

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Т Р У Д Ы
ГЛАВНОГО
БОТАНИЧЕСКОГО
САДА

II

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР

11-1212
30107
A-382.7

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Т Р У Д Ы
Г Л А В Н О Г О
Б О Т А Н И Ч Е С К О Г О
С А Д А

Т о м И



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА • 1951

ЛД

Редакционная коллегия:

Ответственный редактор академик *Н. В. Цицин*, зам. отв. редактора член-корреспондент АН СССР *П. А. Баранов*, заслуженный деятель науки проф. *А. В. Благоевский*, *А. И. Векслер* (ответственный секретарь), кандидат биологических наук *М. И. Ильинская*, доктор биологических наук проф. *М. В. Культиасов*, кандидат биологических наук *П. И. Лапин*, кандидат биологических наук *Л. О. Машинский*, кандидат сельскохозяйственных наук *С. И. Назаревский*

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ЭВКАЛИПТОВ

Ф. С. ПИЛИПЕНКО

Эвкалипты являются важной древесной декоративной и технической культурой зоны влажных субтропиков Советского Союза и прежде всего Западной Грузии. Благодаря поразительной скорости роста, скорости возобновления вырубленных плантаций, а главным образом — высокому качеству сырья, доставляемого ими для разных отраслей промышленности (древесина, эфирные масла, дубильные вещества и пр.), эвкалипты имеют большое хозяйственное значение как на своей родине, так и в других странах, где они культивируются.

Ареалом естественного распространения эвкалиптов является Австралия с прилегающими островами, Тасмания и некоторые острова Малазии (Новая Гвинея, Тимор). Род *Eucalyptus* представлен более чем 525 видами и приблизительно 150 разновидностями.

В пределах ареала рода виды эвкалиптов распределены неравномерно. Наибольшее видовое разнообразие эвкалиптов отмечается вне тропических областей Австралии, особенно в ее юго-восточных и юго-западных частях.

Разнообразие условий произрастания эвкалиптов на родине вызывает и различие в их биологических и экологических особенностях. При перенесении из одной страны в другую, с иными условиями произрастания, часто изменяется характер роста и развития растений: изменяется ритм развития, например, сдвигается сезон бутонизации и цветения, становятся иным морфологическое и анатомическое строение отдельных органов, а также изменяется устойчивость к неблагоприятным внешним воздействиям (например, температурным) и т. п. Описанию некоторых особенностей биологии цветения эвкалиптов в условиях, отличных от условий на их родине, мы посвящаем настоящую работу. Насколько нам известно, этот вопрос никем не разрабатывался и в литературе почти не освещен, если не считать отрывочных наблюдений Бейне (Beuhne, 1935) над цветением некоторых видов эвкалиптов штата Виктории и общего списка периодов цветения эвкалиптов, который привел Блекли в приложении к монографии по эвкалиптам (Blakely, 1934).

РАЗВИТИЕ ЦВЕТОЧНЫХ ПОЧЕК (БУТЕНИЗАЦИЯ)

У одних видов эвкалиптов цветочные почки закладываются в пазухах листьев, у других — на концах побегов (рис. 1, 2, 3, 4).

В первом случае цветочные почки развиваются в простые соцветия типа зонтиков, которые представляют собой видоизмененные пазушные побеги; во втором случае возникают сложные метельчатые или щитковидные соцветия, являющиеся видоизмененными вершинами побегов. Некоторые виды эвкалиптов могут обладать и тем и другим типом соцветий.

п 5651

п 5175

Библиотека Книгизского
Филиала А.Н. СССР

Читальный зал

Цветочные почки у различных видов эвкалиптов возникают на побегах разного возраста. У одних видов они появляются на концах побегов предшествующего года или на предшествующем приросте текущего года, у других — в нижней части побегов текущего года в период их роста. Но возможны случаи возникновения у некоторых видов бутонов и на тех и на других побегах (например, *Eucalyptus regnans* F. Muell., *E. cinerea viridis*) и даже на побегах позапрошлого года (*E. pilligaënsis* Maid.). В последнем случае они могут возникать в пазухах тех листьев, где в силу каких-то причин не произошло развитие цветочных почек в предшествующем году. Это явление нам приходилось наблюдать в 1947 г. на одном

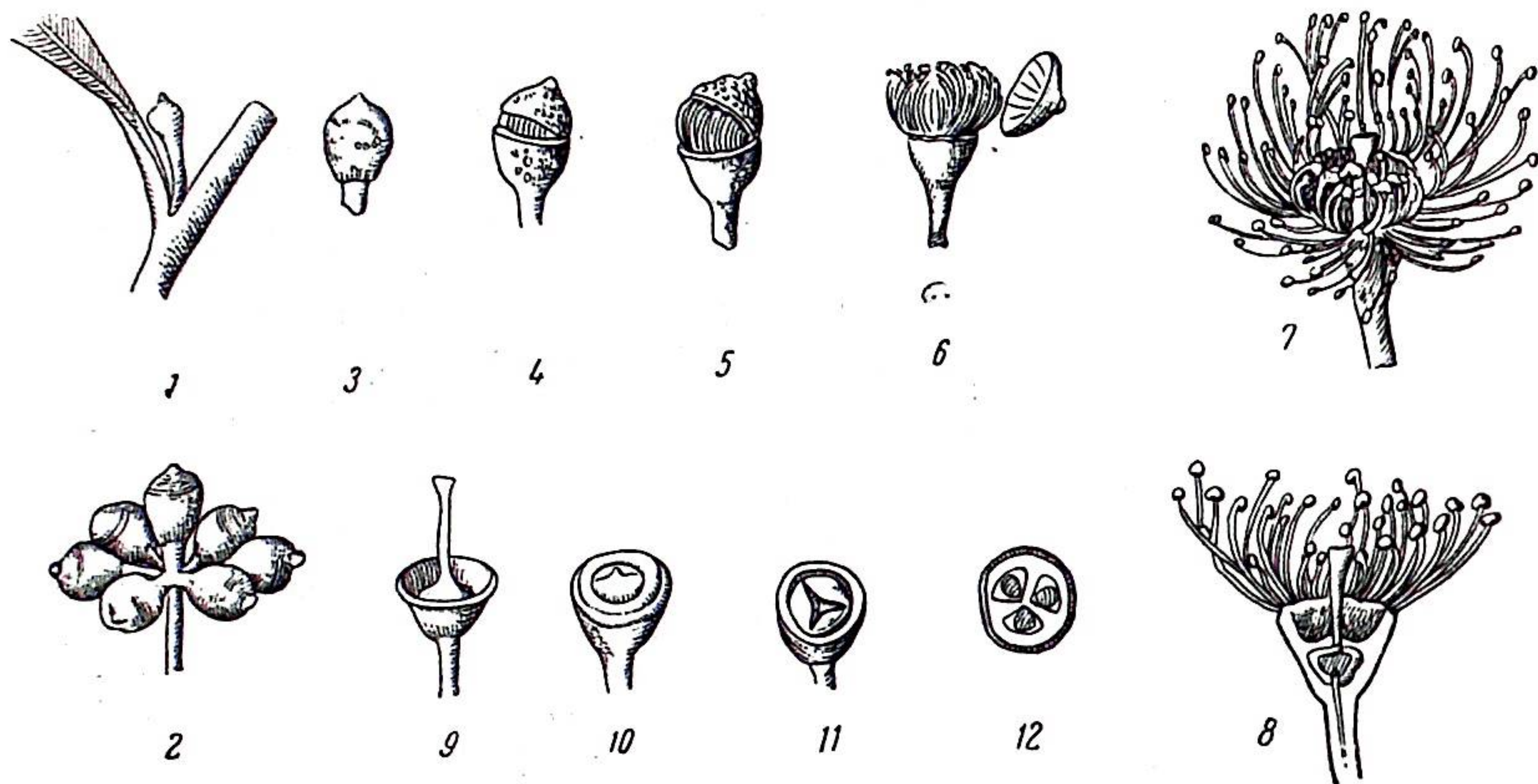


Рис. 1. Бутоны, цветки и плоды *Eucalyptus Macarthurii*:

1 — цветочная почка; 2 — соцветие; 3 — бутон; 4 — начало появления трещины; 5 — сбрасывание крышечки; 6 — цветок в первый момент после опадения крышечки; 7 — раскрывшийся цветок; 8 — продольный разрез цветка; 9 — цветок после опадения тычинок; 10 — развитие завязи; 11 — формирование плода (коробочки); 12 — поперечный разрез плода

дереве *E. pauciflora* Sieb. в парке б. Сухумского отделения Всесоюзного института растениеводства (Сухуми). Интересно отметить, что время появления новых бутонов совпало с моментом распускания уже имевшихся на этом дереве бутонов. Вновь возникшие цветочные почки быстро прошли все фазы развития и вскоре после окончания цветения прошлогодних бутонов сами превратились в зрелые раскрывшиеся цветки.

Время заложения цветочных почек также различно. У подавляющего большинства видов эвкалиптов, интродуцированных на Черноморское побережье, бутонизация протекает в весенне-летний период, т. е. в период интенсивного роста побегов. Но известны случаи появления бутонов в осенне-зимний период, независимо от прохождения этой фазы весной. Эти случаи, вызванные ненормальными условиями погоды, можно рассматривать как нарушение правильного вегетационного ритма развития растений. Они наблюдались нами в 1946/47 г. после продолжительной летней засухи на деревьях *E. laevopinea* R. T. Baker, *E. aggregata* Deane et Maid., *E. rubida* Deane et Maid., *E. regnans* F. Muell., *E. Robertsonii* Blakely, *E. Lindleyana* DC., *E. stellulata* Sieb. и др. Все растения в этом году нормально бутонизировали в мае и июне, после чего наступила засуха, продолжавшаяся несколько месяцев. Растения приостановили рост, но осенью, после того как выпали дожди, возобновили его и вторично образовали

цветочные почки — у одних видов на побегах осеннего прироста, у других — на побегах предшествующего сезона роста. Следовательно, осенняя бутонизация протекала аналогично весенней.

Появление цветочных почек на одном и том же дереве два раза в году отмечает также Бейне (1935) в обзоре эвкалиптов штата Виктории как медоносных растений. Это явление зарегистрировано им на растениях двух видов эвкалиптов: *E. ovata* Labill. и *E. obliqua* L'Her. У растений этих видов образование цветочных почек может происходить весной и осенью. У первого вида бутоны, возникшие весной, могут распускаться в середине зимы, а осенние бутоны — через 12 месяцев, т. е. в следующую осень. Для второго вида две бутонизации в году отмечены на растениях, произраставших в районе Грампыанс. При этом осенние бутоны распускаются летом следующего года, а весенние через 15 месяцев и больше и также летом следующего года.

Эти факты интересны в том отношении, что наглядно показывают тесную связь между процессами роста и бутонизацией.

По характеру бутонизации все виды эвкалиптов можно разбить на несколько групп.

I. Цветочные почки появляются весной, при возобновлении роста, в пазухах листьев в верхней части побегов предшествующего года.

К этой группе относятся следующие виды: *E. albens* Miq., *E. Behriana* F. Muell., *E. fastigata* Deane et Maid., *E. gigantea* Hook. f., *E. Lindleyana* DC., *E. obliqua* L'Her., *E. pauciflora* Sieb., *E. pillegaënsis* Maid., *E. regnans* F. Muell., *E. Robertsonii* Blakely, *E. salicifolia* Cav., *E. stellulata* Sieb., *E. tasmanica* Blakely.

II. Цветочные почки появляются весной, в период возобновления интенсивного роста растений, в пазухах листьев нижней части побегов этого года.

К этой группе относится подавляющее большинство интродуцированных видов и гибридных форм, принадлежащих к различным секциям рода: *E. aggregata* Deane et Maid., *E. angophoroides* R. T. Baker, *E. antipolitanensis* Trabut, *E. Blakelyi* Maid., *E. Bosistoana* F. Muell., *E. botryoides* Sm.,



Рис. 2. Ветки с бутонами и цветками *Eucalyptus salicifolia* Cav. (соцветия-зонтики в пазухах листьев).

1 — молодые бутоны; 2 — зрелые бутоны

Цветочные почки у различных видов эвкалиптов возникают на побегах разного возраста. У одних видов они появляются на концах побегов предшествующего года или на предшествующем приросте текущего года, у других — в нижней части побегов текущего года в период их роста. Но возможны случаи возникновения у некоторых видов бутонов и на тех и на других побегах (например, *Eucalyptus regnans* F. Muell., *E. cinerea viridis*) и даже на побегах позапрошлого года (*E. pilligaënsis* Maid.). В последнем случае они могут возникать в пазухах тех листьев, где в силу каких-то причин не произошло развитие цветочных почек в предшествующем году. Это явление нам приходилось наблюдать в 1947 г. на одном

