля и груши). Принцип шкалы см. примечание к таблице 1.
** Исследования засухоустойчивости сортов груши автором проводились в 1935 г. на КрымЗОБ при содействии зав. Сектором сортоназначения Г. С. Бузулина.

вядании большие количества удержанной воды, имеют при этом и относительно большую интенсивность дыхания, чем листья нестойких сортов. В таблице 6 приводим результаты измерений одного из наших опытов интенсивности дыхания листьев у сортов миндаля в момент их глубокого завядания.

Таблица 6
Интенсивность дыхания при глубоком завядании листьев 4 сортов миндаля, различных по своей засухоустойчивости (опыт 21—23/V 1935 г.)

№ и характеристика сортов на засухоустойчивость	Количество воды в листьях в % на сухой вес после 48 часов завядания	Количество мг CO_2 , выделенных за 1 час на 100 г сухого веса листьев после 48 часов завядания	Сравнительная интенсивность дыхания листьев
53 самый стойкий	122	170	100
50 стойкий	87	154	91
Среднеустойчивый	68	112	66
44 нестойкий	39	25	15
180 нестойкий	46	5	3

Из данных таблицы 6 видим, что листья стойких сортов при глубоком завядании, удержав в своих тканях большее количество воды, имели и интенсивность дыхания большую, чем листья нестойких сортов.

Литературные данные по интенсивности процесса дыхания завядающих растений разноречивы. Согласно одним исследователям интенсивность дыхания при завядании растений увеличивается, Ильин (см. А. А. Зайцева, 1935), Moles (см. Красовская, 1935, стр. 798), С. Д. Львов, (1936). По данным других исследователей интенсивность дыхания при завядании растений уменьшается (Мейер и Плантефоль, 1924, А. А. Зайцева, 1935). Наконец, по данным Е. Шеффера (1928) и нашим интенсивность дыхания увеличивается только в первые фазы завядания и падает в последующие, причем по данным Е. Шеффера у исследованных им главным образом травянистых растений интенсивность дыхания повышается в пределах потери воды завядающими органами растений до 20%.

По данным наших измерений в ряде случаев у завядающих листьев плодовых растений интенсивность дыхания повышается в пределах потери воды до 30—35%. При дальнейших потерях воды завядающими листьями наступает падение интенсивности дыхания. Это падение идет тем резче, чем быстрее идет потеря воды завядающими органами.

На графике (рис. 5) представлен ход кривых интенсивности дыхания завядающих листьев персика в зависимости от количества удержанной последними воды в процессе завядания.

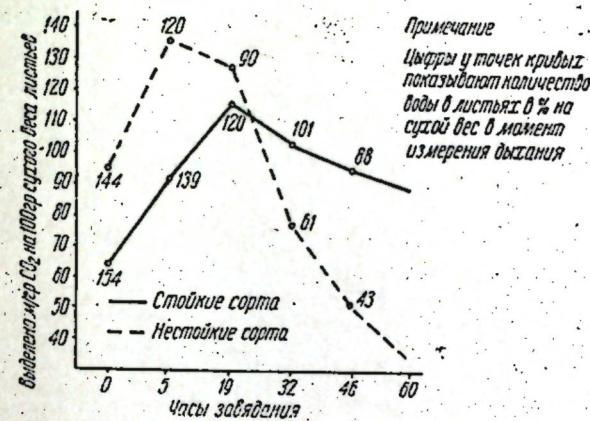


Рис. 5. График интенсивности дыхания и интенсивности потери воды завядающими листьями персика

Сплошная кривая, отражающая ход процессов дыхания и потери воды завядающими листьями группы стойких сортов персика, показывает, что у листьев этих сортов подъем интенсивности дыхания в первую фазу завядания был больший, чем у листьев группы нестойких сортов (прерывистая кривая), и при глубоком завядании интенсивность дыхания не так резко падала.

Прерывистая кривая, показывающая процессы дыхания и потери воды при завядании листьями группы нестойких сортов персика, показывает, что подъем интенсивности дыхания в первой фазе завядания у данной группы был меньший, чем у листьев стойких сортов. С резким

падением содержания воды в завядающих листьях резко падала и интенсивность дыхания последних при глубоком завядании.

Обусловливаемый обезвоживанием больший подъем интенсивности дыхания в первые фазы завядания, а также его более высокий уровень при глубоком завядании листьев группы стойких сортов как бы подтверждает точку зрения С. Д. Львова (1936). Последний считает, что засухоустойчивые формы при завядании должны в большей степени повышать интенсивность дыхания, чем незасухоустойчивые.

В таблице 7 кратко приводим данные результатов произведенной в 1936 г. на КрымЗОС сравнительной оценки степени засухоустойчивости 4 сортов земляники.

Таблица 7
Сравнительная оценка засухоустойчивости 4 сортов земляники, произведенная по методу завядания срезанных частей и по полевым наблюдениям

Название сортов	Отдано воды в % к сырому весу листьев за 9 часов завядания	Степень засухоустойчивости по 10 бальной шкале	Производственно-биологическая оценка сортов по данным специалиста КрымЗОС А. Ф. Мелешко
Муто . . .	26	98	10
Виктория .	29	97	10
Рубецаль .	33	89	9
Ранняя розинская	50	16	2
Клубника миланская	58	—	3

В заключение этого раздела необходимо подчеркнуть, что стойость к завяданию (к засухе) листьев, почек побегов плодовых культур не представляет исключений

из общей биологической закономерности, установленной для растений акад. Т. Д. Лысенко.

Приводимые в таблице 8 данные сравнительной стойкости к завяданию листьев сеянцев и листьев сортов миндаля, персика и яблони указывают, что стойкость листьев к завяданию находится в коррелятивной зависимости от стадийного развития плодовых растений.

Таблица 8
Сравнительная стойкость к завяданию листьев сеянцев и сортов по культурам

Название растений плодовых	Возраст растений*	Отдано воды листьями за 20 час. завядания в % исходному весу	% листьев, восстановивших тургор после 20 час. завядания
Миндаль . . .	2-летние сеянцы	46	6
	Сорта (деревья в возрасте 25–30 лет)	33	70
Персик . . .	2–3-летние сеянцы	43	0
	Сорта (деревья в возрасте 18–20 лет)	20	100
Яблоня . . .	3-летние сеянцы	59	0
	Сорта (деревья в возрасте 28–30 лет)	38	50

* Здесь можно точно говорить лишь о возрасте сеянцев. Возраст же сортов определен только возрастом этих деревьев, выжившихся из почек, но возраст тех деревьев, с которых были взяты эти почки, неизвестен.

Пробы листьев брались средние для сеянцев с 25–30 растений для сортов с 8–10 деревьев, из которых каждое представляло отдельный сорт.

В таблице 9 приводятся определения водоудерживающей способности и стойкости листьев «Ренета Шампанского» в зависимости от удобрений почвы. Из данных таблицы 9 видим, что как стойкость, так и водоудерживающая способность листьев «Ренета Шампанского» на удобренных делянках почти в 2 раза больше, чем на неудобренных.

Таблица 9.

Стойкость к завяданию и водоудерживающая способность листьев „Ренета Шампанского“ в зависимости от почвенных условий*

Варианты почвенного фонда	Отдано водой завядающими листьями за 12 часов замедления в % на их сырой вес			Процент листьев, восстановивших тургор после 12 часов завядания		Относительные величины
	листья с побегами	листья с розеткой	среди	после 12 часов завядания	способности спорождать листья	
Внесен павоз + селитра (со специальной обрезкой кроны)	27	30	28,5	79	100	100
То же без обрезки	28	31	29,5	78	97	93,5
Без удобрения + специальная обрезка	35	32	33,5	58	85	73
Без удобрения и без обрезки	33	45	39	45	49	57

* Исследования автором пропелены 15—17/VIII 1935 г. на КрымЗОС.

Таблица 10

Активность катализы, стойкость к завяданию и водоудерживающая способность листьев „Ренета Шампанского“ на деревьях с нормировкой плодов (определение 25/VII 1936 г. на КрымЗОС Еремеева и Рудь)

Вариант нормировки плодов	количество см ³ перекиси водорода, разложенной катализой листьев за период в минутах:	Отдано листьями нов. тур. воды за гор. после 12 ч. завядания					% листьев, восстанавливающих
		1	2	3	4	5	
1 плод на 18—20 листьев (без нормировки завязей)	1*	5	8	10	11	11	31
1 плод на 78—80 листьев (нормировка завязей)	—	14	17	17	18	18	41
1 плод на 18—20 листьев	2	3	5	6	7	8	29
1 плод на 78—80 листьев	—	10	13	15	16	16	40

* По активности катализы II по стойкости листья сравниваются внутри каждой повторности.

В таблице 10 приводятся данные по определению активности каталазы (газометрическим методом), стойкости к завяданию и водоудерживающей способности листьев «Ренета Шампанского» в зависимости от количества плодов, оставленных на дереве при нормировке плодов. Из таблицы 10 видно, что активность каталазы и стойкость к завяданию листьев у деревьев без нормировки завязи, с большей нагрузкой листьев плодами (1 плод на 18—20 листьев) в 2—3 раза меньше, чем у деревьев, у которых завязи были прорежены (нормированы) и 1 плод приходится на 78—80 листьев.

Также из этих данных видно, что и водоудерживающая способность листьев при большой нагрузке дерева плодами уменьшается.

Роль устьиц в регулировке транспирации завядающих листьев

Выявление роли устьиц в регулировке потери воды завядающими листьями являлось логическим продолжением расшифровки приведенных данных о разной водоудерживающей способности листьев стойких и нестойких к завяданию сортов.

Известно, что основная масса транспирируемой растением воды проходит через устьичные отверстия листьев и лишь небольшая часть воды отдается непосредственно через кутикулу листьев. Наблюдения Молиша, Нилсон Эле и др. (В. Заленский и А. Дорошенко, 1923) показали, что при завядании листьев у значительной части исследованных видов растений устьица закрывались, но встречалось немало и таких видов растений, когда при завядании листьев устьица не закрывались или закрывались, но не в полной мере.

Исследования В. Заленского и А. Дорошенко (1923) выявили причины раскрытия (или незакрывания) устьиц завядающих листьев для завядания при высокой температуре ($30-40^{\circ}$). Согласно этим исследованиям в замыкающих устьица клетках листьев многих растений крахмал при температуре $30-40^{\circ}$ переходит в сахар, что вызывает увеличение осмотического давления в замыкающих клетках, а последнее ведет к раскрытию устьичных щелей. При засухе, сопровождаемой повышенными тем-

пературами, листья таких растений, как тыква, пшеница, рожь и др., больше всего завядают и повреждаются. Наоборот, устьица листьев проса, кукурузы и др. при подобных засухах не открываются (или открываются, но позже и в меньшей степени). Листья этих растений в меньшей степени завядают и вообще меньше страдают от действия засухи.

В отношении роли устьиц в регулировке потери воды растением при обычных условиях завядания мнения исследователей расходятся. Наиболее общепринятой является точка зрения Ливингстона и Броуна (1912) (Н. А. Максимов, 1926), согласно которой главным фактором, регулирующим транспирацию при завядании, является начинающееся подсыхание оболочек клеток, ограничивающих межклеточные камеры листа.

Данные, приведенные в работе В. Заленского и А. Дорошенко, если не противоречат точке зрения Ливингстона и Броуна то во всяком случае вскрывают новый фактор регулировки транспирации завядающих листьев — состояние устьиц. Эффективное участие устьиц в регулировке транспирации также проявилось в наших опытах, когда у части листьев растения днем мы вызывали затемнением закрытие устьиц. В результате транспирация этих листьев при равных прочих условиях резко падала. Подвядающего действия эти листья на себе никакого не испытывали.

Как показали опыты В. Александрова (1924) с листьями травянистых растений и наши с листьями плодовых, нижние листья теряют воду более интенсивно, чем средние и верхние. Наши опыты показали также, что эта, более интенсивная потеря воды нижними листьями происходит при большем их обезвоживании, что лишний раз показывает о несовпадении с точкой зрения Ливингстона и Броуна на регулировку транспирации растениями.

Наши исследования, часть которых приводим ниже, показали, что одной из ближайших причин большей потери воды завядающих нижних листьев * является то,

* Нижними листьями в применении к плодовым в наших опытах мы называем нижние листья в пределах каждого ростового или укороченного плодового побега (розетки) независимо от местоположения самого побега в кроне.

что их устьица не реагируют на завядание своим закрытием, как это происходит с устьицами у одновременно завядающих средних и верхних листьев тех же растений (или в наших опытах с тех же побегов).

Дальнейшие наблюдения показали, что устьица нижних листьев исследованных нами плодовых (яблони, груши, персика, абрикоса, миндаля) не реагируют на завядание и затемнение не только при завядании срезанных листьев, но и в тех случаях, когда последние находятся на растении. Устьица нижних листьев, потеряв способность реагировать на завядание и затемнение, остаются открытыми при недостатках воды в почве, а также на ночь. Устьица листьев миндаля вообще слабо реагируют своим закрытием на затемнение и завядание.

Приводим краткие данные наших исследований ответной способности устьиц нижних листьев как на обезвоживание (завядание) последних, так и на затемнение.

Таблица 11

Ответная реакция устьиц разных листьев на внешние воздействия

№ по пор. р.	Название растений	Местополо- жение листа на побеге (счет снизу)	Состояние устыиц до опыта	Вариант опыта	Состояние устыиц по- сле опыта
1	Яблоня	1—3	90% открыт.	Затемнение побегов на дереве на 2—3 часа 3-часов. за- вядание сре- занных ли- стьев	80% открыт. 10% 85% 15% :
		5—8	90% " "		
		2—3	95% открыт.		
		5—9	95% "		
2	Персик	2—3	95% открыт.	Затемнение побегов на 2—3 часа 2-часовое затемнение срезанных листьев	75% открыт. 5% 75% 5% :
		5—9	95% "		
		1—3	95% "		
		5—9	95% "		

Из приведенных данных видим, что если в поле зрения наблюдений за устьицами включать и нижние листья, то можно получить ложное впечатление обеспеченности растений водой (о состоянии почвенной влажности), так как устьица нижних листьев часто теряют способность к ответной реакции на завядание и на затемнение.

Интересно отметить, что в наблюдениях В. Заленского и А. Дорошенко (1929) открытие устьиц под действием высоких температур засухи происходило у свеклы и кукурузы в первую очередь на нижних листьях, в результате чего нижние листья этих растений в первую очередь повреждались от действия засухи.

Связь между интенсивностью потери воды завядающими листьями и способностью устьиц реагировать на завядание своим закрытием видна из данных таблицы 12.

Таблица 12

Интенсивность отдачи воды и степень открытия устьиц у завядающих листьев персика и яблони (опыт 3/XI 1935 г.)

Название завяда- ющих листьев	Отдано воды за 1 час на 1 м ² площиади листьев		Степень открытия устыиц в %	
	за первый час завяда- ния	за второй час завяда- ния	до завяда- ния	в конце второго часа за- вядания
Листья персика на срезанных ветках . . .	220	130	100	10
Листья яблони на срезанных вет- ках	270	270	95	90

Листья персика за второй час завядания закрыли устьица на 90% от исходного состояния и сократили отдачу воды на 41%. В то же время листья яблони, закрыв устьица всего на 5%, нисколько не сократили потерю воды за второй час завядания.

Роль регулирующей способности устьиц в повышении стойкости листьев к завяданию в сортовом разрезе рель-

Стойкость к завяданию и регулирующая способность транспирации устьицами завидающих листьев различных сортов груши (опыт 28—30/VIII 1935 г.)^{*}

Название сортов	Степень закрытия устьиц после 6 часов завядания в % к состоянию их до опыта	Отдано воды завидающими листьями в % к исходному весу		% листьев, восстановивших тургор после 24 часов завядания	Степень стойкости листьев к завяданию по 10-балльной шкале
		за 6 часов завядания	за 24 часа завядания		
Бузурган (местный сорт)	10	90	12	25	95
Миски	50	25	40	50	5
Деканка зимняя	55	28	52	44	4
Фердинанд	35	32	52	51	5
Берс-Джафар	20	41	54	33	3
Пас-Кальмар	10	44	53	0	1
Форель летн.	0	48	59	0	1

* Опыты с сортами груши проводились на КрымЗОС при содействии гав. сектором сортов гущин Г. С. Булачина, кроме автора, в данном опыте участвовали сотрудники станции И. Крушинская, К. Коробко и И. Салога.

ефно проявилась при исследовании нами засухоустойчивости сортов груши на Крымской зональной плодоягодной станции.

Из данных, приведенных в таблице 13, видим, что чем больше была ответная реакция устьиц на завядание листьев своим закрытием, тем резче завидающие листья сокращали отдачу воды.

Физиологический параллелизм листьев плодовых растений

При подходе к плодовым культурам с точки зрения диагностики на стойкость к завяданию их надземных органов и в частности листьев мы в первую очередь должны были иметь в виду, в какой мере на листьях плодовых проявляется закономерность, установленная Заленским. Это нам необходимо было потому, что для целей диагностики нужно было брать более или менее идентичные по физиологическим свойствам партии листьев с исследуемых деревьев. Согласно установленной В. Заленским (1918) закономерности выше расположенные на растении листья имеют более ксероморфное строение (меньший размер клеток, большее число устьиц, большую протяженность проводящих сосудов на квадратную единицу листа и т. д.). Дальнейшие исследования показали, что верхние листья имеют большее осмотическое давление (В. Заленский, 1918), более интенсивную ассимиляцию (В. Александров, 1923), менее интенсивно отдают воду при завядании (В. Александров, 1924), больше содержат углеводов (С. Д. Львов и С. С. Фихтенгольц, 1929).