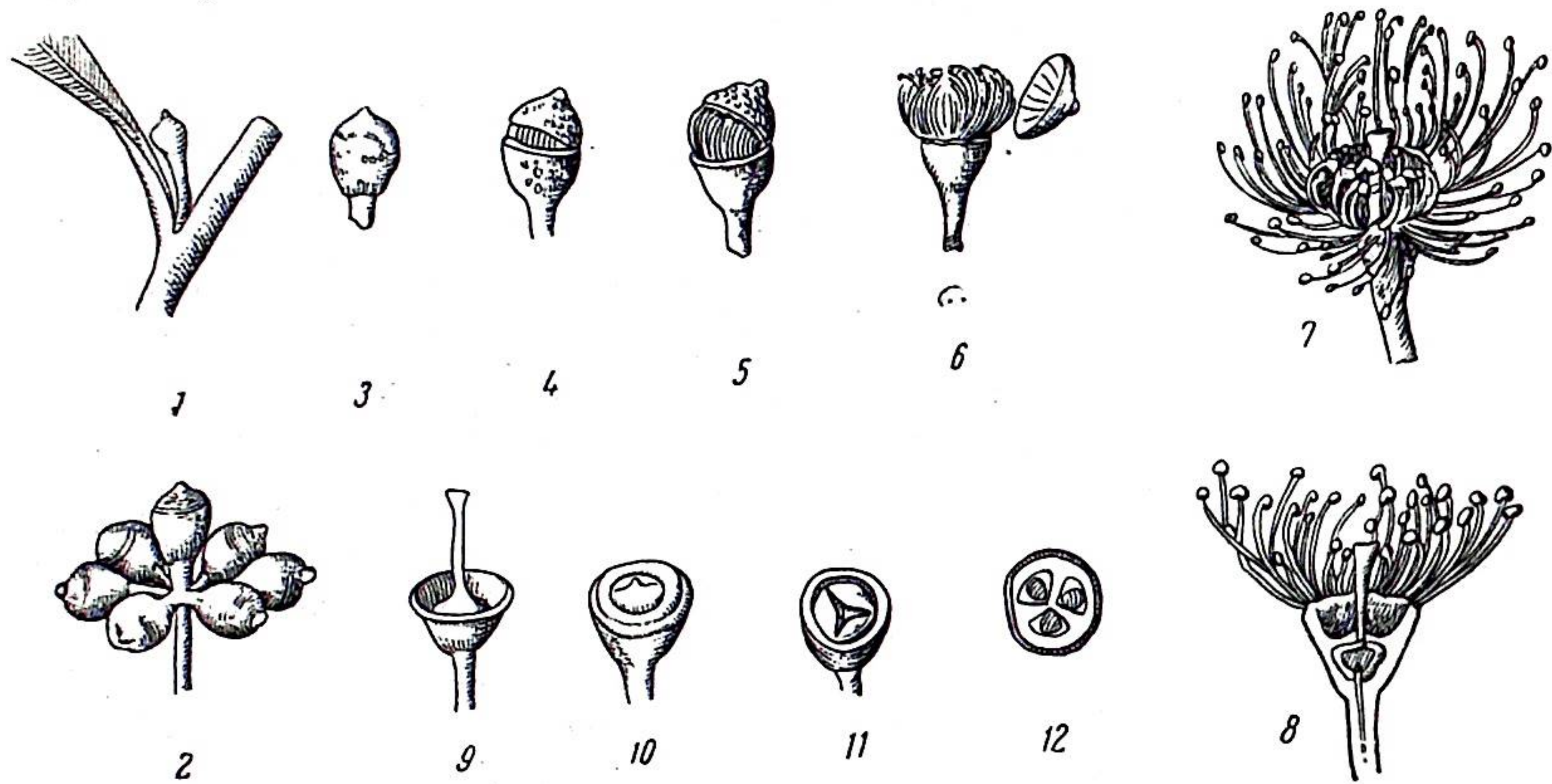


Рис. 1. Бутоны, цветки и плоды *Eucalyptus Macarthurii*:

1 — цветочная почка; 2 — соцветие; 3 — бутон; 4 — начало появления трещины; 5 — сбрасывание крышечки; 6 — цветок в первый момент после опадения крышечки; 7 — раскрывшийся цветок; 8 — продольный разрез цветка; 9 — цветок после опадения тычинок; 10 — развитие завязи; 11 — формирование плода (коробочки); 12 — поперечный разрез плода.

дереве *E. pauciflora* Sieb. в парке б. Сухумского отделения Всесоюзного института растениеводства (Сухуми). Интересно отметить, что время появления новых бутонов совпало с моментом распускания уже имевшихся на этом дереве бутонов. Вновь возникшие цветочные почки быстро прошли все фазы развития и вскоре после окончания цветения прошлогодних бутонов сами превратились в зрелые раскрывшиеся цветки.

Время заложения цветочных почек также различно. У подавляющего большинства видов эвкалиптов, интродуцированных на Черноморское побережье, бутонизация протекает в весенне-летний период, т. е. в период интенсивного роста побегов. Но известны случаи появления бутонов в осенне-зимний период, независимо от прохождения этой фазы весной. Эти случаи, вызванные ненормальными условиями погоды, можно рассматривать как нарушение правильного вегетационного ритма развития растений. Они наблюдались нами в 1946/47 г. после продолжительной летней засухи на деревьях *E. laevopinea* R. T. Baker, *E. aggregata* Deane et Maid., *E. rubida* Deane et Maid., *E. regnans* F. Muell., *E. Robertsonii* Blakely, *E. Lindleyana* DC., *E. stellulata* Sieb. и др. Все растения в этом году нормально бутонизировали в мае и июне, после чего наступила засуха, продолжавшаяся несколько месяцев. Растения приостановили рост, но осенью, после того как выпали дожди, возобновили его и вторично образовали

цветочные почки — у одних видов на побегах осеннего прироста, у других — на побегах предшествующего сезона роста. Следовательно, осенняя бутонизация протекала аналогично весенней.

Появление цветочных почек на одном и том же дереве два раза в году отмечает также Бейне (1935) в обзоре эвкалиптов штата Виктории как медоносных растений. Это явление зарегистрировано им на растениях двух видов эвкалиптов: *E. ovata* Labill. и *E. obliqua* L'Her. У растений этих видов образование цветочных почек может происходить весной и осенью. У первого вида бутоны, возникшие весной, могут распускаться в середине зимы, а осенние бутоны — через 12 месяцев, т. е. в следующую осень. Для второго вида две бутонизации в году отмечены на растениях, произраставших в районе Грампьянс. При этом осенние бутоны распускаются летом следующего года, а весенние через 15 месяцев и больше и также летом следующего года.

Эти факты интересны в том отношении, что наглядно показывают тесную связь между процессами роста и бутонизацией.

По характеру бутонизации все виды эвкалиптов можно разбить на несколько групп.

I. Цветочные почки появляются весной, при возобновлении роста, в пазухах листьев в верхней части побегов предшествующего года.

К этой группе относятся следующие виды: *E. albens* Miq., *E. Behriana* F. Muell., *E. fastigata* Deane et Maid., *E. gigantea* Hook. f., *E. Lindleyana* DC., *E. obliqua* L'Her., *E. pauciflora* Sieb., *E. pilligaënsis* Maid., *E. regnans* F. Muell., *E. Robertsonii* Blakely, *E. salicifolia* Cav., *E. stellulata* Sieb., *E. tasmanica* Blakely.

II. Цветочные почки появляются весной, в период возобновления интенсивного роста растений, в пазухах листьев нижней части побегов этого года.

К этой группе относится подавляющее большинство интродуцированных видов и гибридных форм, принадлежащих к различным секциям рода: *E. aggregata* Deane et Maid., *E. angophoroides* R. T. Baker, *E. antipolitenensis* Trabut, *E. Blakelyi* Maid., *E. Bosistoana* F. Muell., *E. botryoides* Sm.,



Рис. 2. Ветки с бутонами и цветками *Eucalyptus salicifolia* Cav. (соцветия-зонтики в пазухах листьев).

1 — молодые бутоны; 2 — зрелые бутоны

E. Bridgesiana R. T. Baker, *E. camaldulensis* Dehn, *E. cephalocarpa* Blakely, *E. cinerea* F. Muell., *E. cordata* Labill., *E. Dalrympleana* Maid., *E. dealbata* A. Cunn., *E. Deanei* Maid., *E. elaeophora* F. Muell., *E. globulus* Labill., *E. globulus* var. *bicostata*, *E. goniocalyx* F. Muell., *E. Huberiana* Naudin, *E. laevopinea* R. T. Baker, *E. longifolia* Link, *E. Macarthurii* Deane et Maid., *E. macrorrhyncha* F. Muell., *E. Maidenii* F. Muell., *E. mannifera* Mudie., *E. melliadora* A. Cunn., *E. micrantha* DC., *E. multiflora* Poir., *E. nitens* Maid., *E. nova-anglica* Deane et Maid., *E. ovata* Labill.,



Рис. 3. Ветка с цветками и бутонами *Eucalyptus Macarthurii* Deane et Maiden

E. polyanthemos Schauer, *E. populifolia* Hook., *E. quadrangulata* Deane et Maid., *E. resinifera* Sm., *E. rubida* Deane et Maid., *E. rudis* Endl., *E. Smithii* R. T. Baker, *E. St. Johnii* R. T. Baker, *E. Stuartiana* F. Muell., *E. subviridis* Maid. et Blakely, *E. umbellata* Domin, *E. unialata* R. T. Baker et H. G. Smith, *E. urnigera* Hook. f., *E. viminalis* Labill. К этой же группе относятся и выделенные нами новые виды и формы эвкалипта: *E. abchasica*, *E. batumiensis*, *E. cinerea transformis*, *E. rubida suchumiensis*, *E. georgica*, *E. sochiensis*.

Вполне возможно, что в Австралии и Тасмании — основном естественном ареале видового и формового разнообразия эвкалиптов, где в отдельных областях существуют большие различия в климатических условиях, почвах, рельефе, должны существовать и другие группы эвкалиптов, с иным характером бутонизации. В пользу этого говорит наличие у растений тесной зависимости между сроками бутонизации и ростовыми процессами и внешними условиями. Изменяя окружающие условия, например, режим годовых осадков и температуры, можно управлять ритмом роста, приостанавливая его в одни периоды года и возобновляя в другие (Лысенко, 1948; Мичурин, 1948).

Характер бутонизации, несомненно, формировался в прямой зависимости от окружающих условий существования, так же как и сроки наступления ее.

Северные области Австралии являются районами зимних дождей, а южные — летних. Кроме того, в течение наиболее жарких месяцев, от ноября до апреля включительно, для северных областей характерна сравнительно высокая влажность воздуха, а для южных — сухость воздуха. Наоборот, в течение более холодных месяцев, от мая до октября включительно, северные области Австралии отличаются сухостью, а южные — влажностью. В восточной Австралии осадки распределяются довольно равномерно в течение всего года.

Такие черты в климате родины эвкалиптов, несомненно, должны были сказаться на сроках бутонизации в группах эвкалиптов. В этом нас убеждают отмеченные выше нарушения нормального хода бутонизации у эвкалиптов Черноморского побережья Кавказа в связи с различными условиями погоды, приводящими к изменению времени и характера бутонизации.

Период покоя у эвкалиптов вызывается неблагоприятными, задерживающими рост условиями (например, летние засухи, зимние похолодания и пр.). В период приостановки или сильного замедления роста, видимо, происходит подготовка к закладыванию цветочных почек, что подтверждается появлением бутонов у видов группы I весной или в начале лета, после зимних похолоданий, или в осенне-зимний период, после летних засух. Характерно, что в последнем случае цветочные почки возникают в верхней части побегов текущего года на предшествующем приросте.

На основе изучения особенностей бутонизации, с учетом всех отклонений от нормального хода этого процесса, вызываемых различной погодой в отдельные годы на Черноморском побережье, а также учитывая климатические условия отдельных областей Австралии, можно предположить существование на родине эвкалиптов еще двух типов бутонизации.

У одного из них, по всей вероятности, можно ожидать появления цветочных почек на концах побегов весеннего прироста в осенне-зимний период, т. е. после некоторого периода приостановки роста, а у другого — одновременного возникновения цветочных почек на побегах прироста предшествующего и текущего года весной, в начале роста. Первый из этих двух типов должен, видимо, быть характерным для эвкалиптов северных тропических областей Австралии, а другой — переходным между группами бутонизации I и II, установленными для эвкалиптов Черноморского побережья. В дальнейшем изложении эти два типа бутонизации будем соответственно обозначать как III и IV.

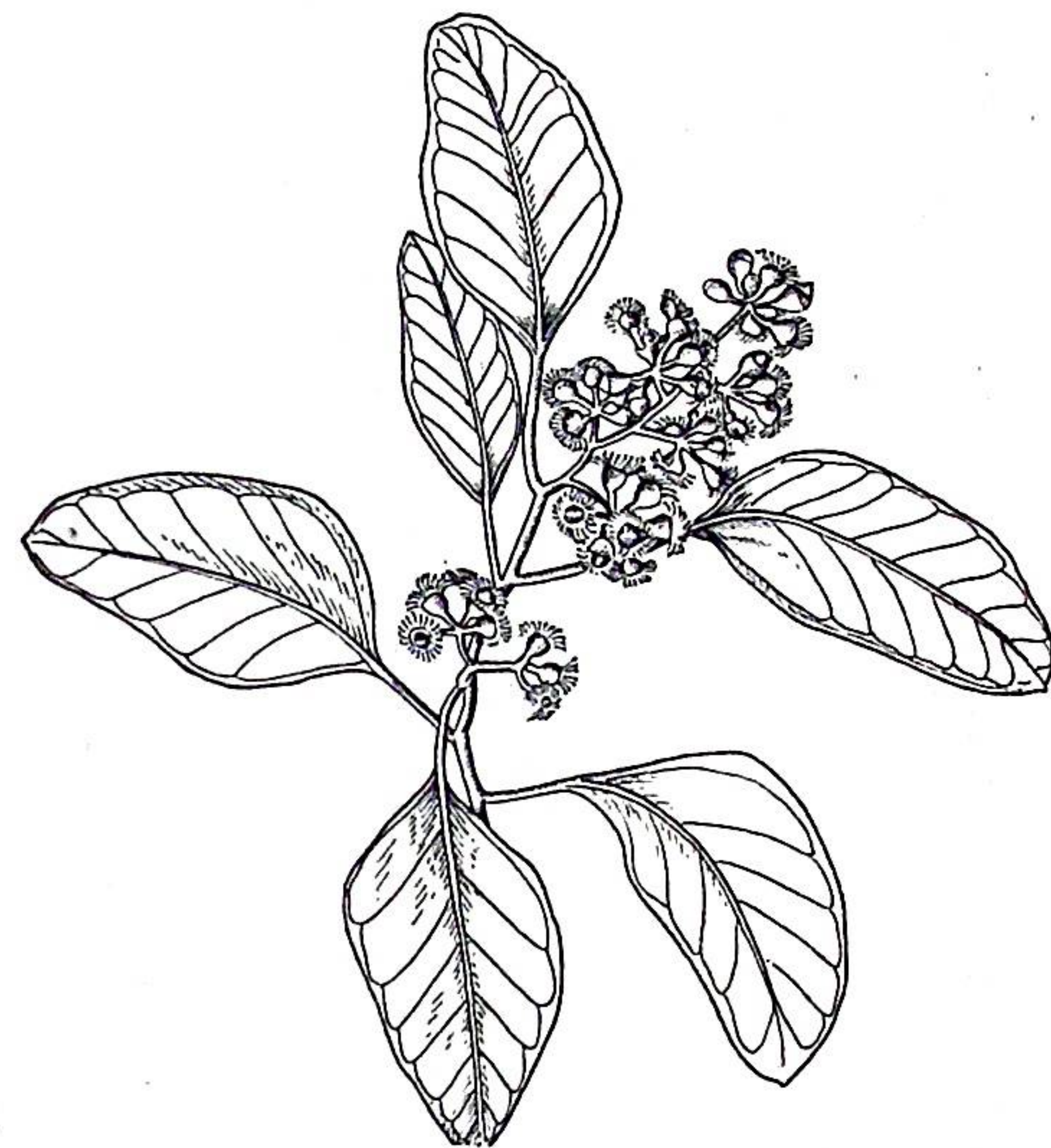


Рис. 4. Ветка с бутонами *Eucalyptus polyanthemos* Schauer] (метельчатый тип соцветия)

Первые две группы эвкалиптов, повидимому, являются основными. В настоящее время они локализованы в субтропических областях Австралии (южная часть континента).