Приведенные дифференцированные физиологические и анатомические показатели листьев одного и того же растения являются частым случаем проявления изменчивости листьев в онтогенетическом развитии растений (Н. П. Кренке, 1933—1935).

По отношению же вегетативных частей плодовых растений выявлен морфологический параллелизм (П. Г. Шитт, 1936). Согласно последнему имеется соответствие в расположении направлений и характере роста и развития однотипных частей как на одном и том же растении, так и

Таблица 14

Повторяемость физиологических свойств у соответственных листьев разных побегов

Название растений	№ побегов	Местоположение листьев на побеге	Отд. воды листьями за 3 ч. завядания в % к их весу	Степень открытия устьиц в %			Восстановление гуттации листьями в %	Продолжительность завядания в часах
				в начале опыта	после 3 час. завядания	после 72 ч. завядания		
Персик Эльберта	1	1, 2, 3 (счет снизу) 5, 6, 7 10, 11	14	100	100	10	72	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	15	100	100	0	72	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	7	100	10	60	72	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	8	100	15	75	72	
	1	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	25	100	100	0	24	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	18	100	35	55	24	
Яблоня Ренет Шампанский	1	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	16	100	30	70	24	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	23	100	100	5	24	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	18	100	30	65	24	
	2	1, 2, 3 5, 6, 7 10, 11	15	100	25	78	24	
	1	Нижняя часть побега	3 за 24 ч.	—	—	0	120	
	2	Нижняя часть побега	47	—	—	0	120	
Маслина Никитская б	1	Верхняя часть побега	28	—	—	60	120	
	2	Нижняя часть	50	—	—	0	120	
	2	Верхняя часть	28	—	—	50	120	
	1	—	—	—	—	—	—	—

Примечание: Аналогичные данные были и по другим побегам этих и других культур.

на разных объектах одной и той же породы и сорта при прочих равных условиях.

Таким образом по отношению листьев плодовых согласно морфологическому параллелизму имеем, что соответственно расположенные листья на разных побегах одного дерева или на разных деревьях одного и того же сорта при прочих равных условиях являются морфологически сходными.

Наши исследованиями по отношению листьев плодовых растений выявлено, что у соответственно расположенных листьев на разных побегах как в пределах одного, так и всех деревьев одного и того же сорта при прочих равных условиях имеется повторяемость физиологических свойств (физиологический параллелизм).

Повторяемость физиологических свойств у листьев одинакового их местоположения на разных побегах в наших опытах обнаружена по примерно одинаковым степеням стойкостей листьев к завяданию, по водоудерживающим способностям и по сходным ответным реакциям устьиц на завядание. Кроме того промеры и подсчеты устьиц на листьях разного местоположения их на различных побегах показали, что листья каждого побега дерева в общих чертах повторяют закономерность В. Заленского (1918), а именно: число устьиц на единицу площади увеличивается, а размеры их уменьшаются по мере удаления листа от основания побега к его верхушке.

В таблице 14 в сжатом виде приводим часть наших данных по определению стойкости к завяданию листьев (объединенных в соответствующие группы) разного местоположения на побеге.

Из данных таблицы 14 видим, что особенно резко выделяются своей малой стойкостью в завяданию, пониженной водоудерживающей способностью и отсутствием ответной реакции устьиц на завядание нижние листья в пределах каждого побега. В дополнение приведенных в таблице 14 примеров проявления параллелизма физиологических свойств соответственными листьями с разных побегов следует отметить, что при массовом летнем опадении листьев в плодовых садах Крыма в 1934 г. в первую очередь опадали в пределах каждого ростово-

Величина, число устьиц и количество в них крахмала в зависимости от местоположения листа на побеге

№ п/р	Название растений	Местоположение побега в кроне	Место- положение листьев на побеге (счет снизу)	Приимечание			
				Содержание крахмала в %	Содержание устьиц в %	Содержание крахмала в %	Содержание устьиц в %
1	Яблоня, сорт Кальвиль белый зимний, возраст 12—14 лет	Средняя часть периферии кроны, побеги расположены под углом в 20-30°	2 4 11 19 25 (снизу) и 3-ii (сверху)	16 18 24 28 36	11,3 10,7 9,6 9,15 8,20	43 66 68 100 100	Крахмала мало, по 3—5 зерен, и те имеют размытый вид Крахмала в среднем 10—15 зерен Крахмала много, в некоторых клетках сплошные цепочки по 23—25 зерен
2	Яблоня, сорт Кальвиль белый зимний, возраст 12—14 лет	Верхняя часть кроны, побеги продолжения	2 11 (лист недоразвитый)	17 20	11,10 10	35 85	Крахмала очень мало, до 3—5 зерен Крахмала среднее к-во, 10—15 зерен

№ п/р	Название растений	Местоположение побега в кроне	Место- положение листьев на побеге (счет снизу)	Приимечание			
				Содержание крахмала в %	Содержание устьиц в %	Содержание крахмала в %	Содержание устьиц в %
1	Яблоня, сорт Кальвиль белый зимний, возраст 12—14 лет	Побег расположен вертикально	30 34 (снизу) и 2-й (сверху)	26 31	8,8 8,55	70 90	Крахмала среднее к-во 10—20 зерен То же
2	Персик, сорт Юбилейный, возраст 12—15 лет	Нижняя часть кроны. Побег расположен горизонтально	10 (снизу)	17 20	12,3 10,12	47 75	
3	Персик, сорт Юбилейный, возраст 12—15 лет	Верхняя часть кроны. Побег расположена вертикально	9 (снизу) и 2-й (сверху)	18 20	11 10,10	84 100	
4	Персик, сорт Юбилейный, возраст 12—15 лет						

Приимечания: 1. Все измерения и подсчеты устьиц производены при окуляре 10 и объективе 40 микроскопа Leiss.

2. Аналогичные данные имеем по другим побегам этих и других деревьев.

го побега или розетки нижние листья (Еремеев, 1934). В последнем случае параллелизм проявлялся в сходных реакциях нижних листьев различных побегов на неблагоприятные условия почвы.

В таблице 15 приводим часты наших данных по промерам и подсчетам устьиц листьев разного местоположения последних на различных побегах.

Из промеров и подсчетов устьиц видим, что у листьев в пределах каждого побега число устьиц на единицу площади увеличивается, а размеры последних уменьшаются от основания побега к его верхушке, причем этот параллелизм в изменении анатомических элементов так же, как и отмеченных выше физиологических свойств, в общих чертах проявляется на каждом побеге кроны независимо от места и характера (горизонтальное, вертикальное) положения последнего в кроне.

Наличие физиологического параллелизма дает возможность в опытах брать листья с более идентичными физиологическими свойствами.

Выводы

Приведенные выше исследования засухоустойчивости плодовых культур приводят к следующим основным выводам.

1. Исследованиями выявлена большая амплитуда изменчивости засухоустойчивости листьев у различных сортов в пределах каждой из исследованных культур: персик, миндаль, маслина, груша, яблоня и др.

2. Для повышения засухоустойчивости растений необходимо:

а) подбор компонентов как при сочетаниях подвоя с привоем, так и при синтетической селекции вести таким образом, чтобы взятые компоненты взаимно дополняли друг друга по стойкости их основных органов; например, большая стойкость к засухе листьев одного дополнялась бы относительно большей стойкостью побегов, корневой системы и т. д.;

б) рациональный, взаимно дополняющий по относительной стойкости основных органов подбор компонентов требует выявления у исходных форм не только общей

стойкости, но и относительной стойкости к засухе основных органов растений: листьев, почек, побегов, корневых систем.

3. Выявление (диагностика) степени засухоустойчивости сортов наряду с длительными полевыми наблюдениями можно производить и быстрым испытанием по методу завядания срезанных частей. Испытания показали, что внутри сортов каждой породы имеется большая амплитуда по степени стойкости к завяданию и по другим показателям засухоустойчивости растений.

4. Листья, почки и побеги засухоустойчивых сортов характеризуются следующими показателями:

- большой способностью восстанавливать свой тurgor после перенесенного завядания;
- повышенной водоудерживающей способностью при завядании;
- имеют при глубоком завядании интенсивность дыхания на более высоком уровне, чем листья, побеги и почки нестойких сортов;

г) устьица стойких к завяданию листьев активно реагируют на завядание своим закрытием, чем и обеспечивается большая способность этих листьев удерживать при завядании воду;

д) у листьев нестойких к завяданию (к засухе) ответная реакция устьиц на завядание слабо выражена, т. е. последние при завядании листьев слабо или совсем не закрываются, в силу чего листья эти при завядании сравнительно быстрее отдают воду.

5. Повторные исследования показали, что степень стойкости листьев к завяданию и водоудерживающая способность листьев при завядании у исследованных на ми сортов миндаля, маслины, персика, груши и других плодовых культур являются при прочих равных условиях стойким физиологическим показателем для характеристики сорта.

6. При сравнительной характеристике засухоустойчивости листьев у того или иного набора сортов необходимо иметь в виду, что на стойкость листьев резко влияют:

- местоположение листьев на побеге;
- почвенные условия;

в) степень нагрузки дерева плодами.

7. Исследованиями выявлено, что у листьев плодовых культур наблюдается повторяемость физиологических и анатомических показателей (физиологический параллелизм) в пределах каждого побега кроны. На каждом побеге повторяется общая закономерность в изменчивости физиологических, анатомических и морфологических свойств листьев (Заленский — 1904, Кренке — 1933, Шитт — 1936).

8. Стойкость к завяданию (к засухе) основных органов растений листьев, почек, побегов, равно как и другие свойства растений, находятся в коррелятивной зависимости от общей закономерности стадийного развития растений (акад. Т. Д. Лысенко). Резкие различия в стойкости к завяданию листьев сеянцев и сортов плодовых растений подчеркивают эту общую закономерность.

9. Изложенным выше методом завядания срезанных частей растений нами в короткий срок произведена характеристика 115 сортов плодовых культур миндаля, персика, маслины, груши, яблони, причем полученная этим методом характеристика засухоустойчивости сортов совпадает с агропроизводственной характеристикой засухоустойчивости этих сортов (агропроизводственные характеристики, к сожалению, имеются не по всем культурам и сортам). Все это говорит о применимости метода и «завядания срезанных частей» для практических целей.

Из исследованных нами сортов по 5 культурам наиболее засухоустойчивыми по стойкости их листьев оказались из персиков — «Ферганский 17», «Эльберта ранний», «Дакота»; из миндалей — «Никитский 53»; из маслин — «Крымский 146»; из груш — «Буздурган»; из яблонь — «Ренет Шампанский».

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Г. — Водный режим листьев мезафита. Вестн. Тифл. бот. сада. Серия II, вып. I-й, 1922.
2. Александров В. Г. — Фотосинтез различных листьев на стебле одного и того же растения. Записки Тифл. бот. сада, вып. III, 1924.
3. Бедельяя Л. — Испарение воды листьями различных сортов груши. «Садовод» № 8, Ростов-на-Дону, стр. 567—572, 1914.

4. Бетнер Р. — К вопросу об анатомических особенностях разных сортов плодовых деревьев. С.-Петербург, 1914, стр. 19.
5. Борисик Н. А. — Материалы к вопросу транспирации плодовых деревьев. Тр. Московской сад.-огор. опытн. станции, вып. 41, Млеев, 127; 1931.
6. Бородин И. — Физиологические исследования над дыханием листоносных побегов. С.-Петербург, стр. 114, 1876.
7. Бриллиант В. П. — Зависимость энергии фотосинтеза от содержания воды в листьях. Изв. Гл. ботан. сада, 1925.
8. Вавилов Н. И. — Научные основы селекции пшеницы. Теоретич. основы селекции, 1936.
9. Генкель П. А. — Влияние прелесевного закаливания к засухе и яровизации растений. Изв. Биол. науч.-исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те, т. IX, вып. 9—10, стр. 316—325, 1935.
10. Говоров Л. И. — Селекция на засухоустойчивость. Теоретические основы селекции, т. I, стр. 821—844, 1935.
11. Гордягин А. Я. — К флоре Акмолинской области. Тобольск, 1916.
12. Еремеев Г. Н. — Причина массового летнего опадения листьев в плодовых садах Крыма (по рукописи), 1934.
13. Еремеев Г. Н. — Состояние вопроса засухоустойчивости плодовых культур. Тр. КрымЗОС, т. II, 1938.
14. Еремеев Г. Н. — Засухоустойчивость и стойкость к обезвоживанию. Доклады Акад. Наук СССР, т. VIII, 1938.
15. Еремеев Г. Н. — Роль корневой системы в стойкости растений к избыточному и недостаточному увлажнению почвы. Соц. растениеводство, № 18, 1935.
16. Еремеев Г. Н. — Контроль почвы сада по состоянию корневых систем. Журн. Колхозный сад и огород, № 2, 1935.
17. Еремеев Г. Н. — Корневая система, как показатель почвы сада. Журн. Плодовоощное хозяйство, № 6, 1935.
18. Еремеев Г. Н. — Роль подвой в стойкости плодовых растений к неблагоприятным почвенным условиям. Журн. Плодовоощное хозяйство, № 5, 1936.
19. Жемчужников Е. А. — К вопросу об устьичном регулировании испарения. Известия по опытному делу Дона и Северного Кавказа, выпуск I и 3.
20. Засец В. К. и Бекиров И. Б. — Хаты-лаборатории на изучение суходольного плодоводства в Крыму. Журн. Плодовоощное хозяйство, № 1, 1936.
21. Зайцева А. А. — К вопросу о влиянии почвенной засухи на фотосинтез и дыхание растений. Изв. Акад. Наук СССР, 1935.
22. Заленский В. Р. — Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений (по физиологическим основам засухоустойчив. Н. А. Максимова). 1904.
23. Колесников В. А. — Материалы по изучению плодоводства Крыма. Крым. Госиздат, стр. 3—72, 1930.

24. Кокина С. И.—Водный режим и внутренние факторы устойчивости растений песчаной пустыни Каракум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, Ленинград, стр. 99—196, 1935.
25. Кондо И. Н.—О влиянии внешних условий и фаз развития на устойчивость растений к почвенной засухе. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. XXVII, № 5, 1931.
26. Красносельская-Максимова Т. А.—Опыт физиологического анализа захвата при помощи искусственного суховяя. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. 25, вып. 3, стр. 3—44, 1931.
27. Красовская И. В.—Физиологические основы селекции на засухоустойчивость. Теоретические основы селекции, т. 1, стр. 783—800, 1935.
28. Кренке Н. П.—Феногенетическая изменчивость. Сборник Биологического Ин-та им. Тимирязева, т. I, 1933—1935.
29. Кузьмин С. П.—Водный баланс и засухоустойчивость растений Апперсона в связи с особенностями строения их корневых систем. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. 23, вып. 2, 1929—1930.
30. Лебединцева Е. В.—Опыт изучения водоудерживающей способности у растений в связи с их засухо-и морозоустойчивостью. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. 23, вып. 2.
31. Луговой М.—Физиологическое значение осенней поливки плодовых деревьев. С.-Петербург.
32. Лысенко Т. Д., академик.—Физиология развития растений в селекционном деле. Семеноводство, № 2 стр. 20—30, 1934.
33. Лысенко Т. Д., академик.—Теоретические основы яровизации, Сельхозгиз, 1936.
34. Львов С. Д. и Березниковская Л. Н.—К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака, Тр. Бот. ин-та Акад. Наук СССР, сер. 4, вып. 1, 1933.
35. Львов С. Д. и Фихтенгольц С. С.—К вопросу об ионических основах засухоустойчивости. Тр. Бот. ин-та Акад. Наук СССР, серия IV, выпуск стр. 149—223, 1936.
36. Максимов Н. А.—Опыт сравнительного изучения испарения у ксерофитов и мезофитов. Журн. Русс. бот. об-ва, т. I, стр. 56—75, 1916.
37. Максимов Н. А. и Красносельская Т. А.—Исследования над завяданием растений в связи с их засухоустойчивостью. Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., т. 47—53, вып. 3, стр. 81—107, 1924.
38. Максимов Н. А.—Физиологические основы засухоустойчивости растений. Приложение 26-е к Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, 1926.
39. Максимов Н. А.—Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. 22, вып. 1, 1929.
40. Новиков В. К.—Исследования над засухоустойчивостью растений. Журн. Опыт. агроном. Юго-Востока, т. 9, вып. 2, 1931.
41. Ничипорович А. А.—О потере воды срезанными частями растений в процессе завядания. Журн. Опыт. агроном. Юго-Востока, т. 3, вып. 1, стр. 76—92, 1926.
42. Попов В. П.—Основы орошения плодового сада. Н.-и. ин-т южного плодового и ягодного хозяйства. Укр. Сельхозгиз, Харьков, Киев, 115 стр., 1934.
43. Россель Е. Д.—Почвенные условия и рост растений (пер. под редакцией проф. Кочеткова), Сельхозгиз, Москва, 1931.
44. Рихтер А. А., академик.—Задачи физиологии растений и проблема орошения Нижнего Заволжья. Акад. Наук СССР. Труды Ноябрьской сессии (в книге Проблемы Волго-Каспия), 1933.
45. Рихтер А. А.—К вопросу о засухоустойчивости подвойов плодовых растений. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. 3, № 3(5), 1933.
46. Смирнов А. С. и сотрудники—К характеристике возраста табачных листьев. Гос. ин-т табаковедения, вып. 46, 1928.
47. Соколова Н. Ф.—Закалка персика к засухе. Тр. Гос. Никит. бот. сада, т. XXI, вып. 1, стр. 37—60.
48. Тихонов Л. М.—Отношение растений к обезвоживанию и к недостаточному водоснабжению. Научно-агр. журн., т. 7, № 2, стр. 99—122.
49. Толмачев И. М.—О значении пластических веществ для транспирации, устойчивых движений и водного баланса растений. Тр. Научного ин-та селекции, вып. 2, 1928.
50. Туманов И. И.—Недостаточное водоснабжение и завядание растений как средство для повышения его засухоустойчивости. Тр. по прикл. бот., ген. и селекции, т. 16, вып. 4, 1926.
51. Туманов И. И.—Завядание и засухоустойчивость. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, т. 22, вып. 1, стр. 107—146, 1929.
52. Удольский Н.—Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Доклады Акад. Наук СССР, № 9, т. I, стр. 583—589, 1934.
53. Хлебникова Н. А.—О жаростойкости растений. Известия Акад. Наук СССР, стр. 1127—1146, 1932.
54. Чендлер У. Х.—Плодоводство. Сельхозгиз, 1935.
55. Шеффер Е. Я.—Зависимость выделения углекислоты от завядания у растений разных экологических групп. Изв. Саратов. ин-та с.-х. мелиорации, вып. IV, стр. 261—280.
56. Шитт П. Г.—Введение в агротехнику плодоводства, Сельхозгиз, 1936.
57. Эдельштейн В. И.—Введение в садоводство, Госиздат, 1926.
58. Aucter E. C. 1933. Conditions resulting in increased drought injury and care of drought weakened trees. Virginia Fruit Proceedings. Thirteenth Annual Meeting, Vol. XXI, № 1.
59. Degman K. S., J. R. Furr and J. R. Magness. 1933. Relation of Soil Moisture to Fruit Formation in Apples. Proc. of Amer. Soc. for Hort. Sci. for 1932. Vol. 29, pp. 199—201.