Группа I близка к группе III. Разница между ними только во времени бутонизации: у эвкалиптов группы I бутонизация протекает весной и летом (начало вегетации), у эвкалиптов группы III — осенью и зимой (окончание вегетации).

Генетически эвкалипты группы I могли возникнуть из эвкалиптов группы III в период трансформации тропических видов в субтропические в связи с изменением климата Австралии в прошлые геологические эпохи.

Определенный тип бутонизации эвкалиптов не является особенностью тех или иных систематических групп этого рода. Эта биолого-экологическая особенность непосредственно связана с ростовыми процессами в условиях внешней среды. Изменяются условия — изменяется характер роста, и за ним — характер бутонизации.

Так, эвкалипты группы I по характеру бутонизации принадлежат в основном по системе Блекли (1934) к секции *Renantherae* и в небольшом числе к секции *Porantheroidea* (например, *E. albens*, *E. Behriana*, *E. pillegaënsis* и др.). Однако в пределах каждой секции и даже более мелких делений одни виды могут иметь один тип бутонизации, другие — другой. Например, у *E. gigantea*, *E. salicifolia*, *E. pauciflora*, *E. fastigiata*, *E. obliqua* и других из секции *Renantherae* бутоны появляются весной на концах побегов прироста предшествующего года, а у *E. laevopinea*, *E. micrantha*, *E. macrorrhyncha* и других из той же секции — в нижней части побегов весеннего прироста.

Эвкалипты группы II по характеру бутонизации являются представителями всех секций и серий системы Блекли.

ЦВЕТЕНИЕ

У эвкалиптов период от появления бутонов до цветения обычно очень длительный. Этим они отличаются от других представителей миртовых. Так, *Angophora intermedia* DC. является представителем рода, довольно близкого эвкалиптам, который некоторые авторы ставят у истоков эволюции рода эвкалиптов. Заложение у нее цветочных почек и развитие из них бутонов происходит так же, как и у эвкалиптов группы I, — в июне и в начале июля, но в отличие от последних цветение начинается очень скоро после бутонизации (середина июля). Так же и у *Feijoa Sellowiana* Berg., *Myrtus communis* L., *Eugenia*, *Psidium* и др. цветочные почки закладываются на приросте текущего года, быстро развиваются в бутоны и зацветают в конце весны или летом того же года. Закладка цветочных почек у представителей рода *Callistemon* происходит в конце весеннего роста, и в течение лета идет их развитие. Нормально цветение этих бутонов происходит весной или летом следующего года в период интенсивного роста растений, но такие бутоны могут зацвести и осенью в случае возобновления роста. Однако интервал времени от момента возникновения бутонов до цветения неодинаков для различных видов эвкалиптов; он также подвержен довольно сильным колебаниям у различных растений в пределах одного вида. У одних видов этот интервал исчисляется несколькими месяцами, у других равен одному году, а у третьих — больше года. Нередко цветение начинается через 16—18 месяцев после появления бутонов (например, *Eucalyptus elaeophora*).

Наши многолетние наблюдения показывают, что период созревания бутонов является довольно постоянной величиной, выработавшейся в про-

цессе эволюции видов во взаимодействии с определенными условиями внешней среды. Поэтому, чтобы произошло полное созревание бутонов, растение должно испытать необходимую напряженность и длительность воздействия внешних условий. При недостаточных температурах произойдет задержка в развитии и бутоны созреют позже, и наоборот, при повышенных температурах и сухости (сравнительно с нормой) бутоны могут созреть раньше нормального срока.

Внешним показателем готовности бутонов является начало их раскрытия. Появление бутонов у *E. cinerea*, например, наблюдается в мае — июне, период созревания нормально длится 6 месяцев, но в зависимости от условий погоды он может удлиниться до 8—9 месяцев и даже до года. Так, 1945 год в Сухуми отличался довольно влажным и относительно прохладным летом и осенью, а 1946—1947 годы — продолжительной летней засухой (1946 г.) и довольно обильными осадками в осенне-зимний период (1946/47 г.). Закладка цветочных почек у *E. cinerea* в коллекционных насаждениях эвкалиптов Всесоюзной селекционной станции влажных субтропических культур в эти годы наблюдалась в один и тот же период (май — июнь), но периоды созревания бутонов были резко различными. Бутоны, появившиеся в 1945 г., начали распускаться в марте 1946 г., а бутоны 1946 и 1947 гг. — в конце октября — начале ноября. Следовательно, сухость и высокие температуры летних сезонов 1946—1947 гг. ускорили почти на полгода созревание бутонов в сравнении с 1945 г.

Аналогичное изменение периода созревания бутонов наблюдалось в эти годы и у многих других видов эвкалиптов (например, *E. globulus*, *E. cordata*, *E. ovata*, *E. Stuartiana*, *E. viminalis* и др.).

Ниже, в табл. 3, мы приводим продолжительность созревания бутонов и период цветения для большинства видов эвкалиптов Черноморского побережья. Как видно из табл. 3, в течение почти всего года можно встретить цветущие эвкалипты. Это обусловлено довольно резкими отличиями климата в различных областях ареала естественного распространения рода, наложившими в этом отношении свой отпечаток на биологию эвкалипта.

В пределах вида цветение отдельных растений может быть нерегулярным или более или менее правильным. Однако цветение основной массы растений каждого вида проходит всегда в определенный период года.

В условиях Черноморского побережья Кавказа сухость летнего сезона значительно ускоряет наступление цветения многих видов эвкалипта, а влажность, наоборот, сильно отодвигает его. Это особенно характерно для *E. globulus*, *E. cordata*, *E. cinerea*, *E. viminalis*, *E. cinerea viridis* и др. Так, в годы с сухим жарким летом многие деревья *E. globulus* начинают цвести в ноябре — декабре, *E. cinerea*, *E. cinerea viridis* в сентябре — октябре, *E. cordata* в августе — сентябре, *E. viminalis* в декабре — январе и т. д. В годы с влажным и прохладным летом цветение тех же деревьев начинается на несколько месяцев позже; *E. globulus* в марте — апреле, *E. cinerea* в декабре — феврале, *E. cordata* в ноябре — декабре, *E. viminalis* в марте — апреле и т. д.

В различных районах Черноморского побережья Кавказа период цветения различных видов эвкалиптов также неодинаков. В слишком влажных условиях Батуми цветение их начинается на один, два и даже больше месяцев позже и длится дольше, чем в Сухуми. Наоборот, в сухих условиях Цхалтубо цветение эвкалиптов по сравнению с Сухуми начинается намного раньше и период цветения их значительно сокращен.

Наблюдаемая неодновременность цветения деревьев эвкалиптов в пределах вида и при одинаковых условиях объясняется, видимо, их различным

географическим происхождением. Локализуясь в пределах своего естественного ареала распространения в разных местностях, различающихся в той или иной степени природными условиями, отдельные виды, в силу изменчивости и процесса отбора, могли образовать экологические расы с соответствующим вегетационным ритмом, отвечающим условиям каждой местности.

Так, например, цветение разных деревьев *E. viminalis* в условиях Черноморского побережья протекает почти в течение всего года, но основная масса растений цветет в летний период (июнь — август). По свидетельству Бейне (1935), аналогичным образом цветут деревья этого вида в штате Виктория.

На родине *E. viminalis* довольно обычен во многих частях всех трех плоскогорий Нов. Южн. Уэльса, где он распространен вдоль рек западных склонов, а также довольно широко и на южном побережье. В штате Виктория он обычен в восточных горах и в восточном и западном разделах побережья. В этих областях он встречается или в виде маленьких, грубокорых деревьев на бедных песках недалеко от берега, или в виде больших деревьев во влажных горных лесах, на небольших возвышенностях. В этом штате *E. viminalis* распространен также по северо-восточным склонам, западной горной области и изредка встречается по северо-западным склонам. В Южной Австралии он произрастает на юго-востоке и в районе горы Лофти. Широко распространен также в большей части районов Тасмании (Robertson, 1926). В горных лесах *E. viminalis* растет вдоль рек, на плоскогорьях, на склонах холмов, главным образом на базальтовых почвах (Робертсон). В Тасмании этот вид хорошо растет на песчаных или глинистых почвах, но предпочитает хорошо дренированные влажные почвы в защищенных долинах (Brett, 1938). Оптимального развития достигает в горных долинах на высоте до 900 м над ур. м. (Blakely, 1934).

Вполне естественно, что в таком разнообразном комплексе условий естественного ареала произрастания *E. viminalis* должны были выработаться различные экологические и физиологические расы этого вида, отличающиеся друг от друга рядом биологических особенностей, в том числе и ритмом развития.

Это подтверждается и различным поведением деревьев *E. viminalis* в условиях Черноморского побережья Кавказа при воздействии на растения низких зимних температур, различных типов почв, разнообразных условий рельефа и т. д.

В подтверждение вышеизложенного приведем еще некоторые данные наблюдений Бейне (1935) над цветением эвкалиптов в Виктории. Так, *E. leucoxyloides* F. Muell в этом штате обычно цветет зимой, однако в районе Грампьянс его цветение происходит в осенне-зимний период (май — июнь) и летом (декабрь), в сухих местностях штата и в районе Голдберинг — осенью, зимой и весной (март — ноябрь), а в районе зарослей «мэлли» только весной (сентябрь — ноябрь). *E. sideroxyloides* в большинстве местностей штата Виктории цветет зимой и ранней весной (июль — сентябрь), но в районе Ингвуд и Тарнадалло — летом (февраль). Для *E. ovata* основным периодом цветения является осень — зима (март — август), горная же форма его цветет обычно летом (январь — февраль) и т. п.

Нерегулярность периода цветения эвкалиптов может быть следствием вторичной бутонизации, вызываемой отклонением в отдельные годы метеорологических явлений от обычного хода их в данной местности. Для созревания бутонов, как мы выяснили выше, требуется воздействие на растения эвкалиптов определенных внешних условий среды, которое они испытывают в определенные сезоны года. Поэтому в случае появления

бутонов в необычный для этого период года, естественно, произойдет изменение и срока их полного созревания. Выше мы отмечали такие изменения для *E. laevopinea*.

Аналогичным образом ведут себя *E. rubida*, *E. aggregata* и другие виды, у которых на побережье наблюдалась вторичная бутонизация.

Естественная гибридизация также нарушает период цветения эвкалиптов. В гибридном потомстве возникают в большей или меньшей степени сходные с родительскими видами формы. Многие из них ботаники часто зачисляют в разряд уклоненных форм и разновидностей, которые, кроме морфологических отличий, часто имеют иной период цветения.

Еще более сильное нарушение периода цветения эвкалиптов происходит в результате изменчивости их наследственности в странах культуры, когда одни виды в условиях среды, сильно отличной от их родины, порождают другие виды и многочисленные формы. Так, в условиях Черноморского побережья в результате изменчивости пепельного эвкалипта (*E. cinerea* F. Muell.) наряду с другими его формами возникают формы, очень сходные с *E. cephalocarpa*, *E. cordata*, *E. globulus*, *E. viminalis* и др., от которых они, однако, нередко отличаются иными сроками цветения (Пилипенко, 1950 а, б).

У каждого вида эвкалипта цветение начинается после определенного предшествующего сезона. Этот сезон является, видимо, решающим для наступления цветения. Период цветения многих видов эвкалиптов в условиях Черноморского побережья не совпадает с периодом цветения этих же видов на их родине (Австралия, Тасмания). Цветение их на Черноморском побережье протекает в сезоны, противоположные по условиям погоды сезонам цветения на родине. Если тот или иной вид эвкалипта на родине цветет летом, то на побережье Кавказа — зимой; если цветение его на родине протекает осенью, то на побережье — весной, и наоборот.

Следовательно, определенные сезоны года Австралии и Тасмании по характеру своего воздействия на растения эвкалиптов в смысле подготовки их к цветению эквивалентны противоположным сезонам Черноморского побережья Кавказа. Иными словами, австралийская зима по характеру воздействия на растения эвкалиптов равноценна нашему лету, осень — весне, и наоборот.

Для иллюстрации остановимся на цветении *E. cinerea*. Напомним, что календарные сезоны года в Австралии противоположны нашим сезонам. Учитывая это, при сопоставлении периодов цветения различных видов эвкалиптов на Черноморском побережье с периодом цветения их на родине мы, естественно, исходили не из календарного месяца, а из того, в какие сезоны года и здесь и там цветут эти виды.

E. cinerea на Черноморском побережье цветет в осенне-зимний период. (В некоторые годы цветение его можно наблюдать весной, вплоть до мая.) Таким образом, на побережье предшествующим цветению сезоном для этого вида является лето. Этот же вид в Австралии цветет весной и в начале лета, и его цветению здесь предшествует зима. Следовательно, наше лето оказывает такое же влияние на растения *E. cinerea*, как зима в Австралии. В чем же заключается сходное влияние этих противоположных сезонов года?

Для выяснения этого вопроса сопоставим условия произрастания *E. cinerea* на родине с условиями произрастания его на Черноморском побережье Кавказа.

На родине этот вид распространен на Центральных и Южных плоскогорьях и юго-западных склонах гор Нов. Южн. Уэльса, на восточно-

северных склонах, а также у подножия гор восточной прибрежной области штата Виктория.

Ареал естественного распространения *E. cinerea* отличается сухостью, средние годовые осадки исчисляются в 600—800 мм и распределены неравномерно в течение года. Больше всего осадков выпадает в зимний период и меньше всего летом.

В условиях Сухуми средние годовые осадки почти в два раза выше, чем на родине *E. cinerea*, и в течение года они распределяются более или менее равномерно или так же, как и на родине, — неравномерно. В последнем случае наибольшие осадки выпадают в осенне-зимний период и наименьшие весной и летом. Ход средних максимальных и минимальных температур почти один и тот же, за исключением того, что осень у нас значительно теплее, а зима — холоднее.

В условиях Сухуми средняя годовая относительная влажность довольно высокая (72%) и в течение года не подвержена значительным колебаниям, в то время как на родине этого эвкалипта она значительно ниже (59%) и довольно сильно колеблется — наиболее высокая зимой (73%) и самая низкая летом и весной (47—50%).

Метеорологические показатели родины этого эвкалипта мы приводим в табл. 1.

Таблица 1

Распределение по сезонам года и месяцам температуры, влажности воздуха и осадков в Бичворде, штат Виктория (Австралия)

Метеорологические элементы	Число лет наблюдений	Лето		Осень			Зима			Весна			Лето	Средняя годовая
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI		
Средние максимальные температуры (в °С)	23	27,1	27,9	23,7	19,0	13,9	10,7	9,9	11,4	14,5	17,8	22,0	25,2	18,5
Средние минимальные температуры (в °С)	23	13,8	14,7	11,7	8,2	5,9	4,2	3,4	4,6	5,8	7,7	10,0	12,5	8,5
Средняя относительная влажность воздуха (в %)	23	46	47	51	58	69	77	75	69	60	55	50	47	59
Среднее количество осадков (в мм)	59	40,3	49,2	55,7	57,4	88,3	113,5	96,5	91,9	96,6	80,7	59,1	54,6	882,6

Из всех факторов внешней среды, влияющих на созревание бутонов эвкалиптов, главное значение имеют температура и влажность. Однако решающее значение принадлежит при этом не суммарному выражению годовых осадков и температуры, а реальному распределению их в течение года и прежде всего в течение вегетационного периода. В результате этого создаются в целом конкретные внешние условия, которые направляют и осуществляют течение ряда физиологических процессов у растений. Так, в Сухуми¹ в течение 1945 г. выпало 1723,3 мм осадков, в 1946 г. — 1143,8, а в 1947 г. — 1512,5, но распределение их по сезонам года было

¹ По данным метеорологического пункта Селекционной станции влажных субтропических культур.

неодинаково, и это оказало свое влияние на цветение деревьев *E. cinerea*, у которых цветки из бутонов, возникших в 1945 г., распустились в марте 1946 г., из бутонов 1946 г. — в середине октября 1946 г., а из бутонов 1947 г. — в конце сентября и в начале октября этого же года.

Табл. 2 иллюстрирует распределение осадков в Сухуми по сезонам за эти годы.

Таблица 2

Распределение осадков по временам года (в мм)

Годы	Зима	Весна	Лето	Осень	Годовые
1945	358,6	411,8	425,3	527,6	1723,3
1946	305,1	298,4	332,8	207,5	1143,8
1947	434,4	213,5	287,5	577,1	1512,5

1945 год был более прохладным, чем 1946 и 1947 годы (средние минимальные температуры соответственно 9,5; 10,8 и 11,2 °С).

Распределение осадков в весенне-летние сезоны этих годов было неравномерное.

Важно отметить, что только за два дня июня в 1946 г. выпало 152,8 мм осадков (74,2% месячной суммы), а за один день августа — 50,5 мм осадков, или 85,2% месячной суммы.

Таким образом, весенне-летние периоды 1946 и 1947 гг. в Сухуми были периодами засушливыми и жаркими. В это же время, как известно, у эвкалиптов происходит интенсивный рост и образование бутонов. В Сухуми в эти же годы в жаркий и сухой период лета произошло созревание бутонов *E. cinerea*, в то время как на родине этого растения созревание бутонов происходит зимой при сравнительно низких температурах (3—5° средняя минимальная) и значительных осадках (30—35% от суммы годовых).

Следовательно, высокая температура и незначительные осадки влияют на течение некоторых физиологических процессов так же, как и низкая температура и значительные осадки.

Несомненно, что высокая летняя температура и незначительные осадки, а равно низкая температура и значительные осадки создают для растений одинаковые условия в первом случае физической, а во втором физиологической засухи. Вследствие этого растения переходят в состояние естественного или вынужденного ростового покоя, в течение которого происходит подготовка к физиологическим и морфологическим превращениям.

Однако нарушение периода цветения у ряда других видов эвкалиптов в условиях Черноморского побережья, для которых период созревания бутонов исчисляется 10—16 месяцами, показывает, что для созревания последних важны условия влажности (сухости) в определенном сочетании с температурой.

Например, *E. stellulata* на родине цветет зимой и весной, в условиях побережья — летом и осенью, а иногда весной (май), период созревания бутонов у него равен 15—16 месяцам. Следовательно, для того чтобы созрели его бутоны, необходимы внешние условия всех сезонов года, в крайнем случае — лета и зимы, т. е. высоких и низких температур, высокой и низкой влажности в их сочетаниях.

В табл. 3 показаны периоды цветения различных видов эвкалиптов на Черноморском побережье и на родине.

Бутонизация всех видов эвкалиптов на Кавказе происходит почти в одно и то же время — в конце весны и в начале лета. Это период их наиболее интенсивного весеннего роста. В этот период жизненные процессы растений протекают необычайно бурно, происходит формирование новых органов и удаление старых. Образуются цветочные почки, новые листья, происходит листопад, смена коры, ветвление и т. д.

Цветение различных видов эвкалиптов в условиях Черноморского побережья, как и на родине, происходит в разное время. Каждый вид эвкалипта цветет в определенный сезон года, и на Черноморском побережье этот период может соответствовать или не соответствовать периоду цветения его на родине. В этом отношении все произрастающие на Черноморском побережье Кавказа виды эвкалиптов можно разбить на две группы: первую группу составляют виды, сезон цветения которых не соответствует сезону цветения их на родине, и вторую группу — виды, сезон цветения которых полностью соответствует или довольно близок сезону цветения их на родине.

У эвкалиптов первой группы сезон цветения на Черноморском побережье может быть противоположным сезону цветения их на родине — он может быть сдвинут на целый сезон в ту или другую сторону и в этом случае будет начинаться в то время, когда на родине он закончен, и наоборот. Например, *E. stellulata*, *E. cordata* и др. на побережье цветут летом и осенью, а на родине — зимой и весной. *E. gonicalyx*, *E. urnigera* на побережье цветут зимой и весной, на родине — летом и осенью и т. д.

В связи с изменением сезона цветения эвкалиптов происходит также изменение, в сторону удлинения или сокращения, периодов созревания их бутонов. Так, у *E. cinerea* на родине бутоны созревают в течение 12—13 месяцев, на Черноморском побережье — в течение 5—10 месяцев, у *E. ovata* — на родине 12 месяцев, на побережье 15—17 месяцев, у *E. hemiphloia* — на родине 3—6 месяцев, на побережье 12—14 месяцев и т. д.

У эвкалиптов второй группы сезон цветения на Черноморском побережье может полностью соответствовать сезону цветения их на родине или быть более растянутым и захватывать как там, так и здесь предшествующий или последующий сезоны года. Например, *E. aggregata*, *E. Bridgesiana*, *E. camaldulensis*, *E. fastigiata* и др. на Черноморском побережье и на родине цветут в летний период, а *E. gigantea*, *E. globulus* var *bicostata* на побережье цветет летом, на родине — летом и осенью.

Изменения периода цветения и созревания бутонов эвкалиптов в зависимости от изменения внешних условий можно еще проиллюстрировать на примерах цветения их в других странах, где они культивируются (табл. 4).

Данные таблиц 3 и 4 подтверждают наши выводы о том, что процессы созревания бутонов и все предшествующие им физиологические изменения в растениях являются процессами, зависящими от внешних условий. По этой причине в различных странах с неодинаковыми климатическими условиями эти процессы протекают у одного и того же вида в различные сезоны года. Так, например, *E. cordata* на родине (Тасмания) цветет зимой и весной, на Черноморском побережье — летом и осенью, в Англии — в конце весны и в начале лета. В связи с иным сроком цветения у *E. cordata* наблюдается изменение периода созревания бутонов, который в названных местах соответственно равен 10—11, 3—6 и 12 месяцам.

Таблица 3

Период цветения эвкалиптов на Черноморском побережье Кавказа и на родине

Название вида	Продолжительность созревания бутонов на Черноморском побережье (в месяцах)	Распускание цветков	
		на Черноморском побережье	в Австралии и Тасмании (по Блекли)
I. Виды, для которых сезон цветения на Черноморском побережье не соответствует сезону цветения их на родине			
<i>E. albens</i> Miq.	7—9	Зима — начало весны (XII—III)	Лето — осень (II—VI)
<i>E. amplifolia</i> Naudin	12—14	Лето (VI—VIII)	Весна — лето (XI—I)
<i>E. cephalocarpa</i> Blakely	12—14	Лето (VI—VIII)	Осень — зима (V—VII)
<i>E. cinerea</i> F. Muell.	5—10	Осень—зима—весна (X—III)	Весна — лето (X—XII)
<i>E. cordata</i> Labill.	3—5	Лето — осень (VIII—X)	Зима — весна (VIII—IX)
<i>E. Dalrympleana</i> Maid.	10—12	Весна — лето (IV—VII)	Осень (III—V)
<i>E. dealbata</i> A. Cunn.	11—12	Весна — лето (V—VII)	Осень — зима — весна (V—X)
<i>E. Deanei</i> Maid.	16—18	Осень — зима (IX—I)	Лето — осень (II—IV)
<i>E. gonicalyx</i> F. Muell.	19—20	Зима — весна (XII—III)	Лето (XII—II)
<i>E. laevopinea</i> R. T. Baker	11—12	Весна — лето (V—VI)	Зима (VI—VIII)
<i>E. longifolia</i> Link et Otto	5—6	Осень (X—XI)	Весна (X—XI)
<i>E. Maidenii</i> F. Muell.	13—14	Лето — начало осени (VII—IX)	Осень — зима — весна (III—IX)
<i>E. nitens</i> Maid.	10—11	Весна (IV—V)	Лето — осень (I—III)
<i>E. ovata</i> Labill.	15—17	Лето — осень (VIII—XI)	Осень—зима—весна (IV—XI)
<i>E. stellulata</i> Sieb.	15—16	Лето — осень (VIII—IX)	Зима — весна (VII—X)
<i>E. umbellata</i> Domin	12—13	Лето (VI—VII)	Зима — весна — лето (VIII—XII)
<i>E. unialata</i> R. T. Baker et Smith.	6—11	Зима — весна — лето (XII—VI)	Весна — лето (XI—I)
<i>E. urnigera</i> Hook. f.	5—10	Осень — зима — весна (XI—II) (III—IV)	Лето — осень (II—IV)

Таблица 3 (продолжение)

Название вида	Продолжительность созревания бутонов на Черноморском побережье, (в месяцах)	Распускание цветков	
		на Черноморском побережье	в Австралии и Тасмании (по Блекли)
<i>E. viminalis</i> Labill.	6—14	(Зима) весна — лето (XII—IV) (V—VIII)	Лето — осень (I—V)
II. Виды, для которых сезон цветения на Черноморском побережье полностью соответствует или довольно близок к сезону цветения их на родине			
<i>E. aggregata</i> Deane et Maid. . .	12—13	Лето (VI—VII)	Лето (XII—I)
<i>E. angophoroides</i> R. T. Baker . .	12—13	Лето (VI—VII)	Весна — лето (X—XII)
<i>E. Baueriana</i> Schauer	12—14	Лето (VI—VII)	Весна — лето (XI—XII)
<i>E. Blakelyi</i> Maid.	11—12	Весна — лето (V—VI)	Зима — лето (VIII—XII)
<i>E. Bosistoana</i> F. Muell.	12—13	Лето (VI—VII)	Весна — лето (XI—II)
<i>E. Bridgesiana</i> R. T. Baker . . .	12—14	Лето (VI—VIII)	Лето (I—II)
<i>E. camaldulensis</i> Dehn.	12—14	Лето (VI—VIII)	Лето (XII—I)
<i>E. Dwyeri</i> Maid. et Blakely . . .	12—13	Лето (VI—VII)	Зима — весна (VII—XI)
<i>E. elaeophora</i> F. Muell.	18—19	Осень — зима (XI—XII)	Осень — зима (III—VI)
<i>E. fastigiata</i> Deane et Maid. . .	14—15	Лето (VII—VIII)	Лето (XII—II)
<i>E. gigantea</i> Hook. f.	14—15	Лето (VII—VIII)	Лето — осень (II—III)
<i>E. globulus</i> Labill.	6—12	Зима — весна (XII—IV)	Зима — весна (VI—XI)
<i>E. globulus</i> var. <i>bicostata</i> Ewart	13—14	Лето (VII—VIII)	Лето — осень (XII—IV)
<i>E. hemiphloia</i> F. Muell.	12—14	Весна — лето (V—VII)	Лето — осень (I—IV)
<i>E. Huberiana</i> Naud.	14—16	Лето — осень (VIII—IX)	Лето — осень (XII—IV)
<i>E. leucoxydon</i> F. Muell.	5—7	Осень — зима (X—XII)	Конец осени — зима — весна — начало лета (V—XII)
<i>E. Lindleyana</i> DC.	7—10	Зима — весна (XII—IV)	Зима — весна (VII—X)
<i>E. Macarthuri</i> Deane et Maid. . .	11—13	Весна — лето (IV—VII)	Весна (IX—X)

Таблица 3 (продолжение)

Название вида	Продолжительность созревания бутонов на Черноморском побережье (в мес.)	Распускание цветков	
		На Черноморском побережье	В Австралии и Тасмании (по Блекли)
<i>E. macrorrhyncha</i> F. Muell. . . .	12—13	Лето (VI—VII)	Лето (II)
<i>E. melliodora</i> A. Cunn.	12—14	Весна — лето (V—VIII)	Весна — лето (IX—II)
<i>E. micrantha</i> DC.	15	Лето (VIII)	Весна — лето (IX—III)
<i>E. multiflora</i> Poir.	11—12	Весна — лето (IV—VI)	Весна (IX—XI)
<i>E. nova-anglica</i> Deane et Maid. .	14—15	Лето — осень (VI—IX)	Лето — осень (I—V)
<i>E. obliqua</i> L'Her.	13—14	Лето (VII—VIII)	Лето (I—II)
<i>E. pauciflora</i> Sieb.	11—12 (7—9)	Весна — лето (IV—VI) Зима (XII—III)	Весна — лето (XI—XII)
<i>E. pillegaënsis</i> Maid.	4—5	Осень (IX—X)	Зима (VII—VIII)
<i>E. polyanthemos</i> Schauer	11—12	Весна (IV—V)	Весна (X)
<i>E. populifolia</i> Hook.	11—13	Весна — лето (IV—VI)	Лето — осень (II—III)
<i>E. quadrangulata</i> Deane et Maid.	12—13	Лето (VI—VII)	Лето — осень (II—III)
<i>E. radiata</i> Sieb.	11—12	Весна (IV—V)	Весна (X—XII)
<i>E. regnans</i> F. Muell.	13—14	Лето (VI—VII)	Лето — начало осени (I—III)
<i>E. resinifera</i> Sm.	13—14	Лето (VI—VII)	Лето — осень (II—III)
<i>E. Robertsoni</i> Blakely	13—14	Лето (VI—VII)	Конец весны — лето (XI—I)
<i>E. rubida</i> Deane et Maid.	11—12	Весна — лето (V—VII)	Лето (I—II)
<i>E. rudis</i> Endl.	12—13	Весна — лето (V—VI)	Весна — лето (IX—XII)
<i>E. salicifolia</i> Cav.	11—12	Весна — лето (IV—VI)	Лето (XII—II)
<i>E. scabra</i> Dum-Cours	—	Осень — зима (XI—XII)	Лето — осень — зима (I—VI)
<i>E. siderophloia</i> F. Muell.	15	Лето (VIII)	Весна — лето (XI—II)