60. Furr J. S. and K. S. Degman. 1935. Relation of Moisture supply to stomated Behavior in the Apple. Proceedings of the American Society for Hort. Scien. for 1934, Vol. 32, pp. 547—551.
61. Hendrickson A. H. and F. J. Veihmayer. 1929. Irrigation Experiments with Peaches in California. University of California College of Agriculture. Agr. Exp. Sta. Berkeley. California, Bulletin 479.
62. Hendrickson A. H. and Veihmayer. 1932. Irrigation Experiment with grapes. Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sci. for 1931, Vol. 28, pp. 151—157.
63. Hendrickson A. H. and E. J. Veihmayer. 1934. Irrigation experiment with Prunes. University of California College of Agriculture. Agr. Exp. Station. Berkeley. California, Bulletin 573.
64. Ivan D. Jones. 1932. Preliminary Report on Relation of Soil Moisture and Leaf tree to Fruit development of the Georgia Bell Peach. Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sci. for 1931, Vol. 28, pp. 6—13.
65. Leif Verner. 1932. Notes on the 1930 Drought in West Virginian Orchards. Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sci. for 1931, Vol. 28, pp. 646—653.
66. Magness J. R. 1933. The Effect of the Water Stotage on the Functioning Fruit Trees. Virginia Fruit Proceedings Vol. Thirty Seventh Annual Meeting. Vol. № 1.
67. Magness J. R. 1935. Status of Orchard Soil Moisture Research. Proceedings of the American Society for Hort. Sci. for 1934. Vol. 32, pp. 651—661.
68. Overley F. L., E. L. Overholser and J. A. Haut. The Relation of Soil Moisture and Apray Application to stomatal Behavior and Growth of Jonathan Apples Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sci. for 1931, Vol. 28, pp. 543—546.
69. Soraueg Paul. 1880. Separat — Abdruck aus den Forschungen auf dem Gebiet der Agriculturphysik. Herausgegeben von Prof. Dr. Wollary 111 Bd. 4/5 heft. Verlag von Carl Winter's Universitätsbuchhandlung in Heidelberg.
70. Weinberger H. J. 1932. Growth of Fruit and Stomatal Behavior Elberta Peaches as affected by Weather Conditions. Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sci. for 1931. Vol. 28, pp. 539—542.
71. Oscar Dowd. 1932. Studies in the Transpiration rate of apple varieties. Proc. of the Amerlc. Soc. for Hort. Sci, for 1931. Geneva, 1932, Vol. 28, pp. 590—593.

Н. Ф. СОКОЛОВА

УСТОЙЧИВОСТЬ ПЕРСИКА И МИНДАЛЯ К НИЗКИМ ТЕМПЕРАТУРАМ

Повреждения от мороза приносят существенный вред плодовым деревьям, снижая их урожайность и вызывая преждевременный выпад деревьев не только в северной и средней, но даже и в южной полосе Союза, в частности в Крыму.

Задачей нашего исследования являлось, проследить изменение устойчивости к низким температурам в течение зимы у плодовых почек персика и миндаля и выяснить главнейшие факторы, влияющие на изменение этой устойчивости.

Работа проводилась в течение трех лет при Лаборатории физиологии Никитского ботанического сада им. Молотова. В опыте участвовали высаженные в вегетационные сосуды, вмещающие 12 кг почвы, 120 однолетних саженцев персика «Эльберта», привитых на трех разных подвоях — миндаль, абрикос и алыча. Помимо растений, росших в вегетационных сосудах при определенной норме полива, материалом для опыта служили также плодовые насаждения участка с выравненным рельефом и одновозрастными деревьями персика «Эльберта», привитыми на различных подвоях (персике, миндале и абрикосе). Методика работы заключалась в периодическом искусственном замораживании при определенной температуре побегов, срезанных с опытных деревьев. Предварительными опытами было установлено, что одновременное искусственное замораживание всей части дерева и отдельных побегов, взятых с него, давало близкие результаты.

При взятии проб на замораживание соблюдалась строгая однородность в смысле возраста и расположения побегов на дереве. Замораживание проводилось в холодильных камерах конструкции В. В. Вяткина, в которых желаемая низкая температура поддерживалась при помощи соответствующего криогидратного раствора. Повреждение почек определялось путем вскрытия их по побурению и потере тurgора у завязей; у бутонов наиболее уязвимой частью цветка оказывался обычно пестик, и в частности участок, находящийся непосредственно под рыльцем, чернел в первую очередь.

В таблице I приведены данные по изменению устойчивости плодовых почек к низким температурам в течение зимы 1933/34 г. у плодовых почек персика «Эльберта», привитого на разных подвоях, и у раноцветущего и поздноцветущего миндаля.

Таблица 1

Название объекта	% погибших почек при температуре минус 15° С						
	22/X	22/XI	21/XII	29/I	21/II	15/III	23/III
Персик «Эльберта», привитый на персике	81,3	26,3	12,1	22,4	12,1	83,0	78,4
Персик «Эльберта», привитый на миндале	71,0	21,6	19,6	19,3	19,6	88,4	94,0
Персик «Эльберта», привитый на абрикосе	66,3	11,7	8,1	17,5	8,1	83,3	78,8
Миндаль 154 (раноцвет)	97,0	—	74,3	61,3	74,3	100,0	100,0
Миндаль 62 (поздноцвет)	73,3	—	16,7	12,0	16,7	89,0	89,0

Из приведенных данных видно, что устойчивость плодовых почек персика к низким температурам сильно возрасла в период между 22 октября и 22 ноября. При одной и той же применяемой температуре (-15°) процент погибших почек при замораживании 22 октября

был равен для персика «Эльберта», привитого на абрикосе, — 66,3% и при замораживании 22 ноября — 11,7%. В декабре, январе и феврале устойчивость плодовых почек держалась на одном уровне и сильно упала в марте, с началом роста почек. Разница в процентах повреждений в зависимости от подвоя в этом опыте мы не получили. Устойчивость почек раноцветущего миндаля была во всех точках ниже устойчивости почек поздноцветущего, который по размерам повреждений мало отличался от персика. В 1934/35 г. мы получили сходную с приведенной картину изменения устойчивости плодовых почек. В 1935/36 г. падение устойчивости началось значительно раньше (в первой половине февраля) и для почек миндаля раньше, чем для почек персика.

Изменение сухого веса и влажности почек в течение зимы

В течение зимы 1934/35 г. нами была проведена работа по определению сухого веса и влажности у плодовых почек персика «Эльберта». Для определения влажности и сухого веса бралось не менее 100 почек с каждого из трех опытных деревьев (табл. 2).

Таблица 2

Дата взятия пробы	% воды на сухой вес в			Сухой вес 100 почек в г
	коре	древесине	почках	
1/X	93,23	37,26	58,30	0,5924
19/X	103,13	42,86	68,98	0,6703
3/XI	110,20	46,25	88,40	1,0581
27/XI	115,05	48,75	93,50	0,9592
26/XII	113,75	—	115,50	1,0104
19/I	115,85	—	116,20	1,1121
22/II	114,60	—	136,35	1,4250
13/III	114,75	—	185,00	1,7750
20/III	—	—	200,50	1,8100
23/III	—	—	212,00	1,9650
26/III	—	—	231,00	1,9700
28/III	—	—	256,00	1,9800
31/III	—	—	268,00	2,2300
3/IV	—	—	279,00	2,5000
5/IV	—	—	302,00	2,8500
10/IV	—	—	389,00	2,9600

Из цифр, приведенных в таблице 2, видно, что временем усиленного накопления сухого вещества в почках является октябрь. Особенно сильное увеличение сухого веса почек имеет место во 2-й половине октября, во время листопада, частично очевидно за счет оттока ассимилятов из листьев. Проведенное в октябре определение веса квадратного дециметра листовой поверхности показало уменьшение его сухого веса: 1 октября он был равен 0,643 г, 19 октября — 0,595 г. Сухой вес почек в ноябре и декабре имеет некоторую тенденцию к падению, очевидно за счет траты запасных веществ на дыхание. С середины января начинается небольшой подъем, а в дальнейшем значительное возрастание сухого веса почек.

Увеличение процента воды носит несколько иной характер: оно имеет тенденцию к постепенному подъему и в первую половину зимы, в дальнейшем возрастание процента влажности почек идет параллельно возрастанию их сухого веса, обгоняя последний только в конце января.

Сопоставление данных таблиц 1 и 2 показывает, что возрастание устойчивости в осенне время связано с увеличением сухого веса почек, очевидно, с притоком к ним углеводов. Проведенное после замораживания (2/XI 1936 г.) на большом количестве почек определение сухого веса показало, что в среднем у почек, пострадавших от мороза, сухой вес был меньше, чем у непострадавших (сухой вес 100 почек, пострадавших от мороза, равнялся 0,663 г, непострадавших — 0,772 г.).

Для выяснения значения осенного притока углеводов из листьев к почкам в повышении устойчивости последних к низким температурам нами были удалены все листья (9/IX 1935 г.) у части трехлетних растений персика, росших в вегетационных сосудах.

К моменту замораживания, проведенному в конце ноября, сухой вес 100 почек у растений с оборванными листьями был равен 0,836 г, у контрольных же растений, опадение листьев у которых имело место 5 ноября, сухой вес равнялся 1,220 г. Результаты замораживания показали, что удаление листьев сильно отразилось на устойчивости плодовых почек: контрольные (необорван-

ные) растения при замораживании (-15°) дали 11,7% поврежденных почек, растения же с оборванными листьями — 37%; кроме того у последних пострадали ткани самого побега. Этот опыт говорит о значении для устойчивости плодовых деревьев правильной летней вегетации. Gourley указывает, что деревья, имевшие поврежденную листву (пострадавшие от вредителей или получившие ожоги при опрыскивании), очень страдают при морозах. Mc Munn и Dorsey, изучавшие устойчивость плодовых почек персика в течение 7 лет в Южном Иллинойсе, отмечают, что большие урожаи и неблагоприятные для вегетации летние сезоны имеют тенденцию понижать устойчивость плодовых почек; Chandler указывает на положительное значение прореживания плодов для повышения устойчивости почек.

Вредное влияние засухи на устойчивость плодовых почек, отмечаемое Abel, повидимому, также находит свое объяснение в недостаточном поступлении углеводов в почки в связи с нарушением ассимиляционной работы листьев при засухе. Именно такой результат дали наши опыты по изучению влияния подвоев и разной влажности почвы на устойчивость плодовых почек к низкой температуре.

Зимой 1934/35 г. персик, привитый на трех подвоях — алыча, миндаль, абрикос, выращиваемый в течение двух лет в вегетационных сосудах на почве разной влажности (60 и 40% от полной влагоемкости), был подвергнут искусенному замораживанию в камерах. Полученные результаты приведены в таблице 3.

Таблица 3

Название растений	Прирост за 1934 г.		% погибших почек при $t = -15^{\circ}$	
	б. влажн.	м. влажн.	б. влажн.	м. влажн.
Персик на миндале . . .	96,1	67,5	51,0	64,0
Персик на алыче	97,0	29,5	42,0	100,0
Персик на абрикосе . . .	102,0	53,5	50,0	78,0

Из приведенных цифр мы видим, что персик, привитый на миндале (подвое, наиболее устойчивом к засухе из числа испытываемых), менее других снизивший свое развитие при выращивании на малой влажности (рис. 1 и 2), имеет и меньшую разницу в проценте поражения в зависимости от влажности почвы. Разница в процентах

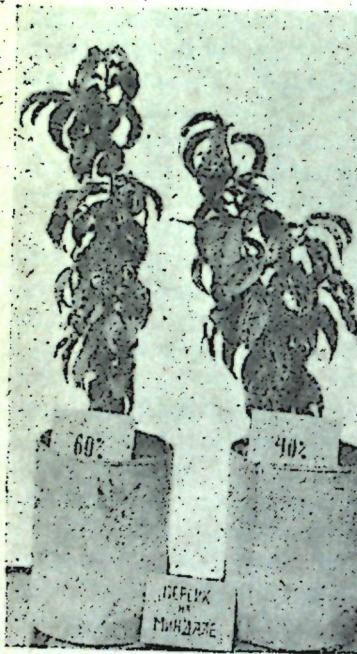


Рис. 1



Рис. 2

поражения у растений, выращенных на почве разной влажности, сильнее всего проявилась при раннем осенном замораживании; при последующих же замораживаниях эта разница сгладилась и совсем исчезла при весеннем замораживании, когда устойчивость очевидно определялась в первую очередь другими факторами.

Приведенные примеры свидетельствуют о том, что возрастание устойчивости осенью тесно связано с накоплением углеводов, если же углеводное питание в силу

тех или иных причин нарушено, то это должно повлечь за собой снижение устойчивости плодовых почек.

Устойчивость плодовых почек к низким температурам весной

Как мы уже отмечали, падение устойчивости весной не имеет определенного срока. В 1933/34 и 1934/35 гг. устойчивость держалась на одном уровне в течение декабря, января и февраля и резко снизилась только в марте при начавшемся набухании почек. Зимой 1935/36 г. падение устойчивости началось значительно раньше (в начале февраля).

В таблице 4 приведены среднесуточные температуры воздуха по декадам по данным метеорологической станции Никитского сада.

Таблица 4
Средняя суточная температура воздуха по декадам

Месяц	Декада	Средняя суточная температура воздуха по декадам				Многолетний средний по Ст. "Магара"
		1933 г.	1934 г.	1935 г.	1936 г.	
Январь	1		3,2	-3,1	6,0	4,7
	2		2,9	3,6	5,5	4,0
	3		2,5	4,8	7,4	3,5
Февраль	1		4,5	2,6	7,8	3,6
	2		7,0	1,5	-4,5	4,2
	3		6,5	6,1	4,4	4,8
Март	1		3,2	3,3	8,0	5,3
	2		10,8	2,1	6,8	6,1
	3		9,1	6,0	5,5	7,2
Октябрь	1	13,3	16,5	17,4	16,3	16,3
	2	14,5	16,0	16,1		15,0
	3	13,4	12,7	15,8		13,6
Ноябрь	1	13,7	11,1	10,3		10,6
	2	12,1	12,6	5,3		9,1
	3	5,0	6,4	5,6		7,8
Декабрь	1	1,6	4,0	9,5		7,2
	2	2,8	5,8	8,0		6,3
	3	2,5	2,1	6,5		5,4

Из приведенных в таблице цифр мы видим, что зима 1935/36 г. отличалась от двух предыдущих очень теплой второй половиной (январь и первая декада февраля). В силу этого обстоятельства набухание и рост почек имели место значительно раньше, что повлекло за собой и более раннее падение устойчивости.

Наступление теплой погоды в указанный период года является, очевидно, вообще очень неблагоприятным для перезимовки плодовых деревьев, вызывая преждевременную вегетацию растений. Так, по исследованию Низенькова, проведенному в Крыму, неблагоприятные для будущего урожая зимы выделяются своей высокой температурой воздуха и притом в известные периоды, а именно — в третьей декаде января и первой и второй декадах февраля. По данным Shoemaker в 1932/33 г. в штате Индиана в Wooster все почки персика «Эльберта» были убиты февральскими морозами в связи с тем, что средняя температура января была на 5,8° выше средней за 40 лет и вызвала преждевременный рост почек, декабряские же, более сильные морозы не причинили существенного вреда.

Наступившее зимой 1935/36 г. раннее потепление провело определенную дифференцировку среди сортов в отношении их устойчивости к низким температурам. Зимой 1935/36 г. нами было проведено испытание на устойчивость к низким температурам у 111 сортов персика (табл. 5 и рис. 3).