1595 D Blakely

Таблица 3 (окончание)

Название вида	Продолжительность созревания бутонов на Черноморском побережье, (в месяцах)	Распускание цветков	
		На Черноморском побережье	В Австралии и Тасмании (по Блекли)
<i>E. sideroxylon</i> A. Cunn.	5—12	Осень — зима — весна — лето (X—IV) (V—VI)	Осень — зима — весна — лето (V—II)
<i>E. Smithi</i> R. T. Baker	13—16	Лето — осень (VI—X)	Лето (I—II)
<i>E. Staigeriana</i> F. Muell.	—	Лето (VII—VIII)	Лето — осень (I—V)
<i>E. St. Johni</i> R. T. Baker	6—9	Осень — зима (XI—I)	Зима (VII)
<i>E. Stuartiana</i> F. Muell.	12—15	Лето (VI—VIII)	Лето — осень (II—IV)
<i>E. Stuartiana</i> var. <i>amblycoris</i> Blakely	15	Лето (VIII)	Лето (I—II)
<i>E. subviridis</i> Maid.	12—14	Лето (VI—VII)	Лето (XII)
<i>E. tasmanica</i> Blakely	13—15	Весна (V—VII)	Конец зимы — весна — лето (VIII—I)

Сильно изменяется период цветения у *E. longifolia*. Цветение его на родине происходит весной, на Черноморском побережье — осенью, в Англии — в начале лета, а в США — непрерывно. При этом соответственно изменяется также период созревания бутонов, продолжаясь 10—11, 5—6 и 11—12 месяцев. Интересно отметить, что деревья этого вида, впервые завезенные в 1805 г. в Берлинский ботанический сад, цвели, по наблюдениям Линке и Отто, спустя несколько лет после интродукции ежегодно в июне, начиная бутонизировать за год раньше. Цветение *E. longifolia* в одно и то же время во влажном климате Англии и в оранжереях Берлинского ботанического сада говорит о сходстве условий для течения этого процесса здесь и там. *E. globulus* на родине (Тасмания), в Советском Союзе и США цветет в один и тот же сезон (зимой и весной), но в Италии, в условиях сухого климата, цветение его происходит осенью. В отдельные засушливые годы его цветение и на Черноморском побережье может также начинаться осенью. Эти данные еще раз свидетельствуют о том, что сухость климата ускоряет наступление цветения.

Интродуцированные эвкалипты, у которых фаза цветения наступает в те же сезоны, что и на родине, несмотря на различия во внешних условиях, вызываемых эколого-географическими факторами, очевидно обладая значительной консервативностью наследственности, благодаря чему их вегетационный ритм сохраняет большую стабильность.

Наличие значительных сдвигов в сроках цветения эвкалиптов свидетельствует о том, что растения при перенесении их из одной страны в другую, отличающуюся в той или иной степени естественными условиями, могут менять ритм роста и развития, т. е. последовательную цепь биологических процессов в течение года.

Таблица 4

Периоды цветения эвкалиптов на родине и в других странах

Название видов	Родина	Советский Союз (Черноморское побережье Кавказа)	США	Англия
<i>E. algeriensis</i> Trabut	—	Лето (VII)	—	—
<i>E. alpina</i> Hort.	Лето — осень (XII—IV)	—	Осень (IX—X)	—
<i>E. botryoides</i> Sm.	Лето — осень (I—III)	Лето — осень (VIII—IX)	Осень (IX—X)	Весна — лето (IV—VII)
<i>E. buprestium</i> F. Muell.	Зима (VI—VII)	—	Лето — осень (VII—X)	—
<i>E. calophylla</i> R. Br.	Лето — осень (II—III)	—	Лето — осень (VII—X)	—
<i>E. camaldulensis</i> Dehn.	Лето (XII—I)	Лето (VI—VIII)	Весна — лето (IV—VII)	—
<i>E. cladocalyx</i> F. Muell.	Лето (I—II)	—	Лето — осень (VI—XI)	—
<i>E. cordata</i> Labill.	Зима — весна (VIII—IX)	Лето — осень (VIII—X)	—	Весна — лето (V—VI)
<i>E. cornuta</i> Labill.	Зима (I—II)	—	Лето — осень (VI—X)	—
<i>E. diversicolor</i> F. Muell.	Осень — зима и весна — лето (V—XII)	—	Весна (III—V), осень (XI)	—
<i>E. erythronema</i> Turcz.	Лето (I—II)	—	Весна	—
<i>E. eximia</i> Schauer	Зима — весна (VIII—X)	—	Осень — зима — весна (X—VI)	—
<i>E. ficiifolia</i> F. Muell.	Лето (XII—I)	—	Лето — осень (VIII—IX)	—
<i>E. globulus</i> Labill.	Зима — весна (VI—XI)	Зима — весна (XII—IV)	Зима — весна (XII—V)	—
<i>E. goniocalyx</i> F. Muell.	Лето — осень (XII—IV)	Зима — весна (XII—III)	Лето (VII—VIII)	—
<i>E. gummiifera</i> Hochr.	Лето (I—III)	—	Лето — осень — зима (VIII—XII)	—
<i>E. Gunnii</i> Hook. f.	Лето (I—II)	—	Весна — лето (IV—VII)	—
<i>E. Lehmannii</i> Preiss	Зима — весна (VII—IX)	—	Лето — осень (VI—X)	—
<i>E. leucoxyton</i> F. Muell.	Конец осени — зима — весна — начало лета (V—XII)	Осень — зима (XI—XII)	Осень — зима — весна (XI—IV)	—

Таблица 4 (продолжение)

Название видов	Родина	Советский Союз (Черноморское побережье Кавказа)	США	Англия
<i>E. Lindleyana</i> DC.	Зима — весна (VII—X)	Зима — весна (XII—IV)	Зима — весна (I—IV)	Лето (VI)
<i>E. longifolia</i> Link. et Otto	Весна (X—XI)	Осень (X—XI)	Беспрерывно	Лето (VI)
<i>E. maculata</i> Hook.	Зима (VII—VIII)	—	Весна — лето (V—VII)	—
<i>E. marginata</i> Sm.	Весна — лето (XI—II)	—	Весна (IV—V)	Весна — лето (IV—VI)
<i>E. melliodora</i> A. Cunn.	Весна — лето (XI—II)	Весна — лето (V—VIII)	Конец зимы — весна — лето (II—VIII)	—
<i>E. multiflora</i> Poir.	Весна (IX—XI)	Весна — начало лета (IV—V)	Осень — зима (весна) (X—III)(VI)	Лето — осень (VIII—IX)
<i>E. obliqua</i> L'Her.	Лето (I—II)	Лето (VII—VIII)	Весна — лето (III—VIII)	Лето (VI—VIII)
<i>E. occidentalis</i> Endl.	Осень (IV—V)	—	Осень — зима — весна (X—V)	—
<i>E. ovata</i> Labill.	Осень — зима — весна (IV—XI)	Лето — осень (VIII—XI)	—	Лето (VI)
<i>E. paniculata</i> Sm.	Осень — зима — весна (V—XI)	—	Лето	—
<i>E. pauciflora</i> Sieb.	Весна — лето (XI—XII)	Весна — лето (IV—VI) Зима (XII—III)	Осень — зима (XI—II)	—
<i>E. polyanthemos</i> Schauer	Весна (X)	Весна (IV—V)	Зима — весна (I—IV)	—
<i>E. pulverulenta</i> Sims	Весна (X—XI)	—	—	Весна (IV—V)
<i>E. punctata</i> DC.	Лето — осень (XII—III)	Лето — осень (VII—IX)	Лето — осень (VIII—X)	—
<i>E. resinifera</i> Sm.	Весна — лето (XI—I)	Лето (VI—VII)	—	Весна — лето (IV—VI)
<i>E. rudis</i> Endl.	Весна (IX—XI)	Весна — лето (V—VI)	—	—
<i>E. siderophloia</i> Benth.	Весна — лето (XI—II)	Лето (VIII)	Осень (X—XI)	—
<i>E. sideroxylon</i> A. Cunn.	Осень — зима — весна — лето (X—IV)(V—VI)	Осень — зима — весна — лето (X—IV—VI)	Зима — весна (XII—VI)	—
<i>E. scabra</i> Dum-Cours	Лето — осень — начало зимы (I—VI)	Осень — зима (XI—XII)	Лето (VII—VIII)	—

Таблица 4 (окончание)

Название видов	Родина	Советский Союз (Черноморское побережье Кавказа)	США	Англия
<i>E. Stuartiana</i> F. Mu- ell	Лето — осень (II—IV)	Лето (VI—VIII)	Зима — весна (II—V)	—
<i>E. umbellata</i> Domin	Зима — весна — (лето) (VIII—X) (XII)	Лето (VI—VII)	Весна — лето (IV—VII)	—
<i>E. viminalis</i> Labill.	Лето — осень (I—V)	(Зима) — весна — лето (XII—IV) (V— VIII)	Весна — лето (V—VIII)	—

Будучи обусловлен наследственностью растения, каждый из этих процессов может осуществляться только при взаимодействии наследственной основы с определенным комплексом внешних факторов.

Возникновение и рост цветочных почек у эвкалиптов, как мы выяснили выше, происходит в период интенсивного роста растений при наличии определенной температуры и влажности почвы. Созревание бутонов, в свою очередь, может протекать при определенном сочетании и выражении этих факторов.

Распускание бутонов, как один из последовательных этапов репродуктивной фазы, может протекать уже в иных условиях, и для него не обязательно нужен теплый сезон года; этот процесс может идти и в холодный период (зимой, поздней осенью).

Следовательно, непостоянство сроков цветения эвкалиптов является результатом консервативности их природы, проявляющейся при непостоянстве окружающей среды.

Фазы развития цветка. Бутоны перед своим раскрытием заметно увеличиваются в размерах. Одновременно с этим происходит изменение их окраски — из зеленых они становятся зеленовато-желтыми или золотисто-желтыми. Вслед за этим в скором времени появляются трещины на месте соединения крышечки с краем чашечки. Эта трещина быстро расширяется и охватывает все места соединения, после чего крышечка отваливается и тычиночные нити расправляются. Весь процесс от момента появления трещины и до опадения крышечки протекает в 1—2 дня. Раскрытие пыльников начинается одновременно с опадением крышечки, но основная масса их раскрывается после ее опадения. На 2 или 3-й день рыльце становится клейким, готовым к принятию пыльцы.

Продолжительность жизни тычинок небольшая: опадение их начинается на 2—4-й день и заканчивается на 7—10-й день после сбрасывания крышечки. Одновременно с массовым опадением тычинок начинается увядание столбика с рыльцем. Этот процесс начинается на 6—8-й день и заканчивается на 8—12-й день, после чего столбик опадает или может остаться на завязи продолжительное время. Заметное увеличение завязи обычно наблюдается на 7—8-й день, но оно может начаться и на 1—2 дня раньше.

Таким образом, все фазы развития цветка от момента раскрытия бутона до начала роста завязи протекают в среднем в течение 8—12 дней. Однако это время может быть немного короче или значительно длиннее, что зависит от вида эвкалипта и от внешних условий, при которых протекает этот процесс.

Длительность цветения изучалась на растениях: *E. aggregata*, *E. dealbata*, *E. Deanei*, *E. gigantea*, *E. Macarthurii*, *E. Maidenii*, *E. punctata*, *E. viminalis* и гибрида *E. viminalis* × *E. camaldulensis*.

У *E. aggregata* цветение может длиться 2 и даже 3 недели, независимо от того, что цветет он в летний период. Удлинение фенотаз наблюдается также у *E. gigantea* (период цветения июль — август). Но у *E. Deanei* и *E. punctata* удлинение времени цветения до 2—3 недель и даже больше зависит от низкой температуры осеннего и зимнего периодов, когда цветут эти виды.

Фенологические фазы во время цветения протекают в такой последовательности: появление трещины на бутоне и опадение крышечки (на 1—2-й день); разворачивание тычинок и открытие пыльников (на 2—3-й день); появление клейкой жидкости на рыльце (на 2—3-й день); начало опадения тычинок [на (2-й) 3—4-й (6-й) день]; полное опадение тычинок [на (5—6-й) 7—8-й (9-й) день]; начало увядания столбика [на (5—6-й) 7—8—9—10-й день]; опадение столбика [на 8—10-й (15-й) день]; начало роста завязи [на (5—6-й) 7—8-й день].

Опыление. У всех исследованных видов эвкалиптов наблюдается явление протерандрии. Возможно, что протерандрия является общей биологической особенностью рода эвкалиптов, имеющей важное значение в их опылении.

Эвкалипты принадлежат к перекрестноопыляемым (ксеногамным и гейтеногамным) растениям. Самоопыления (автогамии), т. е. опыления пылью того же самого цветка, не наблюдается. Все специально поставленные в этом направлении опыты дали отрицательные результаты.

Ксеногамное опыление эвкалиптов является основным. Гейтеногамное опыление могло возникнуть у них вследствие частных случаев изолированного произрастания отдельных деревьев в районах естественного

Таблица 5
Завязывание плодов при разных типах опыления

Название вида	Завязывание плодов (в %)	
	при ксеногамии	при гейтеногамии
<i>E. camaldulensis</i> Dehn	78	38,8
<i>E. dealbata</i> A. Cunn	90	38,0—50,8
<i>E. Macarthurii</i> Deane et Maid.	—	5,9—22,6
<i>E. Maidenii</i> F. Muell.	—	29,0—44,9
<i>E. rudis</i> Endl.	74	3,2—39,1
<i>E. umbellata</i> Domin	90	37,8—60,5
<i>E. viminalis</i> Labill.	44—45	21,2—41,4

распространения, что, несомненно, исключало возможность опыления их пылью других деревьев.

При ксеногамии процент завязывания плодов почти в два раза выше, чем при гейтеногамии (табл. 5).

Партенокарпическое развитие плодов у эвкалиптов совершенно отсутствует. Все специально поставленные опыты по выяснению возможности завязывания плодов без опыления, с раздражением и без раздражения рыльца, дали отрицательные результаты.

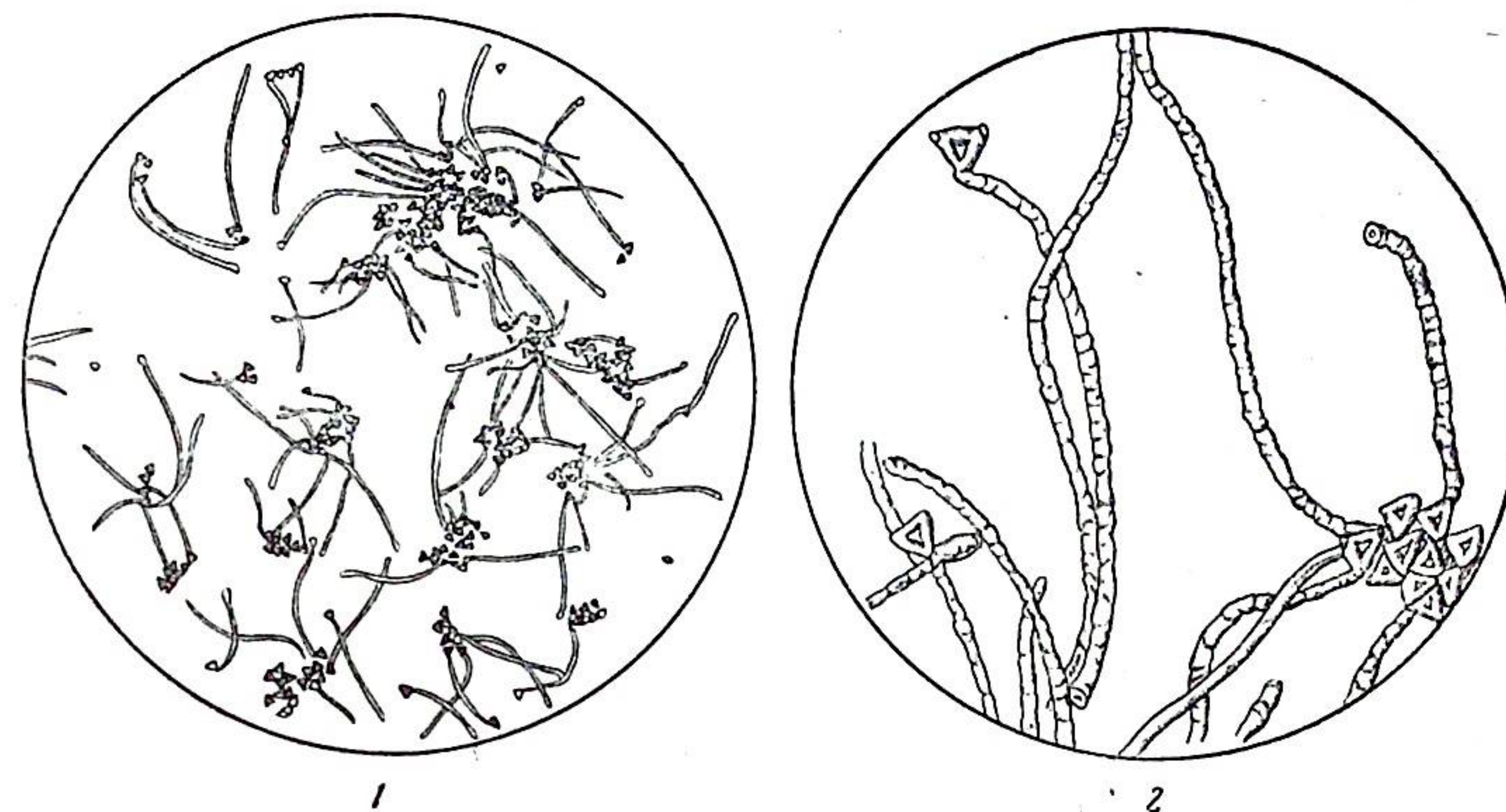


Рис. 5. Прорастание пыльцы *Eucalyptus dealbata* A. Cunn. на 1%-ном агар-агаре и 30%-ном растворе сахара в присутствии рыльца этого же вида.

1 — малое увеличение; 2 — большое увеличение

Изучение возможности партенокарпического развития плодов проведено на следующих 10 видах эвкалиптов: *E. camaldulensis* Dehn, *E. dealbata* A. Cunn., *E. Macarthurii* Deane et Maid., *E. Maidenii* F. Muell., *E. polyanthemos* Schauer, *E. rudis* Endl., *E. salicifolia* Cav., *E. sideroxylon* A. Cunn., *E. umbellata* Domin, *E. viminalis* Labill. Изучение пыльцы показало, что она сохраняет способность к прорастанию в течение нескольких месяцев. Проращивание пыльцы проводилось на искусственных средах: на сахарном растворе и на агар-агаре.

Опытами установлено, что пыльца довольно хорошо прорастает на 1%-ном агар-агаре, а в 10—30%-ном сахарном растворе совсем не прорастает (рис. 5). Однако если в такие растворы поместить рыльце любого вида эвкалиптов, пыльца дает прорастание на обоих растворах (рис. 6).

Необходимо отметить, что на Черноморском побережье различные виды эвкалиптов в грунтовых посадках легко переопыляются между собой и дают естественные гибриды. Естественные межвидовые гибриды были отмечены нами свыше 10 лет назад среди самосева смешанной посадки в парке санатория им. Ленина (Гульрипши), среди самосева различных видов коллекционного насаждения эвкалиптов, в парке б. Сухумского отделения Всесоюзного института растениеводства (Сухуми) и других местах.

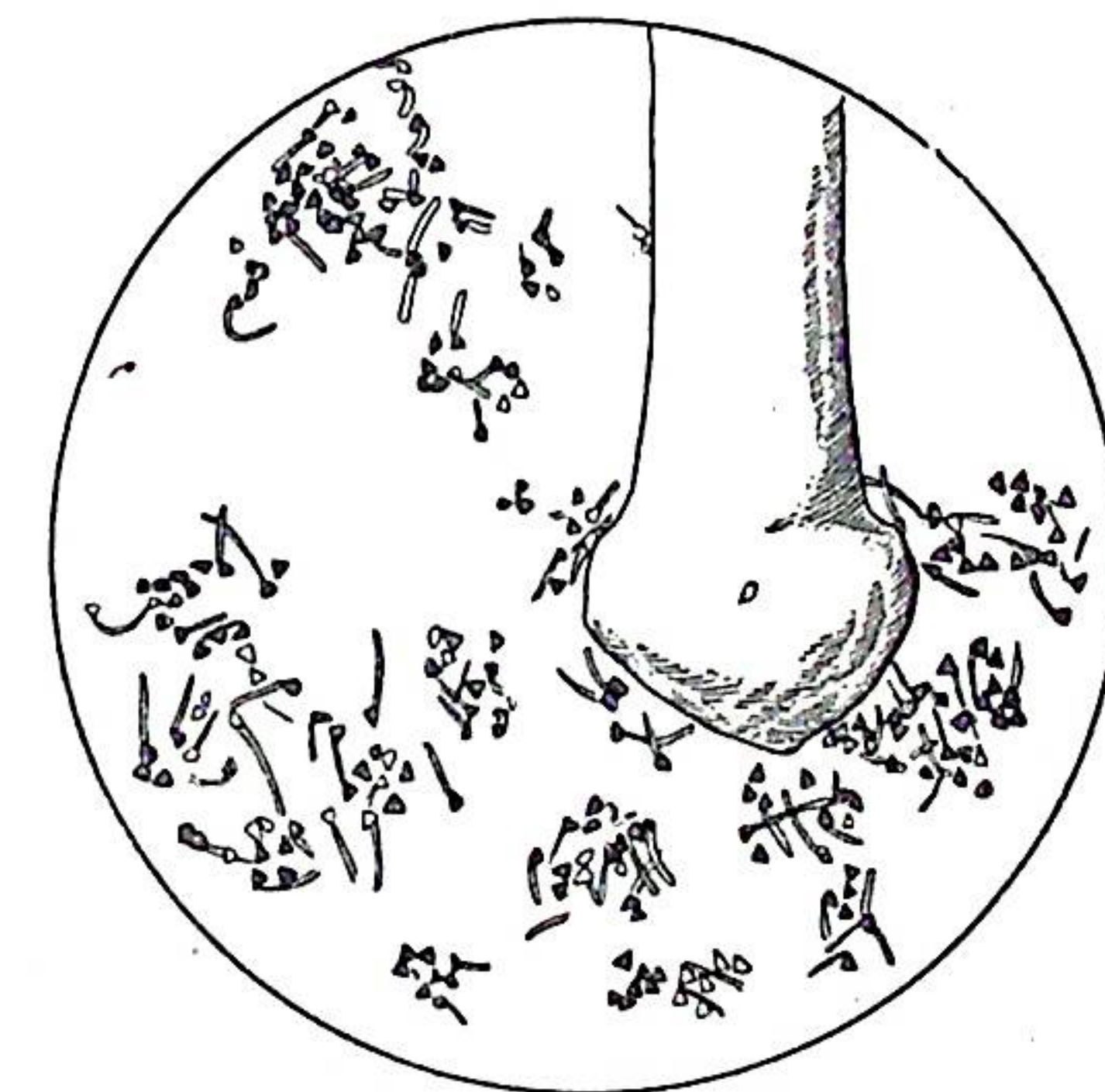


Рис. 6. Прорастание пыльцы *Eucalyptus Macarthurii* Deane et Maid. на 25%-ном растворе сахара в присутствии рыльца (малое увеличение)

Много естественных межвидовых гибридов нами обнаружено также среди молодых насаждений эвкалиптов в 1946 г., во время обследования зоны субтропиков Черноморского побережья Кавказа. Из числа их отметим естественные гибриды между *E. globulus* и *E. ovata* (Чаква), *E. viminalis* и *E. camaldulensis* (Поти, совхоз «Грейпфрут», Гульришский парк санатория им. Ленина), *E. Macarthurii* и *E. viminalis* (Поти, лесопарк), *E. Maidenii* и *E. camaldulensis*, *E. Stuartiana*, *E. viminalis*, *E. ovata* и др.

Нахождение естественных гибридов указывает на то, что для многих видов эвкалиптов, происходящих из разных областей Австралии и Тасмании и сильно отличающихся естественными условиями произрастания, условия среды Черноморского побережья Кавказа являются своеобразным однотипным «ментором».

Поэтому в условиях культуры возможностей для возникновения разнообразных гибридных форм эвкалиптов гораздо больше, чем в природных условиях на родине.

ВЫВОДЫ

Наблюдения над особенностями цветения эвкалиптов в условиях влажных субтропиков Советского Союза (Черноморское побережье Кавказа) в сопоставлении с данными о цветении их на родине дают основания сделать следующие выводы.

1. Заложение цветочных почек у эвкалиптов и развитие из них бутонов связаны с периодом интенсивного роста растений.

Нормально цветочные почки закладываются в весенне-летний период, у одних видов — на концах побегов предшествующего года или предшествующего сезона роста, у других — в нижней части побегов текущего года. Аналогичным образом цветочные почки могут возникнуть вторично осенью, в случае возобновления осеннего роста.

В эти же сезоны года происходит заложение цветочных почек у эвкалиптов на их родине.

В зависимости от возраста побегов, на которых возникают цветочные почки, и от времени их появления можно установить несколько групп эвкалиптов по характеру бутонизации.

2. Период созревания бутонов, т. е. интервал времени от момента появления бутонов до цветения, зависит от вида эвкалипта, а также от условий его существования. Высокие температуры и сухость летнего сезона ускоряют у некоторых видов время созревания бутонов почти в два раза. Аналогичным образом действуют низкие температуры и высокая влажность зимнего периода.

3. В любое время года можно найти в состоянии цветения те или иные виды эвкалипта. Исторически это обусловлено резкими различиями климата в разных областях ареала естественного распространения рода.

Основная масса растений каждого вида цветет в определенный сезон года. Но при этом в пределах каждого вида можно отметить отклонения от этого правила для отдельных растений или целых групп.

Нерегулярность цветения в пределах вида возникла также в результате экологической дифференциации растений на протяжении ареалов естественного распространения и вместе с тем вследствие различных метеорологических условий отдельных лет.

Сезон цветения отдельных видов эвкалиптов на Черноморском побережье может соответствовать или не соответствовать сезону цветения их на родине.

4. Эвкалипты перекрестноопыляемые — ксеногамные и гейтеногамные растения. Ксеногамия у них является основным видом опыления. Явление протерандрии, повидимому, свойственно всем видам эвкалиптов.

Самоопыление, так же как и явление партенокарпии при развитии плодов, у эвкалиптов отсутствует (первое если и наблюдается, то лишь в долях процента).

5. В условиях культуры различные виды эвкалиптов легко сами перекрестноопыляются и дают межвидовые гибриды. Гибриды легко получаются также и при искусственных межвидовых скрещиваниях.

6. У эвкалиптов от момента раскрытия бутонов до начала роста завязи проходит в среднем 8—12 дней. В зависимости от вида эвкалиптов и внешних условий этот период может быть немного короче или значительно длиннее.

7. Пыльца эвкалиптов сохраняет способность к прорастанию в течение 3—4 месяцев и нередко более продолжительное время. Она хорошо прорастает на 1%-ном растворе агар-агара, но в 10—30%-ном сахарном растворе не прорастает. Если в среду поместить срезанные рыльца, то пыльца прорастает и в сахарном растворе.

ЛИТЕРАТУРА

- Лысенко Т. Д. Агробиология. 1948.
 Лысенко Т. Д. Новое в науке о биологическом виде. «Агробиология», 1950, № 6.
 Мичурин Н. В. Сочинения. Т. I, 1948.
 Николаев В. Ф. Эвкалипт. Сб. статей «Эфирно-масличные растения, их культура и эфирные масла». Л., 1935.
 Пилипенко Ф. С. Промышленные виды эвкалиптов и их хозяйственное значение для советских субтропиков. — «Бюлл. культур влажн. субтр.», Сухуми, 1939, № 3.
 Пилипенко Ф. С. Видо-и формообразование эвкалиптов. «Агробиология», 1950, а, № 4.
 Пилипенко Ф. С. Биологические основы осеверения эвкалипта. — Бюлл. Главн. бот. сада, 1950, б, № 5.
 Blakey W. F. A key to the eucalypts Sydney. 1934.
 Brett R. G. A survey of Eucalyptus species in Tasmania. «Pap. Proc. Roy. Soc. Tasm. for 1937», Hobart., 1938.
 Beuhne. The honey flora of Victoria. Melbourne. 1935.
 Robertson C. C. The trees of extra-tropical Australia. Cape-Town, 1926.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОПЫТЫ ПО ПОВЫШЕНИЮ МОРОЗОСТОЙКОСТИ И УРОЖАЙНОСТИ ЦИТРУСОВЫХ

И. В. КОЧЕРЖЕНКО, Н. Г. ХОЛОДНЫЙ,
Р. Р. ШУМАКОВА

I. ВВЕДЕНИЕ

Проблема морозостойкости цитрусовых растений является одной из наиболее актуальных в субтропическом сельском хозяйстве. Для ее успешного решения имеется два пути: первый, наиболее надежный и верный путь, — это создание новых, более морозостойких сортов на основе учения И. В. Мичурина. Наряду с этим необходимо всемерно использовать другой путь — агротехнический, т. е. усовершенствование существующего комплекса агротехнических мероприятий по борьбе с зимней гибелью уже имеющихся промышленных видов и сортов цитрусовых растений, широко распространенных во влажных субтропиках СССР. В этом отношении советская агробиологическая наука уже дала много полезного для практики, но имеется еще немало существенных пробелов, особенно по проблеме управления ростом цитрусовых и подготовки их к зиме.