Таблица 5

	% поврежденных почек									
	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90	90—100
Количество сортов, замороженных в середине декабря . . .	20	41	31	9	9	0	0	1	0	0
Количество сортов, замороженных в середине февраля . . .	0	2	0	5	9	21	20	25	11	10

При замораживании (до -16°), проведенном в первую половину декабря, процент поврежденных почек почти у всех сортов не превышал 30 (наибольшее количество сортов имело от 10 до 20% повреждения); повреждения почек свыше 30% имелись только у сортов, сильно пораженных мучнистой росой. При замораживании, проведенном при той же температуре в первую

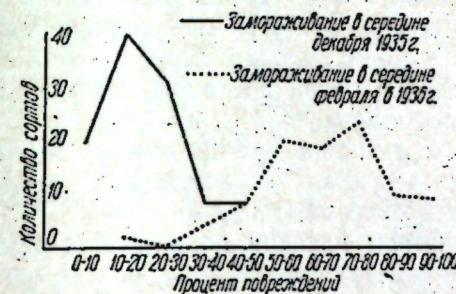


Рис. 3.

половину февраля, амплитуда устойчивости была значительно шире (от 10—20 до 100%). Наибольшее количество сортов имело 70—80% повреждения.

Анализ данных, полученных в результате замораживания, показывает, что изменения устойчивости одного и того же сорта в спящем состоянии и в момент, когда почка тронулась в рост, значительно больше, чем различия в устойчивости отдельных сортов в период первого замораживания. Это свидетельствует о том, что падение устойчивости тесно связано с начавшимся ростом. Chandler полагает, что едва ли что-либо может повлиять на ослабление морозоустойчивости тканей почек, пока нет достаточно теплой погоды для тех изменений в протоплазме, которыми сопровождается рост.

Выдвигаемое некоторыми исследователями положение, что устойчивость плодовых почек тесно связана со степенью дифференциации в них цветочных частей, для почек персика повидимому большого значения не имеет. Это обстоятельство имеет для персика гораздо меньшее значение, чем для вишни или для японской сливы.

и вероятно никогда не влияет заметным образом на степень обмерзания (Chandler).

Условия для прохождения периода покоя плодовыми почками персика и миндаля

Общеизвестно, что побеги большинства деревьев с опадающей листвой в течение некоторого времени не могут распускаться, несмотря на наличие благоприятных условий для роста. Возникает вопрос о том, заканчивается ли этот период покоя после определенного для каждого вида промежутка времени независимо от условий окружающей среды или для прохождения растением периода покоя требуются определенные внешние, в том числе и температурные, условия.

О благоприятном влиянии пониженных температур на прохождение виноградом периода покоя мы встречаем указания у Knight еще в 1812 году, аналогичное действие пониженных температур отмечает Pfeffer для *Ampelopsis*, *Licium* и *Syringa*; Askenazi для вишни; Müller Thurgau для клубней картофеля; Coville для голубики, *Viburnum americanum*, *Larix laricina* и *Malus saponaria*; Потапенко для вишни; Chandler для почек яблони и персика, выдерживание которых в холодильнике (с 1/X по 23/XII 1930 г.) способствовало в дальнейшем в условиях Южной Калифорнии (с очень теплыми зимами) более быстрому распусканюю почек по сравнению с растениями, росшими все время в саду.

В 1935 г. мы столкнулись с тем обстоятельством, что растения персика, внесенные в конце ноября в теплую камеру для ускорения распускания почек, не только не ускорили распускания почек, но последние у них вовсе не распустились.

В 1936/37 г. нами был поставлен, а в 1937/38 г. повторен опыт по выяснению значения пониженных температур для распускания плодовых почек персика и миндаля. Для опыта служили четырехлетние саженцы персика и миндаля, росшие все время в вегетационных сосудах при одинаковых условиях почвенной влажности. Растения, участвовавшие в опыте, в три различных срока (29/X 1936, 1/XII 1936 и 5/I 1937) заноси-

лись из холода вегетационного домика, где они обычно зимовали, в теплую, освещенную в течение круглых суток камеру в лаборатории, температура в которой держалась от +18 до +22°. Для выяснения влияния на распускание почек светового режима на часть веток у внесенных растений одевались колпаки из плотной черной материи, покрытые сверху марлей для предохранения от перегрева. Опыт продолжался до 19 марта, после чего растения были вынесены в вегетационный домик. Растения вели себя резко различно в зависимости от срока занесения в теплую камеру. Полученные данные приведены в таблице 6.

Таблица 6

Название растения	Дата занесения в теплый термостат	Распускание плодовых почек	Распускание листовых почек
Персик „Эльберта” . .	29/X 1936 г.	Не распустились	Не распустились
Персик „Эльберта” . .	1/XII 1936 г.	Не распустились	Распустились 2/II 1937 г.
Персик „Эльберта” . .	5/I 1937 г.	Распустились 19/1 1936 г.	Распустились 19/1 1937 г.
Миндаль 53 . .	29/X 1936 г.	Не распустились	Распустились 29/XI 1936 г.
Миндаль 53 . .	1/XII 1936 г.	Распустились 22/XII 1936 г.	Распустились 22/XII 1936 г.
Миндаль 53 . .	15/XII 1936 г.	Распустились 2/I 1937 г.	Распустились 2/I 1937 г.

У персика, занесенного в теплую камеру 29 октября, не распустились ни листовые, ни плодовые почки, у миндаля, занесенного в этот срок, распустились только листовые почки, плодовые же, несмотря на то, что цветочные части их к этому сроку были вполне сформированы, не распустились. У отдельных веток, срезанных с этого дерева и выдержаных в условиях пониженной температуры (+5°) в течение 10 дней, при обратном внесении в теплую камеру цветы быстро распустились.

Цветочные почки персика распустились только у растений, занесенных 5/1 1937 г.

Нераспустившиеся плодовые почки у ранее занесенных растений, как показали анатомические исследования, не погибли, и небольшая часть из них, так же как и часть листовых почек, распустилась в конце июня (рис. 4), спустя два месяца после нормального срока цветения.

Листовые почки персика и миндаля по сравнению



Рис. 4

с плодовыми начали распускаться при более ранних сроках занесения. Очевидно для своего развития они требуют более высоких температур, чем и объясняется, что в естественных условиях они распускаются позже плодовых почек. Разницы между затененными и освещенными побегами обнаружено не было.

Аналогичные результаты были получены нами в течение трех лет со срезанными побегами многочисленных сортов (более 100) персика, которые распускались только при срезке их в начале января и в более поздние сроки; побеги же более ранних сроков срезки при содержании их в теплой камере, несмотря на самый тщательный уход, не распускались. Распускание почек у тех же сортов удалось вызвать выдерживанием побегов после срезки в течение определенного времени, разного для разных пород и сортов, при температуре немного выше 0.

Полученные данные свидетельствуют о том, что для прохождения растением периода покоя температурные условия играют большую роль. Температурой + 18—20° не создаются условия для прохождения растением периода покоя, и, очевидно, без получения пониженной температуры почки не трогаются в рост. Таким образом период покоя можно рассматривать как потребность растения в пониженных температурах, и чем скорее растение получит необходимую для его развития пониженную температуру, тем быстрее период покоя окончится.

По данным Goward, Johnston, Hodgson, Knowlton, Dorseу и Chandler период покоя у отрезанных веток персика оканчивается в первых числах января, у отрезанных веток миндаля, по данным Hodgson около 15 ноября. Это значит, что в местностях, где работали эти авторы, персик получал необходимую для его дальнейшего развития пониженную температуру примерно к первым числам января, в местностях же, где необходимая доза пониженных температур не может быть получена к этому сроку, окончание периода покоя затягивается. По Chandler цветение таких пород, как персик и груша, в южной части Калифорнии, где зимы очень теплые, иногда происходит позднее, чем в северной, где зимы более холодные. На широте 31°, если высота над уровнем моря невелика, цветы таких сортов персика, как «Эльберта», в некоторые годы распускаются очень медленно, причем частично засыхают и опадают раньше, чем совсем распустятся.

По данным Coville в тропиках наши обычные фруктовые деревья — яблоня, груша, персик, вишня, некоторое время растут хорошо, а потом впадают в состояние покоя, от которого при отсутствии охлаждения никогда полно-

стью не оправляются, растут с ослабленной силой и в конце концов гибнут. На широте 3° в Колумбии по сообщению Револьедо (приводимому Chandler) персики высокого качества получаются только на высоте 1 000—2 000 метров.

Однако действие пониженных температур на заложенные с лета и в той или иной степени уже сформировавшиеся почки, которым какие-то причины не дают возможности тронуться в дальнейший рост, по нашему мнению, принципиально отлично от действия пониженных температур при прохождении растением стадии яровизации, где пребывание растения при определенной температуре решает вопрос о том, заложатся или нет репродуктивные органы.

Период покоя, как отмечал в своем докладе акад. Лысенко в Никитском ботаническом саду, повидимому не является обязательным звеном в цепи развития плодового дерева, он не необходим растению и является нужным только в определенных условиях. Это положение подтверждают факты о возможности выращивания растений без периода покоя (Klebs, Мошков, Kramer) и многочисленные факты замены действия пониженной температуры другими факторами: снятие периода покоя светом (Klebs), теплыми ваннами (Molish), ранением (Müntz, Weber), инъекцией водой (Josenko, Weber), рентгеновскими лучами (Weber), эфиром и хлороформом (Johansen), действием дыма (Molish), питательными солями (Lakon), кислотами (Josenko), цианистым калием (Weber) и целым рядом других химических раздражителей (школа Denby и др.).

В природе период покоя обычно протекает при длительном воздействии пониженных температур.

Воздействие на растение пониженных температур

Изучая в течение зимы 1935/36 г. дыхание срезанных побегов персика, мы столкнулись с тем обстоятельством, что на протяжении зимы дыхание не является постоянной величиной и имеет к концу зимы тенденцию к подъему. В 1936/37 г. нами были проведены многочисленные опыты по изучению дыхания побегов, срезанных с деревьев в разные сроки и пробывших определен-

Таблица 7
Выделено CO₂ (мг) на 1 г исходного сырого песка за сутки
проба взята 10/XII проба взята 28/XII

Название сорта	проба взята 10/XII		проба взята 28/XII		проба взята 28/1	
	норма тепмочтвия	норма тепмочтвия	норма тепмочтвия	норма тепмочтвия	норма тепмочтвия	норма тепмочтвия
Peento	7,80	3,20	7,40	7,10	7,00	7,20
Waldo	4,29	—	4,38	5,95	5,40	6,10
Triana	3,12	3,12	3,28	5,49	12,10	5,70
Cumberland	3,78	3,10	4,09	5,65	3,20	3,90
Carmian	3,64	2,96	3,96	7,47	4,50	4,60
Early-Elberta	3,53	2,33	3,35	4,6	4,30	6,30
Хиднеставский поздний	2,98	3,93	3,29	6,70	3,60	4,00
Quammelecing	4,22	3,7	3,98	4,70	4,50	4,70
Golden Jubilee	2,41	2,30	—	4,80	3,30	2,80
Elberta	3,18	2,60	2,96	4,78	3,40	3,80
Dakota	3,43	3,12	3,55	6,95	4,10	2,75
Зафранни	3,40	4,20	3,41	7,50	4,90	3,20
Молозанка	3,75	2,75	3,62	5,15	4,55	3,20
Arpanka	2,98	—	3,28	5,3	3,25	4,80
Arg beauty	3,14	2,83	3,13	6,45	3,45	3,30
Триумф	3,84	3,70	4,03	8,15	5,40	4,60
Mamie Ross	3,31	2,58	3,56	4,50	3,80	3,10
Ереванский лимонный желтый	2,86	—	3,00	—	3,20	3,40
Среднее . . .	3,64	3,09	3,78	6,43	4,28	4,99

ное время в разных температурных условиях (при +20 и +5°).

Для этой цели особенно удобным объектом оказались побеги персика благодаря правильному расположению почек на однородных, одногодичных приростах. Кроме того для получения более сравнимых величин определение интенсивности дыхания проводилось на тех же самых побегах (после выдерживания их при различной температуре), на которых определялась исходная величина интенсивности дыхания. Таким путем различия в интенсивности дыхания, обусловленные индивидуальными особенностями побегов, не могли иметь места. Определение дыхания проводилось по методике Boysen Jensen, несколько видоизмененной нами в смысле увеличения размера колб и удлинения экспозиции.

Для того чтобы на интенсивности дыхания не отразилась разница в степени насыщения водой и резкая смена температур, побеги все время держались в состоянии полного насыщения водой, причем побеги, находившиеся в разных температурных условиях, выдерживались до начала опыта в течение нескольких часов при одной и той же температуре (близкой к температуре опыта).

Определение дыхания велось при температуре +18°. Интенсивность дыхания везде вычислялась в мг CO_2 , выделенной на 1 г исходного веса побегов за сутки (табл. 7).

Побеги персика, срезанные в ноябре, декабре и проявившие в течение 10 дней при температуре +5°, обладали более интенсивным дыханием по сравнению с исходной пробой и побегами, бывшими при повышенной температуре; у отдельных сортов увеличение дыхания достигало 100%.

Из таблицы 7 видно, что возрастание интенсивности дыхания при выдерживании побегов при температуре +5° имеет место для всех сортов персика, за исключением Reen-to, сорта с наименьшим периодом покоя, распускающегося в теплом термостате при срезке уже в ноябре и давшего наибольшую цифру интенсивности дыхания в исходной пробе.

Побеги, выдержаные в холодильной камере в замерзшем состоянии при температуре ниже 0, возрастания

дыхания не обнаруживали. Определение интенсивности дыхания побегов, срезанных с целых растений, находившихся в разных температурных условиях, дало ту же картину: побеги с деревьев, находившихся при пониженной температуре, показали повышенную интенсивность дыхания.

Обнаруженное в наших опытах возрастание интенсивности дыхания у побегов сохранилось недолго и при оставлении побегов в условиях повышенной температуры постепенно в течение четырех-пяти дней исчезало.

Выдерживание побегов при разной температуре во время второй срезки дало меньшую разницу в интенсивности дыхания. При третьем сроке срезки, когда период покоя был закончен и интенсивность дыхания в исходных пробах была сильно повышена по сравнению с декабрьскими пробами, эта разница вовсе не была обнаружена, что вполне согласуется с тем, что сорт Reen-to, с очень коротким периодом покоя, не обнаружил разницы в интенсивности дыхания и при первом сроке срезки. Следовательно, возрастание интенсивности дыхания при выдерживании побегов в условиях пониженной температуры имеет место только на определенном этапе развития побегов.

Различное отношение побегов к выдерживанию их при низкой температуре в зависимости от срока срезки и применяемой температуры говорит о том, что в данном случае мы имеем дело с возрастанием интенсивности дыхания не в результате раздражения при смене температур, а в силу каких-то других причин.

Чтобы выяснить вопрос, за счет каких частей побега отнести разницу в интенсивности дыхания, наблюдавшуюся в течение зимы, мы провели определение интенсивности дыхания (обломав предварительно у части побегов почки) у двух сортов персика Reen-to и «Эльберта». У первого из них период покоя был уже закончен, и интенсивность дыхания в условиях повышенной температуры превышала интенсивность дыхания второго, с еще незаконченным периодом покоя (табл. 8).

Из приведенных данных вытекает, что разница в интенсивности дыхания двух испытуемых сортов обусловле-

Таблица 8

Название образца

Выделено CO_2 на 1 г сырого вещества за сутки в мг

19/XII 29/XII

„Эльберта“ с почками	3,02	4,25
без почек	4,28	4,66
Peen-to с почками	7,22	7,92
без почек	5,01	5,30

на главным образом почками; у побегов, лишенных почек, разница между сортами почти не имеет места.

Следовательно, изменения, сопровождающие прохождение периода покоя, должны протекать главным образом в почках, и, говоря о периоде покоя, мы должны иметь в виду главным образом почки. Высказанное положение находит себе подтверждение в тех фактах, что у большинства деревьев плодовые и ростовые почки распускаются не одновременно, следовательно, имеют свой самостоятельный цикл развития, не зависящий от тканей побега (табл. 6).

Кроме того по многочисленным данным исследователей, работающих в этой области, действие агентов, снижающих период покоя (в том числе и действие пониженных температур), строго локализовано отдельными побегами и даже отдельными почками: развиваются только те части растения, непосредственно на которые было применено воздействие. Denny вызывал рост почки сирени, обработанной парами этиленхлоридрина, тогда как парная ей неподвергнутая обработка почка оставалась в состоянии покоя. Denny приходит к выводу, что корни, кора и проводящие ткани в стебле не находятся в состоянии покоя и могут доставлять сок к почкам, как только последние в состоянии употребить его. Johansen на основе своих опытов приходит также к выводу, что дальнейшее развитие почек не зависит от состояния древесины и коры. К таким же выводам приходит Weber в своих опытах с инъекцией водой покоящихся почек. В 1882 г. Müller Thurgau наблюдал большую интен-

сивность дыхания у клубней картофеля, хранившихся в течение нескольких недель при низкой температуре ($+3^{\circ}$) и затем перенесенных в комнатную температуру, по сравнению с клубнями, находившимися все время при комнатной температуре. В 1915 г. Appleman подтвердил наблюдения Müller Thurgau: у клубней картофеля, хранившихся 20 дней при температуре $+3^{\circ}$, по сравнению с клубнями, хранившимися при комнатной температуре, интенсивность дыхания была в 2,8 раза выше. Аналогичные результаты получил Hasselbring и Hawkins с бататом, Olney — с бананами, Burroughs — с яблоками, в особенности, когда плоды были собраны незрелыми (следовательно содержали еще крахмал). Hopkins нашел, что у клубней картофеля, хранившихся при $4,4^{\circ}$, интенсивность дыхания составляла только 60% хранившихся при 0.

Barker обнаружил в клубнях картофеля, содержащихся в течение 3 месяцев при температуре $+3$, $+1$ и -1° , сильное возрастание сахаров (особенно резкое при температуре -1°); с повышением концентрации сахаров повышалось и дыхание; оно было тем выше, чем ниже температура опыта. У клубней картофеля, перенесенных с низкой температуры на высокую, кривые дыхания в течение 15 дней продолжали оставаться значительно выше для тех клубней, которые раньше выдерживались при более низкой температуре.

В 1936 г. Appleman провел большую работу по выяснению эффекта предшествующего холодного хранения на исходный ход дыхания при повышенной температуре у различных овощей. Результаты оказались резко различными в зависимости от того, какие запасные вещества преобладали в овощах. Овощи с относительно высоким процентом крахмала (картофель, батат) обнаруживали сильное увеличение дыхания при смене низкой температуры на высокую: у свеклы, турнепса, пастернака, моркови, содержащих небольшой процент крахмала, эффект был выражен слабо и, наконец, он совсем не был выражен у несодержащего крахмала лука.

Все приведенные данные позволяют сделать определенный вывод, что возрастание интенсивности дыхания, наблюдаемое в результате предшествующего холодного

хранения, тесно связано с переработкой запасного крахмала в сахар.

Объяснение этому явлению надо искать не только в сильном снижении процессов дыхания при пониженной температуре, но и во влиянии последней на ферментативную деятельность клеток.

А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова и А. С. Морозов в работе, посвященной влиянию температуры на обратимость действия инвертазы в растениях, указывают, что соотношения между скоростью синтеза сахарозы и интенсивностью дыхания резко нарушаются при охлаждении до $+5 - 0^{\circ}$, когда, несмотря на ослабление дыхания, синтез вновь возрастает, причем отношение синтез/дыхание достигает 11 и 14, при температуре же $10 \text{ и } 20^{\circ}$ это отношение равно 3.

Проведенное нами определение углеводов (по методу Бертрана) у почек, находящихся при разных температурных условиях, дало следующие результаты (табл. 9).

Таблица 9.

Название образца	Сумма сахаров в мг глюкозы в пересчете на 100 почек	
	до гидролиза	после гидролиза
Персик „Эльберта”		
Почки из теплого термостата . . .	35,0	125,0
Почки из холодного термостата . . .	44,3	222,0
Персик „Кумберленд”		
Почки из теплого термостата . . .	41,2	131,3
Почки из холодного термостата . . .	—	234,2
Персик „Кармен”		
Почки из теплого термостата . . .	39,2	126,7
Почки из холодного термостата . . .	48,3	238,2

Как видно из приведенных цифр, имеет место увеличение количества сахаров у почек, взятых с побегов, находящихся при пониженной температуре, причем увеличение падает главным образом на сахарозу.

Увеличение сахарозы в почках в наших опытах приходится отнести за счет переработки запасных веществ самой почки, так как в это время нет притока питатель-

ных веществ из тканей коры и древесины (отсутствие увеличения сухого веса почек).

Накопление при пониженной температуре в почках сахарозы должно вызвать увеличение сосущей силы клеток, вследствие чего при наличии подходящей температуры почки начинают набухать. Вместе с набуханием почек начинается приток к ним питательных веществ из тканей коры древесины (вслед за увеличением влажности начинает возрастать и сухой вес почек).

Fernald на основании исследований своих и ряда других авторов приходит к выводу, что относительная осмотическая концентрация тканей коррелирует с ростом различных частей растения.

В связи с притоком питательных веществ из тканей коры и древесины почки в состоянии при наличии соответствующей температуры покрыть потребности в интенсивном дыхании, сопровождающем процессы роста, а также обеспечить необходимым материалом построение новых частей.

По данным Chandler у персика, который был предварительно выдержан в холодильнике, наблюдалось в условиях теплицы большее развитие почек за 14 дней, чем было за 133 дня в почках дерева, находящегося все время в теплице. Как мы уже упоминали, возрастание активности дыхания у побегов при выдерживании их в условиях пониженной температуры имеет место только у срезанных в ноябре и декабре.

В пробах, взятых в более поздние сроки, такого возрастаия не наблюдалось, интенсивность дыхания побегов была на высоком уровне и без выдерживания их при пониженной температуре. Пребывание с этого момента растения на холода не оказывает существенной помощи в деле развития почек. С этого момента растение находится в состоянии вынужденного покоя, который может быть прерван в любой момент при наличии соответствующей температуры. Набухание почек без создания в них достаточного количества растворимых углеводов очевидно невозможно.

Следовательно, специфическое воздействие на изучаемые нами растения пониженной температуры состоит в том, что при этих условиях в почках создается извест-

ный запас растворимых веществ (сахарозы), повышающих сосущую силу клеток, что влечет за собой приток воды и питательных веществ из тканей коры и древесины.

Наблюдаемые случаи осеннего цветения плодовых деревьев имеют место обычно после сильной засухи, которая также сопровождается массовым гидролизом крахмала и образованием за его счет сахарозы.

Львов и Фихтенгольц отмечают, что подвядание и низкие температуры действуют в этом отношении аналогично, вызывая одну и ту же «сахарную реакцию».

Очевидно, температура должна быть такой, при которой все жизненные функции, в том числе и дыхание, были бы сильно понижены, но не приостановлены полностью.

По данным Курсанова, Крюкова и Морозова в оледневших листьях при -5° практически не происходит синтеза, ни гидролиза сахарозы; по данным Соколовой у крахмалистых листьев при выдерживании их в замерзшем состоянии (при температуре $5-7^{\circ}$) сдвига углеводного комплекса в сторону растворимых форм не наблюдалось. Следовательно, это будет температура, близкая к нулю, немного выше или ниже. Очень может быть, что эта температура будет различной для различных объектов, в зависимости от наиболее благоприятного соотношения (в смысле накопления сахаров) между скоростью распада крахмала и интенсивностью дыхания.

Barker приводит для клубней картофеля следующие данные: при температуре -1° содержание сахаров в клубнях поднялось с первоначальных $0,1-0,2\%$ почти до 7% (на сырой вес), при температуре $+1$ — до $3\frac{1}{2}\%$ и при температуре $+3$ — до 1% . По данным Müller Thurgau при $+3^{\circ}$ накопление сахара обычно в 3 раза меньше, чем при 0 ; при $+6^{\circ}$ накопление составляет приблизительно половину того, что при 3° . Температура, при которой картофель не накапливает больше сахара, различна для различных объектов. Как мы уже указывали, возрастание активности дыхания у побегов персика, содержащихся в замерзшем состоянии, места не имело. Coville, описывая стимулирующее действие низких температур на окончание периода покоя, отмечает, что

совсем не является необходимым, чтобы растения были подвергнуты действию мороза, необходимо только, чтобы они были подвергнуты периоду продолжительного охлаждения при температуре несколько выше 0 .

Значение продолжительности периода покоя для устойчивости южных плодовых к низким температурам

Лучшей температурой для прохождения растением периода покоя, как мы видели, является температура, близкая к 0 , следовательно, южная зима (см. данные табл. 4) создает благоприятные температурные условия для быстрого прохождения периода покоя.

Растения, прошедшие период покоя, при первом же потеплении, что очень возможно в условиях южной зимы, трогаются в рост.

Начало же роста обусловливает собой падение устойчивости к низким температурам. Следовательно, продолжительность покоя, т. е. продолжительность периода, когда растение не реагирует началом роста на условия потепления, должна иметь для южных плодовых большее значение, чем для плодовых северной полосы, которые находятся в худших условиях для прохождения периода покоя в течение первой половины зимы и имеют меньшие возможности для начала роста во второй половине. Возможны случаи, что растения с коротким периодом покоя, хорошо переносящие северные зимы, будут страдать в условиях южной зимы из-за смены холода теплом.

Малеев приводит данные, что *Abies sibirica* хорошо растет в суровом климате Сибири и погибает в мягких условиях климата берегов Рейна, где вслед за наступившим рано теплом возвращаются несильные морозы.

Следовательно, нельзя говорить об устойчивости вообще, не приурочивая ее к определенным условиям.

В комплексе факторов, способствующих созданию наивысшей зимостойкости в специфических условиях южной зимы, продолжительность зимнего периода покоя будет одним из существенных. Однако искать прямой корреляции на протяжении всего зимнего периода между устойчивостью к низким температурам и глубиной периода покоя не приходится:

Такая зависимость может иметь место только в условиях второй половины зимы в силу того обстоятельства, что период покоя может задержать реакцию почек на потепление; в начале же зимы большее значение имеют другие факторы, определяющие устойчивость — накопление углеводов, закалку и пр. В районах, где узким местом перезимовки является смена тепла холодными периодами во второй половине зимы, продолжительность периода покоя может стать решающим фактором.

До начала роста почек (независимо от того, кончился или нет период покоя) устойчивость плодовых почек миндаля, обладающих очень коротким периодом покоя, не ниже, чем устойчивость плодовых почек персика с очень длинным периодом покоя; но почки миндаля в связи с ранним окончанием периода покоя быстро реагируют на потепление и вследствие этого легко побиваются последующими морозами. Удлинение периода покоя у таких культур, как миндаль, должно безусловно сыграть большую роль в смысле повышения его устойчивости к низким температурам.

Удлинение периода покоя можно вызвать как рядом агротехнических мероприятий (Chandler, Whitten), так и соответствующим подбором сортов. В первом случае предлагаются обильное азотистое питание, сильная обрезка, т. е. те мероприятия, которые вызывают поздний рост. Приводятся многочисленные данные о том, что почки на позднорастущих побегах позднее оканчивают период покоя и могут цветти позднее при раннем наступлении теплой погоды, т. е. тогда, когда период покоя будет закончен еще не у всех побегов. Опыты проводились с яблоней и персиком. Для почек персика в Южном Миссури, на широте 36°30' разница в цветении в зависимости от силы роста побегов достигала 30 дней.

При учете повреждений абрикосов от мороза весной 1938 г. на опорных пунктах Никитского сада нами было обнаружено, что процент поврежденных почек сильно колеблется в зависимости от силы роста побегов — укороченные, рано закончившие свой рост побеги (плодушки) имели больший процент поврежденных почек, чем ростовые побеги.

На время окончания роста известное влияние может

оказать и подвой. Мы получили определенную зависимость между временем окончания роста побегов и временем наступления цветения в вегетационных опытах с миндалем, привитым на разных подвоях — персик, миндаль *Amygdalus fenzliana* и *Amygdalus bucharica*.

Миндаль, привитый на *Amygdalus bucharica*, развивается как карликовое растение и по сравнению с растениями, привитыми на других подвоях, дает меньшие приросты и быстрее заканчивает рост. Данные об окончании роста побегов и о времени наступления цветения у миндаля, привитого на разных подвоях, приведены в таблице 10.

Таблица 10

Название растений	Окончание роста		Начало цветения	
	1935	1936	1936	1937
Миндаль, привитый на персике	13/VII	7/VII	28/II	11/III
Миндаль, привитый на миндале	13/VII	26/VI	28/II	12/III
Миндаль, привитый на <i>Amygdalus fenzliana</i> . .	1/VII	26/VI	22/II	10/III
Миндаль, привитый на <i>Amygdalus bucharica</i> . .	20/VI	10/VI	10/II	11/III

Из приведенных в таблице цифр мы видим, что разница в сроке наступления цветения в зависимости от времени окончания роста побегов была сильно выражена (миндаль, привитый на *Amygdalus bucharica*, по сравнению с другими подвоями зацвел на 18 дней раньше) в 1936 г. благодаря раннему наступлению теплой погоды.

Эта разница совсем не была выражена в 1937 г., так как теплая, вызвавшая распускание плодовых почек погода имела место в тот момент, когда период покоя был окончен у всех растений.

Однако, страхуя до некоторой степени затяжкой роста почки от весенних заморозков, мы ставим их под большую опасность осенних морозов. Следовательно, это мероприятие может применяться только в таких районах, где вероятность весенних заморозков сильно преобладает над возможностью осенних морозов.

Таблица 11

Название сортов персика	Дата начала цветения			% погибших почек	
	поставлены в теплый термостат			декабрь	февраль
	13/XII	23/XII	31/XII		
Южнокитайская группа типа Honey					
Peen-to	29/XII	4/I	19/I	26,8	100,0
Waldo	29/XII	4/I	19/I	23,2	72,7
Triana	4/I	19/I	19/I	10,3	77,5
Северокитайская группа типа Chinese Cling					
Zafrani	не зацв.	не зацв.	8/II	8,6	56,0
Молозани	·	·	8/II	13,7	34,6
Арабка	·	·	8/II	6,2	24,4
Турк.-закавказская группа					
Cumberland	не зацв.	не зацв.	19/I	15,0	37,0
Carman	·	·	19/I	11,9	49,5
Early Elberta	·	·	не зацв.	—	—
Иранская группа типа Phillips Cling					
Xилеставский поздний Quamme Cling	25/I	25/I	26,3	—	—
·	25/I	19/I	32,4	85,5	—
Иранская группа типа "Эльберта"					
Golden Jubilee	25/I	19/I	6,5	54,6	—
Elberta	14/I	19/I	16,4	70,0	—
Dakota	14/I	25/I	16,8	46,4	—
Американские скороспелки					
Arp Beatty	14/I	25/I	20,3	65,0	—
Triumph	14/I	8/II	16,2	77,0	—
Mamie Ross	25/I	19/I	—	70,5	—

Более эффективным является выведение сортов с длинным периодом покоя. Для этой цели прежде всего потребовалось выяснить, существует ли какая-нибудь разница в продолжительности периода покоя у различных форм и разновидностей изучаемых нами растений (персика и миндаля).

Рассматривая период покоя как потребность растений в пониженных температурах, срезанные в различные сроки побеги (поставленные нижними концами в воду) мы делили на три части, одна из которых тотчас же ставилась в теплый, освещенный термостат с температурой $+18 - 20^{\circ}$, две другие пробы предварительно выдерживались определенное время при температуре $+5^{\circ}$. Нами была проведена разбивка сортов по их требованию для прохождения периода покоя условий пониженной температуры, давая для этой цели для всех сортов только одну температуру. Очень может быть, что более глубокую дифференцировку сортов можно было провести, применяя различные пониженные температуры.

Опыт был проведен на семнадцати сортах персика, в число которых входили представители шести различных географических групп, и на 29 сортах близких видов миндаля.

Полученные данные приведены в таблицах 11 и 12.

Из приведенной таблицы 11 мы видим, что при срезке побегов персика 10 декабря и непосредственном помещении их в теплый термостат плодовые почки распустились только у трех представителей южнокитайской группы, причем у сорта Triana в меньшей степени, чем у сортов Peen-to и Waldo.

При выдерживании же этих побегов в течение 10 дней при температуре $+5^{\circ} \text{C}$ и последующем их помещении в теплый термостат имело место распускание почек еще и у «Эльберты» (представителя иранской группы «Эльберта») и Quamme Cling (представителя иранской группы типа Phillips Cling).

При срезке побегов 28 декабря и непосредственном их помещении в теплый термостат плодовые почки распустились у представителей всех групп, причем распускание почек северокитайской группы было позже других.

Таблица 12*

Ф
Название сортов миндаля

	Дата начала цветения			% погибших почек весной 1938 г.
	поставлены в теплый термостат	21/XI	28/XI	
Миндаль 154	28/XI	7/XII	29/XII	82,0
Миндаль 19.	28/XI	7/XII	29/XII	87,7
Лангедок	14/XII	21/XII	4/I	4,4
YxL	не зацв.	7/XII	29/XII	0
Никитский урожайный 16	-	7/XII	29/XII	14,1
Нонпарейль	-	14/XII	4/I	3,2
Миндаль 3	28/XI	7/XII	29/XII	1
Миндаль 15	не зацв.	не зацв.	не зацв.	0
Fragulio	-	-	-	0
Никитский 62	-	-	-	0
Миндаль 33.	-	-	-	0
Am. Davidiana	-	-	29/XII	16,1
Am. pedunculata	-	-	13/I	—
Am. bucharica	-	-	29/XII	25,0
Am. nana	7/XII	-	13/I	7,3
Миндаль x персик (Салгирский)	не зацв.	не зацв.	не зацв.	7,3
Миндаль x персик (№ 3251)	-	-	29/XII	10,0
Am. fenzl x Am. cornuta	17/XII	29/XII	-	—
Am. Myra x персик	17/XII	29/XII	29/XII	7,3

* Побеги срезаны 17/XI 1936 г.

В последней графе таблицы 11 приведен процент погибших почек при искусственном замораживании при минус 16° в середине декабря и февраля. При замораживании в середине декабря устойчивость плодовых почек персика у всех изучаемых сортов фактически была одинаковой, даже сорт Peen-to (с наиболее коротким периодом покоя) не дал большого процента погибших почек. Начавшаяся в начале февраля теплая погода провела определенную дифференцировку среди сортов в отношении их устойчивости к низким температурам (см. табл. 5), причем представители северокитайской группы, обладающие более длинным периодом покоя,

менее других групп снизили свою устойчивость к низким температурам, их устойчивость в это время оказалась наивысшей среди испытываемых нами сортов персика. При обследовании повреждений на молодых посадках сортоиспытательного участка Никитского сада в совхозе Джага-Кущи (Сакский район, Крымской АССР), сильно пострадавших в 1938 г. от февральских морозов, вышеизложенные сорта также оказались принадлежащими к группе сортов с наименьшим процентом поврежденных почек.

Среди сортов культурного миндаля и близких к ним диких видов наметилась еще большая разница в отношении длительности периода покоя, чем у сортов персика; и, так же как у персика, продолжительность периода покоя оказалась тесно связанный с устойчивостью плодовых почек весной.

В последней графе таблицы 12 приведены данные по учету повреждений миндаля морозом в конце февраля 1938 г. в условиях Никитского сада (при падении температуры до — 9,3°).