До недавнего времени считалось, что гибель цитрусовых в холодный период года вызывается преимущественно суровостью условий их перезимовки. Однако теперь мы знаем много случаев, когда при одинаковых неблагоприятных внешних условиях одни растения, например лимоны, полностью гибнут, а другие, относящиеся к тому же виду и сорту, будучи подготовленными к зиме, остаются неповрежденными и приносят урожай. Изучение этого явления в природной обстановке выяснило, что цитрусовые, как и многие другие растения, при наличии в осенне-зимний период благоприятного комплекса внешних условий способны приобретать закалку и повышать свою морозостойкость. Но, как известно, в нашей субтропической зоне эти внешние условия в осенний период не всегда складываются благоприятно для цитрусовых, и поэтому в растениях часто не успевают завершиться процессы, ведущие к своевременному прекращению роста и повышению устойчивости в отношении низких температур.

Следует подчеркнуть, что, в отличие от листопадных плодовых культур, цитрусовые в годовом цикле развития имеют два-три периода роста. У апельсинов и мандаринов, например, второй, т. е. летний, рост очень часто (под влиянием летней засухи) смещается в некоторые годы на осенний период, а лимонные деревья, как правило, ежегодно не прекращают вегетации до поздней осени. Этот осенний рост для цитрусовых наиболее опасен, ввиду того, что при таком активном состоянии растений даже кратковременные и небольшие заморозки в -2 , -3° вызывают повреждения молодых листьев и невызревших побегов, а при падении температуры до -4° гибнут, особенно у лимона, почти все основные скелетные

ветви в кронах деревьев. Вместе с тем известно, что те деревья, у которых ростовые процессы были закончены своевременно, до наступления похолодания, обладают значительно более высокой устойчивостью. Основываясь на этом, осенний рост у цитрусовых стараются или полностью задержать или, по крайней мере, значительно ослабить различными агротехническими приемами.

Однако следует отметить, что известные до сих пор агротехнические приемы, направленные к задержке этого роста, фактически сводятся лишь к устранению внешних проявлений его. Внутреннее же состояние растений при этом мало изменяется, и те биохимические и физиологические процессы, которые свойственны листопадным растениям, переходящим в фазу зимнего покоя, протекают у цитрусовых крайне медленно. Если растения подверглись слабой внутренней физиологической перестройке, то они на протяжении всего осенне-зимнего периода способны в любой момент возобновить поступательный рост, который легко вызывается теплой погодой, периодически наблюдающейся в это время года в субтропических районах Черноморского побережья Кавказа.

Таким образом, в общей проблеме повышения морозостойкости и урожайности существующих цитрусовых садов главным вопросом, с нашей точки зрения, является своевременное предупреждение осеннего роста, ускорение вызревания побегов и листьев и вызывание более глубокого ростового покоя на зимний период. В этом направлении нами в течение трех лет проводились исследования, результаты которых сведены в настоящей статье.

II. МЕТОДИКА РАБОТЫ

Еще в самом начале работы по управлению ростом цитрусовых нам удалось показать, что действием некоторых физиологически активных химических веществ можно приостановить у лимонных растений осенний рост и вызвать переход их в фазу ростового покоя (Снегирев и Кочерженко, 1946). В связи с этим представлялось важным выяснить, в какой мере наступивший под влиянием этих веществ период покоя повышает морозостойкость растений. Не менее важно было также установить, какие физиологические и биохимические изменения, обуславливающие повышение морозостойкости, происходят в цитрусовых растениях с заторможенным осенним ростом.

Для опытов были использованы молодые (двух- и трехлетние) растения и взрослые плодоносящие деревья лимона, мандарина и апельсина. Особое внимание было обращено на постановку опытов с культурой лимона, так как последний не имеет ясно выраженного периода покоя и в наших условиях обладает наиболее растянутым периодом роста, что делает его наименее устойчивым по сравнению с другими промышленными видами цитрусовых.

Для предупреждения осеннего роста у этих растений нами широко применялась α -нафтилуксусная кислота¹, которая по данным предварительных исследований оказалась для этой цели наиболее пригодной. Воздействие на цитрусовые растения осуществлялось в различные периоды их роста путем опрыскивания деревьев 0,1%-ным водным раствором α -НУК или эмульсией этого вещества в той же концентрации. В некоторых опытах применялась 1,5%-ная ланолиновая паста α -НУК, которую наносили

¹ В дальнейшем изложении часто применяется сокращенное обозначение α -нафтилуксусной кислоты — α -НУК.

на верхушку каждого ростового побега в кроне дерева. Наряду с этим проводилось испытание и других физиологически активных соединений, главным образом из числа производных феноксикилот в различных концентрациях.

Опыты сопровождалось наблюдениями за ростом, цветением и плодоношением растений; брались пробы листьев для биохимического изучения углеводного и азотного обмена у контрольных и опытных растений. Учитывалась также степень повреждения растений морозами в естественных условиях перезимовки.

Переходим к описанию опытов по изучению влияния α -нафтилуксусной кислоты на снижение активности ростовых процессов у различных по возрасту растений.

III. СНИЖЕНИЕ АКТИВНОСТИ ОСЕННЕГО РОСТА У ЦИТРУСОВЫХ РАСТЕНИЙ, ПРИВИТЫХ НА ТРИФОЛИАТЕ

Опыты с двухлетними растениями. Первый рекогносцировочный опыт с применением α -нафтилуксусной кислоты, проведенный еще в 1945 г., дал вполне положительный результат. Но так как в этом предварительном опыте мы имели дело с двухлетними корнесобственными сеянцами лимона, не имеющими практического значения, то возникла необходимость проверить полученные данные на привитых двухлетних растениях хозяйственно ценного сорта лимона Новогрузинского. Опыт был заложен по той же схеме, что и в 1945 г. Было выделено три группы, по 50 растений в каждой, по схеме: а) контрольная (без воздействия), б) с воздействием путем опрыскивания растений 0,1%-ным водным раствором α -НУК, в) с воздействием путем обмазки верхушек побегов 1,5%-ной ланолиновой пастой α -НУК. Воздействие на растения было осуществлено 10 сентября 1946 г.

Результаты опытов с привитыми растениями названного сорта лимона оказались очень сходны с результатами опыта с сеянцами. Уже через два часа после опрыскивания растений верхние, не закончившие рост листья реагировали изгибом листовых пластинок краями вниз (эпинастия); спустя одну неделю пластинки приняли нормальное положение. Ланолиновая паста, нанесенная на верхушки побегов, вызвала заметное их искривление и, кроме того, эпинастию листьев, расположенных в зоне нанесения пасты. Но и в этом случае уже через несколько дней после обработки искривленные верхушки и эпинастически изогнувшиеся листья пришли в более или менее нормальное состояние.

Спустя 5—6 дней растения обоих вариантов обработки приостановили поступательный рост, который не возобновлялся до весны следующего, 1947 г., но при этом наблюдалось усиление поперечного роста побегов, особенно у растений, обработанных пастой. Аналогичный результат — торможение продольного и стимуляцию поперечного роста — мы наблюдали и в опытах, проведенных в 1945 г. (рис. 1).

Поперечный рост продолжался около трех недель, а затем полностью приостановился, в чем можно было убедиться, измеряя диаметр побегов на учетных растениях. За время приостановки роста в длину и толщину побеги обработанных растений настолько вызрели, что своей упругостью значительно превосходили контрольные. Кроме того, листья на растениях с заторможенным осенним ростом спустя месяц после опрыскивания α -НУК приобрели темнозеленую окраску, которая сохранялась до весны следующего года. Контрольные растения продолжали вегетировать до поздней осени; побеги их отличались светлозеленой окраской листьев

и более слабым вызреванием. Конечные результаты этого опыта сведены в табл. 1.

Таблица 1

Задерживающее влияние α -НУК на осенний рост двухлетних растений лимона Новогрузинского (воздействие 10 сентября 1946 г., учет 30 ноября 1946 г.)

Варианты обработки растений	Число растений в опыте	Средняя высота одного растения (в см)	Суммарный прирост побегов на одно растение (в см)	Среднее число листьев на одно растение	Растений, не закончивших рост к зиме	
					число	в %
I. Контроль без воздействия	50	101	262	134	39	78
II. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	50	88	207	105	0	0
III. Обмазка 1,5%-ной пастой α -НУК	50	83	199	97	0	0

Из приведенных в табл. 1 данных видно, что оба метода обработки растений одинаково эффективны. Но так как опрыскивание α -НУК более

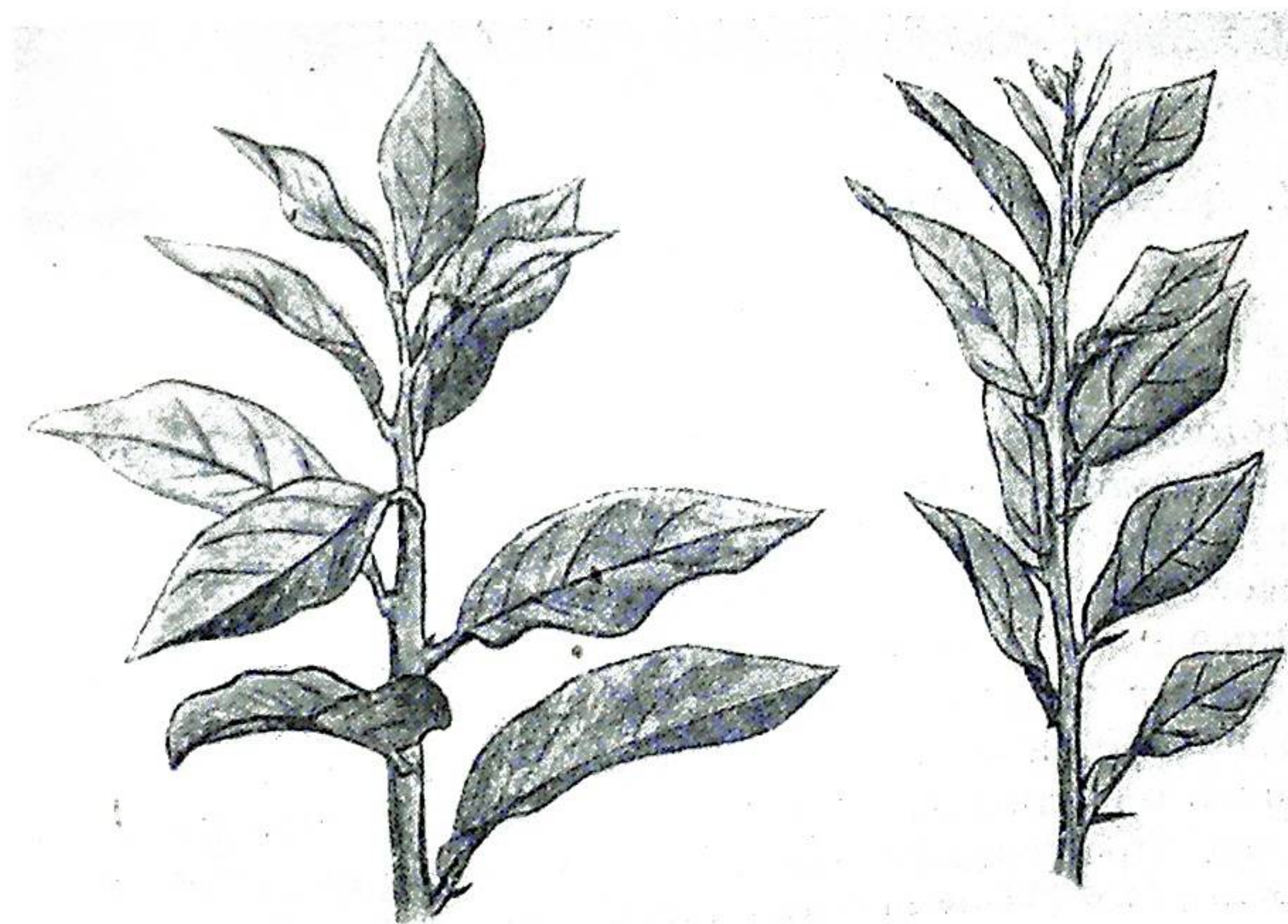


рис. 1. Торможение продольного роста и стимуляция поперечного роста у побегов лимона под влиянием α -нафтилуксусной кислоты (1,5%-ной в ланолине):

слева — верхняя часть побега с заторможенным ростом; справа — верхняя часть контрольного побега

простое мероприятие, чем обмазка верхушек пастой, то оно может быть шире использовано для предупреждения осенне-зимнего роста у цитрусовых растений.

Следует отметить, что весной 1947 г. растения с заторможенным ростом начали вегетировать одновременно с контрольными и никаких аномалий в последующем их росте на протяжении лета не наблюдалось.

Опыты с трехлетними растениями. Описанный выше опыт был проведен на двухлетних растениях, которые не подвергались никакой формовочной обрезке и имели крону свободного развития. Но в связи с продвижением цитрусовых в новые, более холодные районы страны возник вопрос о создании у растений более глубокого ростового покоя на зимний период при выращивании их в карликовой форме, принятой для траншейной культуры в новых районах. С этой целью в 1949 г. был предпринят новый опыт на заранее подготовленных трехлетних растениях лимона, апельсина и мандарина, привитых на трифолиате (*Poncirus trifoliatus* Raf.)