Сорта с коротким периодом покоя — 154, 19 — дали 82,0, 87,7 % погибших почек, у сортов же с длинным периодом покоя — Никитский 62, 15, Fragulio — процент погибших почек равнялся нулю.

Наибольшую устойчивость среди всех испытанных сортов миндаля показали сорта с длинным периодом покоя (Никитский 62, 15, Fragulio) во вторую половину зимы и при проводимой нами оценке на морозоустойчивость методом искусственного замораживания.

Из приведенных данных видно, что сорта изучаемых нами растений отличаются по продолжительности периода покоя и что сорта с более длинным периодом покоя являются более застрахованными от повреждений морозом во вторую половину зимы и, следовательно, более приспособленными для культуры в южных районах.

Выводы

1. Изучение устойчивости плодовых почек персика и миндаля к низким температурам в течение зимы пока-

зало, что их устойчивость сильно возрастает в период между двадцатыми числами октября и ноября.

Возрастание устойчивости в осенне время тесно связано с увеличением сухого веса почек (с притоком к ним углеводов). Нарушение углеводного питания в силу плохой работы листового аппарата влечет за собой и снижение устойчивости плодовых почек:

а) удаление с растения листьев сильно отразилось на устойчивости плодовых почек: процент поврежденных почек возрос в 3 раза;

б) персик, привитый на миндале (подвое, наиболее устойчивом к засухе из числа испытываемых), имел и меньшее увеличение процента поврежденных почек в зависимости от снижения влажности почвы.

2. Падение устойчивости весной не имеет определенного срока и связано с начавшимся ростом.

В 1933/34 и 1934/35 гг. устойчивость держалась на одном уровне в течение декабря, января и февраля и резко снизилась только в марте, при начавшемся набухании почек.

Зимой 1935/36 г., отличавшейся от двух предыдущих очень теплой второй половиной, набухание почек имело место значительно раньше, что привлекло за собой и более раннее падение устойчивости. Наступившее рано зимой 1935/36 г. потепление провело определенную дифференцировку среди сортов в отношении их устойчивости к низким температурам в связи с тем, что рост у участников в опыте сортов начался неодновременно.

3. Опыты с разновременным перенесением растений персика и миндаля из холодного вегетационного домика в теплую камеру в лаборатории показали, что для прохождения растением периода покоя температурные условия играют большую роль. Наилучшей из них является температура немного выше нуля. Температура +18, +20° не создает для растений условия прохождения ими периода покоя, и почки, не получившие в течение определенного времени пониженной температуры, не трогаются в рост.

Следовательно, период покоя можно рассматривать

как потребность растения в пониженных температурах, и по этому признаку классифицировать сорта.

4. Роль пониженных (не вызывающих замерзания) температур в прохождении растениями периода покоя, очевидно, состоит в том, что в этих условиях процессы образования сахара в почках преобладают над расходом последнего, вследствие чего в них создается известный запас растворимых веществ, повышающий сосущую силу клеток и вызывающий приток воды и питательных веществ из тканей коры и древесины (влажность и сухой вес почек начинают возрастать).

У побегов персика, срезанных в ноябре, декабре и выдержаных в течение известного периода времени при +5°, мы обнаружили увеличение количества сахарозы в почках (на 88%) и связанное с ними сильное (до 100 и более процентов) возрастание интенсивности дыхания.

Выдерживание побегов при +20° возрастания интенсивности дыхания не вызывало.

5. Южная зима благодаря своим не очень низким температурам создает благоприятные условия для быстрого прохождения растениями периода покоя, после чего они при первом же потеплении трогаются в рост и теряют свою устойчивость.

Следовательно, продолжительность периода покоя, т. е. продолжительность периода, когда растение не реагирует началом роста на условия потепления, является одним из важных факторов, способствующих созданию наивысшей зимостойкости в специфических условиях южной зимы.

6. Проведенное нами определение продолжительности периода покоя у 17 сортов персика и 20 сортов близких видов миндаля показало, что сорта изучаемых нами растений разнятся по продолжительности периода покоя и что сорта с более длинным периодом покоя: Арабка, Зафран из персиков, Никитский 62, 15, *Fragilio* из миндалей являются более застрахованными от повреждений морозом во вторую половину зимы. При выведении путем гибридизации морозостойких сортов для южных районов продолжительность периода покоя должна учитываться в первую очередь.

При выборе родительских пар для скрещивания в качестве одного из родителей следует рекомендовать формы, обладающие в наших условиях наиболее длинным периодом покоя, и в качестве другого — формы, выделяющиеся по устойчивости к низким температурам плодовых почек, находящихся с ними в одинаковой стадии развития.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вяткин В. В. — Об упрощенных холодильных установках, работающих при помощи ледо-соляного охлаждения, и некоторых результатах их применения. Соб. Ботаника, № 2, 1937.
2. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Морозов А. С. — Влияние температуры на обратимость действия инвертазы в растениях в связи с их холода- и жароустойчивостью. Изв. Акад. Наук СССР. Серия биологии, № 1, 1938.
3. Львов С. Д. и Фихтенгольц С. С. — К вопросу о биохимических основах засухоустойчивости. Тр. БИН, Акад. Наук, Сер. IV. Эксп. Бот., вып. 2, 1936.
4. Малеев В. П. — Теоретические основы акклиматизации. Главы 7 и 8, 1933.
5. Низеньков Н. — Благоприятные и неблагоприятные условия зимовки фруктовых деревьев в Крыму и сравнение с ними условий зимы текущего года (1915—1916). Салгирская оп. плодо-водства, станция, 1916.
6. Потапенко Я. И. — К проблеме ускорения плодоношения сеянцев плодовых. Журн. Яровизация, № 4, 1936.
7. Соколова Н. Ф. — 1936. Зимостойкость маслины в условиях южного берега Крыма в связи с водным балансом (зимней засухой). Тр. Гос. Никитского бот. сада, т. XXI, в. I.
8. Abell T. H. 1927. Some Observations on Winter Injury in Utah Peach Orchards. Logan, Utah Agricultural Experiment Station. Bulletin 202.
9. Appleman C. O. 1915. Relation of Catalase and Oxidase to Respiration in Plants. Md. Agr. Expt. Sta. Bull. 191.
10. Appleman C. O. 1936. Effect of previous cold Storage on the Respiration of Vegetables at higher Temperatures. Journ. of Agricultural Research, v. 53, № 8.
11. Askenazi E. 1877. Über die jährliche Periode der Knospen. Bot. Ztg.
12. Barker 1933. Analytic Studies in Plant Respiration. Proceedings of the Royal Society. Series B, Vol. 112, No B 777.
13. Burroughs A. M. 1923. Studies in Apple Storage. In Storage Investigations, 1921—1922. Marble Lab. Inc. Rept. 3.
14. Chandler W. H. 1908. Hardiness of Peach Buds, Blossoms and young Fruit as Influenced by the Care of the Orchard. Mo. Exp. Sta. Cir. 31, 1908.
15. Chandler W. H. 1913. The Killing of Plant Tissue by Low Temperature. Mo. Agr. Exp. Sta. Res. Bull. 8, 1913.
16. Chandler W. H. 1925. Fruit Growing. Boston.
17. Chandler W. H. and Tufts. 1933. Influence of the Rest Period on Opening of Buds of Fruit Trees in Spring. Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sc. vol. 30.
18. Coville F. V. 1920. The Influence of Cold in Stimulating the Growth of Plants. Journ. Agr. Res. 20.
19. Denny and E. N. Stanton. 1928. Localisation of Response of Woody Tissues to Chemical Treatments that break the Rest Period. Amer. Journ. of Botany vol. XV, № 5.
20. Fernald E. T. 1925. The Inhibition of Bud Development as correlated with the Osmotic Concentration of Sap. Amer. Journ. of Botany, v. 12, № 5.
21. Gourley J. H. 1922. Text — Book of Pomology. New York, MacMillan Comp.
22. Hasselbring and Hawkins. 1915. Respiration Experiments with Sweet Potatoes Journ. Agr. Research, 5.
23. Hodgson F. R. 1924. Observations on the Rest Period of Deciduous Fruit Trees in a Mild Climate. Proc. Am. Soc. Hort. Sci. 20.
24. Hopkins, 1924. Relation of low Temperatures to Respiration and Carbohydrate Changes in Potato Tubers. The Botanical Gazette, v. 78.
25. Howard W. L. 1906. Untersuchung über die Winterperiode der Pflanzen. Diss. 1906, Halle.
26. Howard W. L. 1915. An Experimental Study of the Rest Period in Plants Physiological Changes accompanying Breaking of the Rest Period. Mo. Agr. Exp. Sta. Res. Bull. 21.
27. Johansen, W. 1906. Das Ather Verfahren beim Frühreiben. 2 Aug. G. Fischer. Jena.
28. Johnston, 1923. Moisture Relations of Peach Buds during Winter and Spring. The University of Md. Agric. Exper. Stat. Coll. Park, M. D. Bull. № 255.
29. Kiebs, 1913. Über das Verhältniss der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. Sitzber d. Heidelberg. Akad. d. Wiss, Jahrg. 5.
30. Knight Th. A. 1801. Ubers. in Freyhanus; Beiträge zur Pflanzenphysiologie 1811.
31. Knowlton H. F. and Dorsey M. J. 1927. A Study of the Hardiness of the Fruit Buds of the Peach. Morgantown. Agric. Exp. Sta. College of Agriculture. Bulletin 211.
32. Kramer P. J. 1936. Effect of variation in Length of Day on Growth and Dormancy of Trees. Plant Physiol. vol. II № 1.
33. McMunn and Dorsey, 1934. Seven Years' Results of the Hardiness of Elberta Fruit Buds in Fertilizer Experiment. Proc. of the Amer. Soc. for Hort. Sc. v. 32.
34. Müller Thurgau H. Über Zuckeranhäufung in Pflanzentheilen in folge niedriger Temperatur. Landw. Jahrb. II.
35. Oliney A. J. 1926. Temperature and Respiration of Ripening Bananas. Bot. Gaz. 82.

36. Pfeffer W. 1904. Pflanzenphysiologie. II Aufl, 2 Bd.
37. Shoemaker, 1931. A Note on the Hardiness of Buds of Peach Varieties Hoosier Horticulture V. 16, № 4.
33. Weber Fr., 1911. Über die Abkürzung der Ruheperiode der Holzgewächse durch Verletzung der Knospen, beziehungswise Injektion derselben mit Wasser (Verletzungsmethode). Sitzber. d. Kais. Akad. d. Wiss. L. Wien. Abt. I. 1911, Bd. CXX.
39. Whitten J. C. 1897. Winter Protection of the Peach. Mo. Agr. Exp. Sta. Bull. 38.

В. С. ДВОРНИКОВ

СОДЕРЖАНИЕ СИНИЛЬНОЙ КИСЛОТЫ В МИНДАЛЯХ И МЕТОДЫ ЕЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ К БРАКОВКЕ ГОРЬКИХ ФОРМ ДО ПЛОДОНОШЕНИЯ

Ядра миндалей как высокопитательный пищевой продукт находят широкое применение в кондитерской и кулинарной промышленности. Но такое применение имеют преимущественно только ядра сладких миндалей. Ядра же горьких миндалей могут быть использованы только после удаления горечи специальной технологической обработкой.

Как известно, горький вкус ядер миндалей обусловливается наличием в них глюкозида-амигдалина, который при расщеплении выделяет синильную кислоту (HCN). Для оценки плодов миндалей важно знать о наличии или отсутствии в них синильной кислоты. Это тем более необходимо, что амигдалин не только придает горький вкус, но выделяющаяся после его расщепления HCN является одним из сильнейших ядов (Э. Штаркенштейн и др., 1933).

При работе с этой культурой усилия плодоводов и селекционеров направлены на то, чтобы выращивать и получать миндали исключительно со сладкими ядрами. Установление же качества миндалей возможно только по получении его плодов — на вкус.

Плодоношение миндалей, привитых в крону взрослого дерева, происходит на четвертый-пятый год, растения же, выращенные непосредственно, плодоносят на шестой-седьмой год. В течение этого длительного промежутка времени селекционеру приходится находиться в неведении качества выводимых им сортов миндалей и затрачивать излишнее время, средства и труд на выращивание горьких миндалей. Поэтому Никитским ботаническим садом им. Молотова был поставлен вопрос

о разработке биохимического метода браковки горьких миндалей в молодом возрасте — на первом году жизни, это представляет большое практическое значение.

Задача должна была заключаться в том, чтобы найти наиболее характерный биохимический признак горьких миндалей, изучить его и использовать в практических целях при отделении горьких сеянцев от сладких форм.

Таким основным биохимическим признаком было взято наличие синильной кислоты в форме глюкозида амигдалина.

Исходной предпосылкой при разработке метода наших исследований в первую очередь было предпринято выяснение содержания синильной кислоты в различных частях горьких и сладких миндалей в разные периоды их развития. Наряду с этим на содержание синильной кислоты изучались и отдельные ядра этих растений. В целях наиболее доступного использования методов количественного и качественного определения синильной кислоты в нашей работе и получения более надежных результатов, проводилась также и методическая работа по их улучшению.

Полученные данные по разработке метода браковки горьких миндалей в молодом возрасте являются предварительным материалом и могут послужить исходной предпосылкой для окончательной его разработки. Объектом изучения являлись миндали, находящиеся в Никитском ботаническом саду им. Молотова.

Содержание синильной кислоты в листьях и ветках горьких и сладких взрослых миндалей

Изучение содержания HCN в горьких и сладких миндалях производилось в общей массе листьев, взятых с молодых веток взрослых растений и веток сеянцев. Кроме того в отношении тех и других растений изучение велось дифференцированно по различным ярусам листьев.

Прежде чем приступить к установлению содержания HCN у сеянцев горьких и сладких форм миндалей, ее определение было произведено на взрослых плодоно-

сящих растениях, ядра которых ясно отличались по вкусу. Для этого было взято по 10 горьких и сладких растений миндаля в возрасте до 20 лет. Пробы листьев брались главным образом с молодых веток в нижней части растения, примерно на высоте роста человека (табл. 1).

Таблица 1.
Содержание синильной кислоты в листьях молодых веток взрослых горьких и сладких миндалей (в процентах на сухое вещество), июль 1937 г.

Горькие формы	Сладкие формы
обозначение миндалей	обозначение миндалей
содержание HCN в %	содержание HCN в %
190	JxL
183	Лангендорф
191	Бумажноскорлупный 33
169	Белоскорлупный 38
54	Стандартноскорлупный
184	25
189	Никитский 99
182	Никитский 62
41	Твердоскорлупный
44	Фисташковый
Среднее без № 44	Среднее без фисташкового
	0,016

Таблица 1 показывает, что в листьях сладких миндалей синильной кислоты содержится примерно в 3 (2,9) раза меньше, чем в листьях горьких. Из этого видно, что по содержанию синильной кислоты намечается явное различие между горькими и сладкими формами миндаля. Но содержание ее как у горьких, так и у сладких форм имеет значительные колебания.

Для дифференцированного изучения взрослых миндалей нами брались листья трех горьких и трех сладких форм, причем среди них были взяты образцы с малым, средним и самым большим содержанием синильной кислоты.

Листья, подвергавшиеся анализу на HCN, брались с молодых веток, которые разделялись по ярусам на нижние, средние и самые верхние. Полученные данные приводятся в таблице 2.

Из таблицы 2 видно: 1) содержание синильной кислоты неодинаково по различным ярусам листьев растений и 2) ее содержание (в соответствующих частях растения) дает возможность установить различие горьких и сладких миндалей между собой. Так, в нижних листьях у горького миндаля 44 содержится 0,050% HCN, а у сладкого (для лангедок) — всего лишь 0,003%. Факт количественного различия по содержанию HCN у горьких и сладких миндалей виден и из суммы содержания синильной кислоты в листьях по ярусам для трех горьких и трех сладких форм. У горьких миндалей нижние листья содержат 0,125, средние 0,397 и верхние 0,515% HCN; у сладких же нижние листья содержат 0,067, средние 0,113 и верхние 0,097% HCN. Эти данные также показывают, что молодые листья самого верхнего яруса горьких взрослых миндалей отличаются наибольшим содержанием синильной кислоты, которая превышает ее содержание в молодых листьях сладких миндалей в 5 с лишним раз. Следовательно, молодые листья являются наилучшей частью для биохимического распознавания горьких миндалей от сладких во взрослом их состоянии.

Следует отметить еще и то, что у горьких форм миндалей дифференциация содержания синильной кислоты по ярусам листьев выражена в наибольшей мере, чем у сладких форм. Нижние листья содержат меньше всего HCN, средние больше и верхние самое большое ее количество. У сладких форм нижние листья содержат также наименьшее количество, средние — большее, а верхние имеют почти одинаковое содержание HCN по сравнению со средними листьями.

Из таблицы 2 также видно, что содержание HCN в молодых ветках исравненно больше, чем в средних и самых верхних листьях.

Таблица 2

Содержание HCN в листьях и ветках взрослых миндалей
(в процентах на сухое вещество)

П р о б ы	Суммарное содержание HCN			Содержание HCN	Опытки, карат.	Борьба HCN извлекаемое Co-
	Горькие миндали	Сладкие миндали	Листья (26/VIII)			
Листья нижнего яруса	0,023	0,052	0,050	0,003	0,017	0,047
среднего	0,035	0,087	0,275	0,022	0,028	0,063
верхнего	0,040	0,133	0,346	0,021	0,025	0,051
Ветки (растертые)	0,132	0,178	0,215	0,038	0,066	0,127

Содержание синильной кислоты в горьких и сладких сеянцах миндалей

Содержание синильной кислоты в различных ярусах листьев и стеблей сеянцев. Для установления различия по содержанию синильной кислоты между сеянцами сладких и горьких форм миндалей по различным частям растения и одновременного выявления наиболее характерной из них, по которой можно было бы производить браковку горьких форм, были исследованы листья и части стеблей этих сеянцев.

Листья и стеблевые части сеянцев брались дифференцированно, по ярусам растений. Все растения по высоте делились на три части: верхнюю, среднюю и нижнюю. Кроме того для изучения отдельно брались нижние боковые ветки растения и листья с них.

Взятые листья, стебли и ветки представляли среднюю пробу с 10 горьких и 10 сладких форм сеянцев, так как для дифференцированного определения HCN индивидуально для каждого растения нехватало материала. Результаты, полученные в этом направлении по изучению сеянцев, приводятся в таблице 3.

Таблица 3
Содержание HCN по ярусам листьев и стеблей сеянцев (1 года жизни) горьких и сладких форм миндалей в % на сухое вещество (пробы взяты 1—3 августа 1937 г.)

Название частей сеянцев	Содержание синильной кислоты		Отношение содержания HCN в горьких сеянцах к сладким
	горькие формы	сладкие формы	
Листья нижнего яруса	0,235	0,139	1,7:1
среднего	0,425	0,220	1,9:1
верхнего	0,523	0,270	1,9:1
с нижних боковых веток стебля	0,395	0,204	1,9:1
Стебли, нижняя часть	0,031	0,006	5,1:1
средняя	0,139	0,041	3,4:1
верхняя	0,268	0,165	1,6:1
Боковые нижние ветки стеблей	0,256	0,085	3,0:1

Таблица 3 показывает, что гибридные сеянцы сладких форм миндаля содержат много синильной кислоты в листьях верхнего яруса, до 0,270%, а в горьких формах ее содержится почти в два раза больше (0,523%).

По нижней части стебля горькие формы миндаля отличаются содержанием HCN, большим в 5,1 раза, по средней части — в 3,4 раза и по нижним боковым веткам стебля они содержат кислоты в 3 раза больше, чем сеянцы сладких миндалей.

По нижнему ярусу стебля сеянцы различаются наибольшим образом, но он не может служить частью для практического разделения сеянцев на горькие и сладкие формы, так как эта часть является очень грубой и неподходящей для определения синильной кислоты (трудно растирать); притом, беря ее для анализа, мы этим самым уничтожаем все растение.

У горьких и сладких форм гибридных сеянцев, как и у взрослых миндалей, распределение синильной кислоты по ярусам листьев не одинаково: в листьях с нижней части стебля ее имеется мало, в листьях средней части больше и в самых верхних еще больше; с боковых веток содержание HCN примерно приравнивается к средним листьям.

Аналогичная картина содержания кислоты наблюдается и по стеблям горьких и сладких форм молодых растений.

Содержание синильной кислоты в индивидуальных горьких и сладких сеянцах. Для исследования на содержание кислоты было взято по 10 горьких и сладких сеянцев. Синильная кислота определялась во всей массе листьев в отдельности для каждого сеянца. Дифференцировать определения по ярусам листьев не удалось из-за недостатка материала. Полученные результаты приводим в таблице 4.

Таблица 4

Содержание синильной кислоты в общей массе листьев индивидуальных гибридных сеянцев миндалей (1-го года жизни) в % на сухое вещество (пробы взяты 15 и 16 августа 1937 г.)

Горькие формы миндаля		Сладкие формы миндаля	
обозначение растений	содержание HCN	обозначение растений	содержание HCN
1 Смесь различных естественных гибридов горьких миндалей	0,240	Комбинации: Лангендок \times Никитский 62	
2	0,259		
3	0,271		
4	0,273	Ряд 1, раст. 1	0,081
5	0,275	Ряд 1, раст. 5	0,088
6	0,280	Ряд 2, раст. 1	0,142
7	0,338	Ряд 1, раст. 3	0,178
8	0,348	Ряд 5, раст. 4	0,240
9			
10	0,361		
	0,420		
		Среднее.	0,146
		Комбинации: Никитский 62 \times Лангендок	
		Ряд 1, раст. 7	0,152
		Ряд 1, раст. 2	0,176
		Ряд 1, раст. 6	0,256
		Ряд 1, раст. 3	0,261
		Ряд 1, раст. 5	0,277
		Среднее.	0,263
Среднее для 10 горьких форм	0,305	Среднее для 10 сладких форм	0,203

Данные таблицы 4 показывают, что индивидуальные сеянцы горьких форм миндалей в общей массе листьев в среднем содержат 0,305% HCN с колебаниями от 0,240 до 0,420%; индивидуальные же сеянцы сладких миндалей содержат в среднем 0,263% HCN с колебаниями от 0,081 до 0,277%.

У горьких и сладких сеянцев имеются большие индивидуальные колебания по содержанию синильной кислоты, в особенности это имеет место для сладких гибридных форм.

Имеющееся различие в содержании синильной кислоты в листьях верхнего и среднего яруса сеянца, средней части стебля и в нижних боковых его ветках с успехом может быть использовано при диагностике горьких и сладких миндалей в молодом возрасте.

Содержание синильной кислоты в саженцах, привитых в крону и на собственные корни. Миндальное дерево при выращивании из семян плодоносит на 6—7-й год. Этот период сокращается путем прививки сеянцев в крону взрослых растений. Подвоем для сладких (хозяйственно-ценных) форм являются горькие миндали и другие растения. В связи с этим нами была проведена некоторая часть работы по выявлению влияния подвоя на привой.

Было исследовано 6 пар сеянцев. Сеянцы, привитые в крону, имели плоды, которые все были сладкими.

Синильная кислота определялась в листьях, взятых с молодых веток растений (табл. 5).

Таблица 5
Содержание синильной кислоты в листьях гибридных саженцев миндалей (в процентах на сухое вещество)

	Комбинации: 62 \times 25 53 \times 25					
	интродукционный номер					
	20	24	25	15	47	101
Саженцы на собственных корнях (без плодов)	0,0132	0,0072	0,0067	0,0155	0,0085	0,0159
Саженцы, привитые в крону персика (со сладкими плодами)	0,0129	0,0090	0,0051	0,0078	0,0112	0,0108

Из данных таблицы 5 мы видим, что у трех пар саженцев не произошло сколько-нибудь заметных изменений по содержанию HCN, у остальных же трех имеются значительные изменения. Так, например, для 15 и 101 отмечается уменьшение HCN в 1,5 раза, для 47 — значительное ее увеличение в сравнении с саженцами,

растущими на собственных корнях. Здесь, вероятно, на изменение в содержании синильной кислоты у привитых в крону растения сказалось влияние подвоя.

Содержание синильной кислоты в ядрах горьких и сладких миндалей

Нами были изучены (в 1938 г.) ядра сортов сладких миндалей, их гибридов F_1 и ядра горьких миндалей на содержание синильной кислоты.

Ядра сладких и горьких миндалей были получены при естественном опылении растений. Ядра гибридов — при искусственном опылении сладких миндалей со сладкими, причем это делалось с изоляцией для предотвращения свободного опыления.

Изучение миндалей на содержание HCN заключалось в индивидуальном исследовании до 1500 ядер путем качественной реакции, а затем для некоторых сладких и горьких растений были произведены количественные определения синильной кислоты в общей массе их ядер *.

Оценка результатов качественной реакции на присутствие синильной кислоты производилась по степени окрашивания пикриновосодовой бумаги по шкале (см. стр. 171) с терминологией, употребляемой при изучении ядер сладких миндалей и их гибридов:

1) синильная кислота имеется, когда пикриновосодовая бумага окрашивалась от яркокрасного до слаборозового цвета (с баллами окраски 4, 3, 2, 1 и $1/3$);

2) сомнительное наличие HCN считалось при очень слабой окраске бумаги (с баллами $1/5$ и $1/10$);

3) не имеется HCN, когда нет никакой окраски бумаги (балл 0).

* Так как мы имели в своем распоряжении для некоторых образцов ограниченное количество материала и из испытанных в отдельности ядер на HCN нам хотелось вырастить растения, то качественное определение синильной кислоты происходило в части ядра по методике, описанной нами ниже.

Для выяснения содержания HCN в ядрах сладких миндалей было взято 16 различных сортов с общим количеством 890 ядер (табл. 6).

Таблица 6

Наличие синильной кислоты в ядрах сладких сортов миндалей по показаниям качественной реакции

Название сортов	Изучено	Количество ядер			% соотношение ядер к содержанию HCN		
		имеется	сомнительно	не имеется	имеется	сомнительно	не имеется
"Заграничный"	50	4	—	46	8,0	—	92,0
"Бумажноскорлупный"	125	8	4	113	6,4	3,2	90,4
3156	20	2	1	17	10,0	5,0	85,0
"Итальянский 1"	50	4	4	42	8,0	8,0	84,0
"Нонпарель"	30	1	4	25	3,3	13,3	83,4
"Никитский 62"	151	19	7	125	12,6	4,6	82,8
JxL	31	3	3	25	9,6	9,6	80,8
"Испанский неизвестный"	40	5	4	31	12,5	10,0	77,5
"Скороспелый"	50	8	4	38	16,0	8,0	76,0
"Ландек"	24	1	5	18	4,2	20,8	75,0
"Итальянский 2"	48	7	5	36	14,6	10,4	75,0
"Grosse Werta"	48	8	6	34	12,7	12,5	70,8
"Никитский урожайный 16"	87	17	11	59	19,0	12,6	67,7
3173	14	3	2	9	21,0	14,5	64,5
"Хатч 50"	43	8	13	22	18,0	30,2	51,2
"Стандартноскорлупный"	79	76	2	1	96,2	2,5	1,3
Сумма и средние проценты от количества	890	174	75	641	19,5	8,5	72,0

Данные таблицы 6 показывают, что ядра сладких миндалей не являются однородными, что у всех 16 сортов оказалось наличие того или иного количества ядер с синильной кислотой.

Таблица 7

Наличие синильной кислоты в ядрах гибридов сладких миндалей по показаниям качественной реакции

№ п/п	Название гибридов	Количество ядер			
		исследовано	содерж. HCN в % имеется	сомнит.	не имеется
1	Испанский неизвестный × Х. Итальянский 1"	18	3	—	15
2	Итальянский 2" ×, Испанский неизвестный	27	10	—	17
3	Никитский 62" ×, Испанский неизвестный	13	4	—	9
4	Никитский 62" ×, Итальянский 2"	8	1	2	5
5	Никитский урожайный 16" × Х. Стандартноскорлупный	6	2	—	4
6	3156 ×, Нонпарель	31	7	6	18
7	Никитский 62" ×, Grosse Werte	10	4	1	5
8	Испанский неизвестный × Х. Никитский 62"	10	3	2	5
9	3173 ×, Заграничный	19	4	6	9
10	Испанский неизвестный × Х. Итальянский 2"	15	6	2	7
11	Стандартноскорлупн. × JxL	11	4	2	5
12	Стандартноскорлупн. × Никитский урожайный 16"	5	3	—	2
13	Испанский неизвестный × Х 3173	8	3	2	3
14	Никитский урожайный 16" × Х. Нек Плюс ультра	25	11	5	9
15	3162 ×, Заграничный	9	6	—	3
Сумма		215	71	28	116
Средний процент		33	13	54	

Из 890 исследованных ядер у 19,5% синильная кислота имеется, у 72,0% ее не обнаружено, а у 8,5% наличие кислоты оказалось сомнительным.

Следует отметить, что процент ядер с синильной кислотой по сортам слишком различен. Так, например, сорт «Бумажноскорлупный» имеет синильную кислоту у 6,4% ядер, «Нонпарель» — 3,3%, «Лангедок» — 4,2%, «Никитский урожайный 16» — 19,0%, а у «Стандартноскорлупного» с синильной кислотой обнаружено 96,2% ядер.

Индивидуальное изучение ядер сладких миндалей на содержание синильной кислоты показывает, что у одного и того же растения имеются ядра с HCN и без нее.

На содержание синильной кислоты были исследованы также 215 ядер гибридов сладких миндалей, принадлежащих к 15 различным их комбинациям (табл. 7).

Из таблицы 8 видно, что у всех гибридов, полученных от скрещивания сладких миндалей со сладкими, имеются ядра, содержащие синильную кислоту.

Из 215 отдельно изученных ядер 33% оказалось с HCN, у 54,0% ее не обнаружено и у 13,0% содержание кислоты было сомнительным.

Количество ядер с HCN среди гибридов также не одинаково.

У гибридов сладких миндалей ядра, как и у их исходных форм, являются еще более неоднородными по содержанию синильной кислоты.

Количественное содержание синильной кислоты в ядрах горьких и сладких миндалей. Для количественного определения HCN в ядрах миндалей были взяты из сладких сортов: «Никитский урожайный 16», «Стандартноскорлупный» и 9 образцов горьких миндалей. Кислота определялась в общей массе ядер каждого сорта.

Так как ядра горьких миндалей дают всегда наивысшую окраску пикриновосодовой бумаги (в 5—6 баллов), то качественное определение сделано только для одного образца (табл. 8).

Таблица 8
Содержание синильной кислоты в ядрах горьких и сладких миндалей в процентах на сухое вещество

Название миндалей	Содержание HCN в % на сухое вещество	Параллельные определения HCN	Навески в г	Показания качественной реакции
Горькие формы				
№ 190 . . .	0,625			
№ 191 . . .	0,489			
№ 189 . . .	0,442			
№ 183 . . .	0,409			
№ 41 . . .	0,401			
№ 169 . . .	0,374			
№ 182 . . .	0,372			
№ 44 . . .	0,346			
№ 56 . . .	0,451	{ I—0,454 III—0,449	4,6168 6,0098	Навеска и балл 0,25 г 5—6
В среднем . .	0,434			
Сладкие сорта:				
«Никитский урожайный 16»	0,0016%	I—0,0015 II—0,0017	74,25 71,49	0,25 г 1/20 4,5 г 1/10
«Стандартно-скорлупный»	0,0090%	I—0,0097 II—0,0082	23,99 28,01	0,25 г 2 4,5 г 3—4

Данные таблицы 8 показывают, что ядра горьких миндалей содержат синильной кислоты в среднем для девяти образцов 0,434% с колебаниями от 0,346 до 0,625%. Ядра сладких миндалей синильную кислоту содержат в небольших количествах: для сорта «Никитский урожайный 16» ее найдено в общей их массе 0,0016%, а у «Стандартноскорлупного» ядра содержали 0,0090% HCN.

Необходимо отметить то, что процент ядер, содержащих синильную кислоту, у гибридов приблизительно соответствует проценту горьких растений, получаемых при скрещивании сладких форм между собой.

Появление горьких форм миндалей, получаемых при скрещивании сладких сортов, мы объясняем неоднород-

ностью наследственной основы сладких миндалей в отношении содержания HCN, что согласуется с развивающимся учением акад. Т. Д. Лысенко.

При практическом подтверждении эти данные дают основание производить браковку селекционного материала не по сеянцам, а по ядрам.

Возможность браковки горьких миндалей по ядрам (семенам) имела бы большое производственное значение.

Ксения первого порядка у миндалей Ядра сладких миндалей и полученных от них гибридов ведут себя не одинаково по отношению содержания синильной кислоты не только взятых с одного растения, но и в пределах одного плода * (табл. 9).

Таблица 9
Содержание синильной кислоты в двойных ядрах миндалей (по показаниям качественной реакции)

Пары ядер одного плода	У сортов сладких миндалей		У гибридов сладких миндалей	
	имеется HCN	не имеется HCN	имеется HCN	не имеется HCN
1	1	1	1	1
2	1	1	1	1
3	1	1	1	1
4	2	—	1	1
5	2	—	1	1
6	2	—	1	1
7	—	2	—	2
8	—	2	—	2

Таблица 9 показывает, что двойные ядра (два ядра, находящиеся в одном плоде) как сладких форм миндалей, так и их гибридов в отношении содержания HCN ведут себя различно: в одном из них содержится HCN, а в другом отсутствует. Такое явление известно под названием ксении первого порядка.

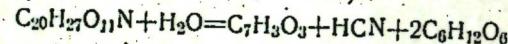
Нужно отметить, что явление ксении наблюдалось в довольно ограниченном размере, она составляла не больше как 1—2% ко всем исследованным нами плодам миндалей.

* Два ядра, находящиеся в одном плоде.

Наличие ксении первого порядка в отношении HCN в плодах сладких миндалей при свободном опылении могло получиться в результате опыления сладкого миндаля пыльцой горького; у гибридов же, полученных при скрещивании сладких миндалей при изоляции от свободного опыления, наличие ее можно объяснить только неоднородностью наследственной основы этих растений в отношении HCN.

Меркуриметрическое количественное определение синильной кислоты с выделением ее из листьев миндалей без растирания

Потери HCN при растирании свежего материала. Определение синильной кислоты в свежем растительном материале миндалей может быть произведено в растертом виде. Растирание материала необходимо для того, чтобы имеющиеся в клетках глюкозидамигдалин и фермент эмульсии вошли в большее соприкосновение, чем достигается полнее распад амигдалина на бензойный алдегид — C_6H_5COH , синильную кислоту — HCN и глюкозу по следующему уравнению (Демьянинов и Феофилактов, 1933):



Но во время растирания свежих листьев выделяющаяся по мере своего освобождения синильная кислота улетучивается, потери которой при растирании могут доходить до значительных количеств (табл. 10).

Таблица 10
Влияние подготовки сырых листьев миндалей на результат определения в них HCN в процентах на сухое вещество

	Число определений	Выход HCN	Относительная величина	Потери HCN
Разрезанные листья	12	0,074	100	—
Листья, растертые в течение 10 мин.	6	0,071	96	4,0
Листья, растертые в течение 17—20 мин.	5	0,056	78,9	21,1

При растирании сырых листьев в течение первых 10 минут HCN улетучивается до 4%, а в следующие 7—10 минут до 17% к определяемому количеству у нерастертых, а только разрезанных листьев. Процесс растирания навески взятого растительного материала и перенесения его в колбу может продолжаться до 17—20 минут, что, как видим из таблицы 10, ведет к потере синильной кислоты до 21%. С такими потерями необходимо считаться, в особенности когда исследуемый материал содержит весьма малые ее количества. Поэтому нами при определении HCN в сыром материале была предпринята попытка замены растирания сырых листьев разрезанием. Это освобождало от затрат излишнего времени, идущего на растирание, упрощало весь процесс определения HCN и делало результаты более точными.

Выделение синильной кислоты из разрезанных сырых листьев миндалей. Проведенные нами опыты с глюкозой, сахарозой, эфиром на выделение HCN из разрезанных листьев миндалей показали следующее (табл. 11).

Таблица 11

Действие различных веществ на выделение HCN из разрезанных листьев миндалей. Опыт длился 18 часов при 22—24°

Вещества и условия опыта	Выход HCN в %
Глюкоза 10%	0,069
Сахароза 10%	0,076
Сахар-рафинад 10%	0,066
Вода дистиллированная	0,073
Серный эфир (3 см ³ на колбу в 500 см ³)	0,081
Действие 3 см ³ серного эфира в течение 6 часов и добавочное настаивание 12 часов с водой	0,093

Таблица 13

Влияние подготовки молодых веток миндалей на результат определения в них HCN (данные в процентах на сухое вещество)

Обозначения миндалей	Количество HCN		Прибавка к разрезанным веткам	
	в разрезанных ветках	в растертых ветках	в абсолютных величинах	в относительных величинах
№ 190	0,094	0,132	0,038	40,4
№ 44	0,143	0,197	0,054	37,7
№ 182	0,134	0,178	0,044	32,8

Таблица 12

Результаты определения синильной кислоты в сырых листьях с растиранием и без растирания в процентах на сухое вещество

(продолжительность опыта 18 часов при температуре 22—24°)

Условия опыта	Количество определений	Средний выход HCN	Относительная величина	Недоопределываемое количество HCN
Растертые листья в течение 10 мин. и настаиваемые с водой	6	0,071	82,5	17,5
Разрезанные листья, настаиваемые 6 ч. с 3 см ³ эфира и 12 ч. с водой	12	0,086	100,0	—

Из таблицы 12 мы видим, что определение синильной кислоты путем воздействия на листья эфиром и дополнительным настаиванием с водой дает несравненно лучшие результаты, чем при их растирании.

Так как при определении синильной кислоты в разрезанных молодых ветках установлены значительно меньшие количества HCN по сравнению с растертymi, то при их анализе все же следует применять растирание (табл. 13).

Из таблицы 13 мы видим, что определение HCN в ветках миндалей без растирания приводит к значительно заниженным показаниям, доходящим до 40%. Поэтому, несмотря на известные потери синильной кислоты при растирании, ее определение в грубых частях растения должно происходить в растертом их виде и настаиванием водой.

Меркуриметрическое улавливание HCN в перегоне. Как известно, количественное определение HCN в растительном веществе производится по наиболее известным методам Либиха* и Губера**. Эти методы основаны на аргентометрии — реакции осаждения иона синильной кислоты (CN^-) азотокислым серебром ($AgNO_3$).

Но при осаждении иона синильной кислоты азотокислым серебром образуется белый осадок, который скрадывает ясность фиксации конца реакции и этим затрудняет само титрование. Это тем более имеет место, когда титрование производится непосредственно в большом объеме перегона. С трудом улавливается конец реакции и при титровании в присутствии разбавленного раствора иодистого калия. Все же и в этом случае не имеется возможности получить достаточно точные результаты при определении небольших количеств синильной кислоты.

* Описанного у Кольтгофа (1932), Н. Н. Иванова (1935). и др.
** Описанного у Церевитинова (1933).

Поэтому для определения содержания HCN в горьких и сладких формах миндаля мы применили меркуриметрическое связывание синильной кислоты в перегоне. В этом случае осадка не получается и устраняются те неудобства при титровании, которые имеют место при аргентометрии.

Из аналитической химии (Тредвел, 1937) и других авторов известно, что цианистая ртуть $Hg(CN)_2$ является почти ионизированной и представляет собой единственное цианистое соединение тяжелых металлов, растворимое в воде.

С другой стороны, у Кольтгофа (1932: 266) находим следующее указание: «Когда приливают к раствору цианида избыток азотнокислой ртути и потом оттитровывают в азотнокислой среде роданом, то израсходованное количество ртути точно отвечает содержанию циана, как аргентометрическое определение циана по Фольгарду неудобовыполнимо, это меркуриметрическое определение здесь особенно можно рекомендовать, так как определения свободной синильной кислоты в воде горьких миндалей оно весьма подходит».

Эти положения и послужили для нас исходной предпосылкой для применения метода меркуриметрического определения синильной кислоты вместо аргентометрического. Для данного метода приводим реактивы с кратким описанием их приготовления, титрованием и вычислением результатов.

Необходимые реактивы. При количественном меркуриметрическом определении синильной кислоты с титрованием по принципу Фольгарда применяются следующие реактивы:

- 1) 0,01n раствор азотнокислой ртути — $Hg(NO_3)_2$;
- 2) 0,01n раствор роданистого аммония — NH_4CNS ;
- 3) насыщенный примерно 40% раствор железоаммонийных квасцов — $(NH_4)_2SO_4 \cdot Fe_2(SO_4)_3 \cdot 24H_2O$.

Приготовление реактивов. По Кольтгофу (1932), Тредвелу (1927), Крыму (1932) приготовление указанных реактивов производится следующим образом.

- 1) 0,01n раствор $Hg(NO_3)_2$. Металлическая ртуть

легко получается чистой и представляет собой превосходное основное вещество.

Для получения 0,1 n раствора $Hg(NO_3)_2$ берут чистой ртуть 10,030 г, нагревают в колбе Кельдяля с 50 см³ 50% азотной кислоты, удаляют окислы азота кипячением * и разбавляют по охлаждении водой в колбе до одного литра.

Из приготовленного децинермального раствора по мере потребления получают путем разбавления сантинормальный раствор;

2) 0,01 n раствор NH_4CNS . Берут 0,761 роданистого аммония и растворяют в литре воды, получают сантинормальный раствор.

Если требуется знать титр роданистого аммония, то он устанавливается по Фольгарду.

3) Индикатор — насыщенный раствор $(NH_4)_2SO_4 \cdot Fe_2(SO_4)_3 \cdot 24H_2O$.

Железоаммонийные квасцы растворяют при нагревании до насыщения (примерно 40%), дают охладиться, отстояться, затем фильтруют. Полученный раствор имеет желтовато-бурый цвет, обесцвечивают его прибавлением крепкой HNO_3 , присутствие которой не только не вредит титрованию, но даже обуславливает более точные результаты. Крепкая азотная кислота прибавляется осторожно до тех пор, пока цвет раствора не перестанет изменяться от дальнейшего прибавления.

Титрование. Титрование при меркуриметрическом определении синильной кислоты заключается в оттитровывании излишка азотнокислой ртути роданом в азотнокислой среде перегона при индикаторе железоаммонийных квасцов. Оттитровование азотнокислой ртути роданом проводится так же, как титрование серебра по Фольгарду: к титруемому раствору на 100 см³ прибавляется 10 см³ 4n HNO_3 и 1—2 см³ индикатора. Количество индикатора, азотной кислоты, а также объем титруемой жидкости по возможности во всех опытах должны быть одинаковыми.

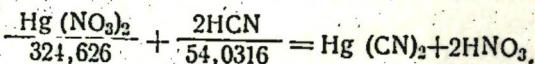
* Азотная кислота должна быть свободна от окислов азота, так как последние разлагают ион родана, хотя в небольших количествах они заметно не мешают.

Титрование перегона производится следующим образом. Берется колба приемника с 180—190 см³ титруемой жидкости, которая состоит из: 20 см³ 0,01н Hg (NO₃)₂, прилитой в приемник для соединения с HCN; 10 см³ 8н HNO₃, прилитых в приемник для создания кислой среды; 150 см³ перегона и около 5 см³ воды от смывания капилляра. К этому объему жидкости прибавляется 1—2 см³ индикатора — насыщенный раствор железоаммонийных квасцов, и титруют прямо к колбе перегона роданистым аммонием при постепенном помешивании палочкой до остающегося розоватого окрашивания.

При таком титровании, несмотря на имеющийся большой объем жидкости — почти в 200 см³, — фиксация конца реакции становится хорошо ясной и заметной. При внимательном титровании, с образчиком, можно допустить перетитрование максимум на 0,06—0,08 см³ 0,01н раствора родана, которое не может оказать сколько-нибудь заметного влияния на результат даже при определении тысячных долей процента синильной кислоты.

Перед опытным титрованием устанавливается соотношение между основным реагентом — азотнокислой ртутью — и роданом при тех же объемах жидкости, какие получают практически.

Вычисление результатов. Реакция азотнокислой ртути с синильной кислотой в азотнокислой среде происходит по следующему уравнению:



Из уравнения видно, что 324,626 г Hg (NO₃)₂ реагируют с 54,0316 г HCN;

или 1 см³ 0,01н раствора Hg(NO₃)₂ соответствует 0,0005403 г HCN.

Вычисление содержания HCN в процентах [при санти-нормальном растворе Hg(NO₃)₂] производится путем помножения 0,0005403 на 100 и на количество см³ азотнокислой ртути, связанных с отгонкой синильной кисло-

той в приемнике и с разделением всего этого на навеску в г, по следующей формуле:

$$\% \text{HCN} = \frac{0,0005403 \cdot [v \cdot \text{Hg}(\text{NO}_3)_2 - v \cdot \text{NH}_4\text{CNS} \cdot \Pi \cdot 100]}{\text{навеска вещества в г}} = \\ = \frac{0,0005403 \cdot 100 \cdot C}{A},$$

где: 0,0005403 — количество г HCN, соответствующее 1 см³ 0,01н раствора Hg(NO₃)₂;

v · Hg (NO₃)₂ — количество см³ 0,01н раствора Hg(NO₃)₂, взятых в приемник;

v · NH₄CNS — количество см³ 0,01н раствора NH₄CNS, пошедших на оттитрование азотнокислой ртути в приемнике;

Π — поправка раствора родана к основному раствору азотнокислой ртути;

C — количество связанных см³ 0,01н раствора Hg(NO₃)₂ с синильной кислотой в перегоне;

A — навеска исследуемого вещества в г.

Методика количественного меркуриметрического определения синильной кислоты с выделением ее из свежих листьев миндалей без растирания. Принесенные с утра свежие листья миндалей развешиваются на весах и в навески в 5—10 или 15 г, содержащих не более 25 мг HCN на сухое вещество. Затем навески режутся ножницами и помещаются в плоскодонные колбы на 500 см³. В колбы приливается по 3 см³ серного эфира, они закрываются каучуковыми пробками и оставляются стоять в течение 6 часов. Потом в эти колбы прибавляется по 100 см³ дистиллированной воды и их оставляют стоять (в ночь) на 12 часов *, взбалтывая перед уходом с работы и утром до отгонки.

Утром из этих же колб (без переноса содержимого) на собранной установке производится отгонка синильной

* При определении синильной кислоты в ядрах или других растертых частях растения навеска вещества настаивается в колбе со 100 см³ воды около 18 часов, из которой потом отгоняется HCN.

кислоты с водяным паром в приемник — эrlenmeyerовскую колбу объемом на 250—300 см³, куда прилито 20 см³ 0,01 н раствора $Hg(NO_3)_2$ и 10 см³ 8 н HNO_3 . В зависимости от содержания HCN в материале количество азотнокислой ртути может увеличиваться или уменьшаться. Когда будет перегнано 150 см³ жидкости в приемник, отгонку заканчивают, охлаждают дистиллят, если это требуется, и приступают к непосредственному титрованию перегонки.

Берут приемник с перегонкой, имеющим 180—190 см³ титруемой жидкости, прибавляют 1—2 см³ индикатора (насыщенный раствор железоаммонийных квасцов), подкисленного крепкой HNO_3 , и титруют перегон непосредственно 0,01 н раствором роданистого аммония при постоянном помешивании палочкой до остающегося розового окрашивания жидкости, этим самым оттитровывая в перегоне оставшееся несвязанное количество азотнокислой ртути с синильной кислотой.

Зная отношения между роданом и азотнокислой ртутью, находят связанное количество $Hg(NO_3)_2$ с синильной кислотой, и вычисляют последнюю в процентах по следующей формуле

$$\% HCN = \frac{0,0005403 \cdot 100 \cdot C}{A},$$

где: 0,0005403 — количество граммов HCN, соответствующее 1 см³ 0,01 н раствора $Hg(NO_3)_2$;

C — количество связанных см³ 0,01 н раствора $Hg(NO_3)_2$ с синильной кислотой в перегоне;

A — навеска исследуемого вещества в г.

Пример расчета

Было взято 10 г сырых листьев, имеющих 5,10 г су-
хого вещества.

В приемник было прилито 20 см³ 0,01 н раствора $Hg(NO_3)_2$.

На оттитрование ($Hg(NO_3)_2$) пошло 16,00 см³ 0,01 н раствора NH_4CNS .

Поправка раствора NH_4CNS к титру раствора $Hg(NO_3)_2$ равна 0,996.

Количество см³ NH_4CNS , пошедших на оттитровывание, выраженных в см³ $Hg(NO_3)_2$ = 16,00 · 0,996 = 15,94.

Количество см³ 0,01 н раствора $Hg(NO_3)_2$, связавшихся с HCN в перегоне = 20,00 — 15,94 = 4,06 см³. Процент содержания HCN в исследуемом веществе =

$$= \frac{0,0005403 \cdot 100 \cdot C}{A} = \frac{0,0005403 \cdot 100 \cdot 4,06}{5,10} = 0,043\%.$$

Количественный метод меркуриметрического определения синильной кислоты с выделением из разрезанных свежих листьев с помощью предварительного настаивания с эфиром и дополнительного настаивания с водой дает очень хорошие, сходящиеся между собой результаты параллельных определений.

Для иллюстрации этого приведем несколько данных — параллельных определений HCN, выраженных в процентах:

{ 0,0015	{ 0,074	{ 0,046	{ 0,278
{ 0,0015	{ 0,076	{ 0,044	{ 0,276
{ 0,0028	{ 0,072	{ 0,142	{ 0,298
{ 0,0018	{ 0,075	{ 0,145	{ 0,263
{ 0,0065	{ 0,082	{ 0,153	{ 0,364
{ 0,0077	{ 0,083	{ 0,153	{ 0,359
{ 0,0111	{ 0,084	{ 0,271	{ 0,368
{ 0,0098	{ 0,082	{ 0,275	{ 0,365
			{ 0,491
			{ 0,488

Этим методом без особо больших трудностей можно определять с большой точностью сотые и даже тысячные доли процента содержания HCN в изучаемом веществе.

К недостаткам этого способа следует отнести создающиеся в колбе давлениеарами эфира. Стояние колб при температуре 22—24° приводило к случаям разрыва их.

К качественному определению синильной кислоты в миндалях

Метод браковки горьких миндалей имеет тем больший смысл, чем в наиболее ранний период развития сеянцев он будет проводиться. В первый год жизни сеянцы не

Условия, при которых должна протекать качественная реакция, можно свести к следующим основным четырем моментам: 1) однообразное приготовление и применение никриновосодовой бумагки (описанное ниже в методике проведения качественной реакции); 2) употребление однообразной формы сосуда; 3) одинаковое измельчение материала и 4) проведение реакции при одинаковой определенной температуре и времени.

Наиболее подходящим сосудом для качественной реакции на синильную кислоту, как удалось нам установить, является эрленмейеровская колба объемом на 110 см^3 , как обладающая наибольшей площадью испарения со дна.

Лучший результат чувствительности реакции достигается еще и тогда, когда к 1—3 г сырых листьев, быстро и однообразно растертых, будет прибавлено около 10 см^3 воды, т. е. в отношении примерно 1 : 10.

Проведение качественной реакции на HCN в миндалях должно происходить при строго определенной температуре, потому что распад амигдалина происходит под действием фермента эмульсина при наиболее благоприятных для него температурных условиях, а именно: пробы на HCN должна находиться обязательно при температуре 30° не менее 24 часов.

Гийяр (Guignard, 1907) отмечает, что в растворах при $1-2\text{ см}^3$ жидкости в течение 12 часов бумагка с ясностью улавливает 0,00005% HCN, а в течение 24 часов она улавливает 0,00002% ее содержания в веществе.

В отношении чувствительности качественной реакции на HCN нами установлено, что (при 3 г сырых листьев) баллы $\frac{1}{10}$, $\frac{1}{5}$, $\frac{1}{3}$, 1, 2 и 3 указывают содержание синильной кислоты в веществе до 0,02—0,03%, а баллы 4, 5 и 6—от 0,031 до 0,425% и выше.

Применяя связывание синильной кислоты в пробе (1 г сырых листьев) азотнокислой ртутью, без особого труда можно испытуемый материал и путем качественной реакции разделять на более мелкие группы с определенными количественными выражениями HCN, а именно содержащие ее меньше 0,023% (нет окраски бумагки без связывания), 0,235% (нет окраски при связывании