Рис. 2. Трехлетние карликовые растения цитрусовых с заторможенным осенним ростом:

а — лимон Новогрузинский; б — мандарин Уншиу

Опыт состоял из трех вариантов: I — свободный рост растений (контроль); II — изменение процессов роста по периодам весенне-летней пинцировки и обрезкой побегов на боковые почки + выломка ростков в начале осени; III — изменение процессов роста по периодам весенне-летней пинцировки и обрезкой побегов на боковые почки + опрыскивание растений в начале осени α -НУК.

Уход за почвой, а также питание растений в течение лета были для всех вариантов одинаковы. Растения варианта I никаким хирургическим операциям на протяжении вегетационного периода не подвергались.

У вариантов II и III на побегах весеннего и летнего приростов, достигших нужной длины, отщипывалась точка роста (верхушка) с двумя-тремя недоразвитыми листочками. Затем, после полного вызревания древесины и верхних листьев, эти побеги подрезались на две боковые почки, на 15—20 см, с целью получения за один сезон нескольких порядков ветвления и создания плодовой древесины. Как видим, эти два варианта почти ничем не отличались один от другого, за исключением того, что на растениях варианта II все побеги осеннего прироста были 24 сентября прищипнуты, а молодые ростки выломаны; на растениях же варианта III эта операция того же 24 сентября была заменена опрыскиванием водным раствором α -НУК. Таким образом, растения двух последних вариантов фактически были превращены в типичные карлики с массой веток третьего—пятого порядков ветвления (рис. 2).

Принято считать, что пинцировкой побегов весеннего, летнего и осеннего приростов, а также созданием карликовых или полукарликовых растений можно в значительной мере предупредить осеннюю вегетацию. В действительности же, как показывает наш опыт, это верно только в отношении растений мандарина, у которых пинцировка как задерживающий фактор осеннего роста весьма эффективна. Что касается апельсинов и особенно лимонов, то даже самые своевременные пинцировка и подрезка побегов при самом правильном питании растений в течение лета не устраняют осеннего роста полностью, а лишь несколько уменьшают интенсивность его проявлений (табл. 2).

Таблица 2

Влияние пинцировки и α -НУК на снижение активности осеннего роста у трехлетних цитрусовых растений (опыт 1949 г.)

Варианты опыта	Число учетных деревьев	Годовой прирост побегов в среднем на дерево		Число побегов годового прироста в среднем на дерево	Число побегов в ростовом состоянии на 1.XI 1949 г.	
		в см	в %		среднее на дерево	в %
Лимон Новогрузинский						
I. Растения свободного роста (контроль) . . .	15	745,5	100	35,5	15,4	43,2
II. Растения пинцированные	15	1058,5	142,5	55,7	16,4	29,4
III. Растения, пинцированные и опрыснутые 0,1%-ной α -НУК . . .	15	1018,6	136,6	49,4	1,2	2,4
Апельсин Вашингтон Навел						
I. Растения свободного роста (контроль) . . .	14	566,0	100	17,5	1,6	9,1
II. Растения пинцированные	14	658,0	116,0	25,4	2,0	7,7
III. Растения, пинцированные и опрыснутые 0,15%-ной α -НУК . .	15	674,1	119,6	29,0	0	0
Мандарин Уншиу						
I. Растения свободного роста (контроль) . . .	14	734,7	100	28,6	0,3	1,0
II. Растения пинцированные	15	879,4	119,6	43,0	0	0
III. Растения, пинцированные и опрыснутые 0,1%-ной α -НУК . . .	15	809,7	110,2	37,2	0	0

Из представленных в этой таблице данных видно, что на фоне весенне-летней пинцировки опрыскивание растений α -НУК дало наилучший эффект в отношении предупреждения осеннего роста. Вместе с тем, как это было показано раньше, само по себе опрыскивание α -НУК, даже

без всякой пинцировки и подрезки побегов, вызывает приостановку осеннего роста на довольно продолжительный срок и способствует переходу растений в состояние ростового покоя.

Но, с другой стороны, своевременная пинцировка citrusовых после каждого периода их роста увеличивает годовой прирост побегов и тем самым ускоряет процесс формирования кроны и вступления деревьев в пору плодоношения, особенно в годы после их обмерзания. В этом и заключается одна из главных особенностей положительного влияния пинцировки на процессы роста citrusовых культур. В нашем опыте, как видно из данных табл. 2, годовой прирост увеличился у пинцированных лимонов на 36—42% против контроля, у апельсинов и мандаринов — на 10—20%. Значительно увеличилось и число побегов в среднем на одно дерево.

Опыты со взрослыми деревьями. Для этого опыта методом таксации было отобрано в Адлерском citrusовом совхозе 60 полукарликовых деревьев и на Сочинской опытной станции 22 полукарликовых дерева лимона Новогрузинского в возрасте 13 лет. Отобранные деревья почти ничем не отличались друг от друга по мощности развития. За день до закладки опыта, т. е. 25 сентября, на всех деревьях была произведена пинцировка осеннего прироста и тщательная выломка всех молодых ростков. 26 сентября одна часть деревьев была опрыскана 0,1%-ной α -НУК (водный раствор), а другая часть не опрыскивалась и служила контролем к первой. Через 40 дней, т. е. 5—6 ноября, на каждом дереве были подсчитаны вновь образовавшиеся побеги и ростки. Результаты этого учета приведены в табл. 3.

Таблица 3

Влияние α -НУК на снижение активности осеннего роста у взрослых деревьев лимона (опрыскивание 26 сентября 1949 г., учет 5—6 ноября 1949 г.)

Варианты	Адлерский совхоз			Сочинская опытная станция			Примечание
	Число учетных деревьев	Общее количество растущих побегов	Среднее на дерево	Число учетных деревьев	Общее количество растущих побегов	Среднее на дерево	
I. Контрольные деревья	30	1724	57,46	11	509	46,27	Активный рост
II. Опрысканные 0,1%-ной α -НУК	30	244	8,13	11	106	9,63	Единичные ростки

Из табл. 3 видно, что и в опыте со взрослыми плодоносящими деревьями лимона задерживающее действие α -НУК на осенний рост сказалось довольно резко. Если на контрольных деревьях через 40 дней после пинцировки и выломки побегов вновь появилось их в среднем 46—57 на дерево, то на опрысканных деревьях их образовалось всего лишь 8—9, т. е. приблизительно в шесть раз меньше, причем это были не настоящие побеги в состоянии активного роста, как на контрольных деревьях, а лишь короткие ростки, образовавшиеся в небольшом количестве на отдельных ветках в самой верхней части кроны.

Общее состояние опытных и контрольных деревьев на 10 декабря показано на рис. 3.

Для полноты характеристики данного опыта можно добавить следующее. При появлении новых ростков, что наблюдалось приблизительно



Рис. 3. Общее состояние полукарликовых деревьев лимона на опытном участке в Адлерском citrusовом совхозе в начале зимы:

а — контрольное дерево с незаконченным ростом; б — опрысканное 26 сентября 0,1%-ной α -НУК

через три-четыре недели после первого опрыскивания, часть деревьев, главным образом из числа не учетных, находившихся в защитных рядах, была подвергнута повторной обработке 0,1%-ной α -НУК. После этого новых ростков больше не появлялось, а у имевшихся рост приостановился, причем к началу зимы самые коротенькие ростки при легком прикосновении опадали.

IV. УСТАНОВЛЕНИЕ ОПТИМАЛЬНОГО СРОКА ПРИМЕНЕНИЯ α -НАФТИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ ДЛЯ ПРЕДУПРЕЖДЕНИЯ ОСЕННЕГО РОСТА У ЛИМОНА

Исходя из биологических особенностей лимона, имеющего в годовом цикле развития три периода роста, чрезвычайно важно выяснить реакцию этого растения на воздействие α -НУК по каждому периоду в отдельности.

Иначе говоря, нужно установить оптимальный срок применения данного препарата для предупреждения осеннего роста и создания более глубокого ростового покоя у лимонных растений на осенне-зимний период. С этой целью были предприняты специальные опыты на полновозрастных плодоносящих деревьях лимона Новогрузинского.

Для опрыскивания деревьев применялась эмульсия 0,1%-ного водного раствора α -НУК и 0,5%-ного мыльно-масляного концентрата. Воздействие осуществлялось при помощи опрыскивателя «Автомат» в следующие периоды роста растений: окончания весеннего роста; интенсивного летнего роста; окончания летнего роста; активного осеннего роста.

В каждый из этих периодов было опрыснуто по два, а в некоторых случаях по три дерева. Для контроля было оставлено по одному дереву. В результате этих опытов мы получили полное подтверждение своих прежних данных, относящихся к 1945 г., когда α -НУК применялась в виде ланолиновой пасты и притом на менее распространенном у нас сорте лимона — Вилла Франка.

Прежде всего удалось установить, что у плодоносящих деревьев лимона гораздо легче вызвать остановку поступательного роста, чем у двух- и трехлетних или вообще у молодых растений, обладающих сильным ростом. Чем ближе растение находится к естественному окончанию весеннего или же летнего роста, тем скорее и на более длительный срок оно переходит под воздействием α -НУК в фазу роста, обуславливающую наступление покоя. Выяснилось также, что тормозящее рост действие α -НУК проявляется гораздо резче при опрыскивании (в период окончания летнего прироста) всей кроны растения, нежели при обработке ланолиновой пастой одних только верхушек побегов. Было также замечено, что влияние α -НУК строго полярно, т. е. что ее действие распространяется преимущественно в базальном направлении по стеблю и не сказывается на побегах, расположенных рядом на той же ветке, но не подвергнутых опрыскиванию. Отсюда может быть сделан практический вывод: чтобы предупредить осенний рост лимона и перевести целиком все растение в состояние ростового покоя, необходимо в период окончания летнего роста побегов произвести опрыскивание α -НУК всей кроны дерева.

Рассмотрим теперь из последнего опыта отдельные типичные случаи реакции деревьев лимона на обработку α -НУК в различные периоды их роста.

Опрыскивание в период окончания весеннего роста. Основная масса побегов в кроне закончила свой рост в длину 15 июня. Последующего поступательного роста не наблюдалось все лето. Через три месяца после опрыскивания, т. е. 15 сентября, возобновили свой рост все вегетативные побеги и в первую очередь те из них, которые находились в верхней части кроны. Основная же масса плодовых побегов начала вегетировать только весной следующего года. Приблизительно через один месяц после опрыскивания листья опытных деревьев приобрели темнозеленую окраску, которая сохранилась до следующего вегетационного периода. Побеги контрольного дерева отличались светлозеленой окраской листьев и сохраняли обычный для лимона ритм роста.

Опрыскивание в период интенсивного летнего роста. Проводилось в два срока — 5 и 15 августа. Для каждого срока опрыскивания было взято по два опытных и по одному контрольному дереву. Через неделю после первого опрыскивания (5 августа) поступательный рост побегов приостановился, и только 25 сентября, через 50 дней, наблюдалось возобновление роста на единичных побегах (всего у 11 побегов на двух опытных деревьях). Остальные побеги возобновили рост только весной следующего года, одновременно с побегами контрольного дерева.

При опрыскивании деревьев 15 августа, когда побеги находились ближе к окончанию летнего роста, тормозящее действие препарата сказа-

лось сильнее: ни один побег до начала зимы в рост не тронулся, и лишь весной следующего года возобновили рост все побеги, наравне с контрольными. Таким образом, третий, осенний, рост у этих деревьев был полностью снят. Рост побегов в толщину в первое время после опрыскивания продолжался весьма интенсивно, что обеспечило хорошее их вызревание. Побеги контрольных деревьев имели три обычных периода роста, причем осенний прирост не пинцировался и к началу зимы не вызрел.



а

б

Рис. 4. Лимонные деревья перед уходом в зиму

а — контрольное, продолжающее вегетировать; б — с заторможенным осенним ростом после опрыскивания 0,1%-ной α -НУК

Опрыскивание в период окончания летнего роста. Опрыскивание было произведено 5 сентября, когда у большинства побегов началось образование верхушечной почки, что свидетельствовало об окончании летнего роста побегов в длину, но верхние листья были еще молодые. Здесь, как и в предыдущем опыте, ни один побег в кроне опрыснутых деревьев не возобновил роста до весны следующего года. Рост в толщину и в этом случае был стимулирован; поэтому все побеги летнего прироста хорошо вызрели, включая и самую верхушку с верхней парой листьев. Контрольные растения продолжали вегетировать, и к началу зимы большинство побегов в верхней зоне кроны оставалось в фазе поступательного роста (рис. 4).

Следовательно, опрыскивание растений α -НУК в начале сентября, т. е. в период окончания летнего роста, вызвало приостановку вегетации растений почти за три месяца до начала зимы, и, таким образом, осенний (третий) рост у этих деревьев был полностью предупрежден.

Необходимо отметить, что опрыскивание деревьев в указанные три периода вызвало скручивание молодых не закончивших рост листьев. Однако впоследствии листовые пластинки почти полностью выпрямлялись, вызревали, но не увеличивались в размере, и имели очень утолщенные черешки. Утолщение черешков наблюдалось также и на всех остальных листьях, которые закончили свой рост задолго до опрыскивания. На листьях контрольных деревьев этих явлений отмечено не было.

Опрыскивание в период активного осеннего роста деревьев было произведено 20 октября, когда верхушки побегов третьего прироста имели буроватую антоциановую окраску, и вызвало уже через сутки эпинастию не закончивших свой рост листьев и винтообразное скручивание верхушек молодых растущих побегов. Спустя неделю на опрысканных деревьях можно было наблюдать депрессию роста побегов осеннего прироста. Ростовые процессы у вегетирующих побегов и молодых листочков замерли, и растения пришли как бы в анабиотическое состояние. В то же время все процессы роста и вызревания побегов и листьев у контрольных деревьев продолжались, хотя и медленно, до наступления холодной погоды.

Следовательно, при опрыскивании деревьев α -НУК в позднелесенний период хотя и вызывается приостановка поступательного роста, но при пониженных положительных температурах эта приостановка роста уже не может способствовать дифференциации тканей побегов и листьев. Находясь к моменту воздействия в фазе поступательного роста, ткани, при пониженных температурах, уже не могут перейти в следующую фазу — роста в толщину, и их дальнейшее развитие приостанавливается. В результате опрыскивания деревьев α -НУК во второй половине октября побеги осеннего прироста не вызревают и не приобретают упругости и прочности, как при опрыскивании в более ранние периоды их роста, а в зимний период, как будет показано дальше, такие деревья иногда повреждаются заморозками и морозами даже сильнее, чем контрольные, не опрысканные. Отсюда вытекает, что опрыскивание α -НУК в период активного осеннего роста, по крайней мере во второй половине октября и позже, не может дать положительного эффекта.

V. ВЛИЯНИЕ α -НАФТИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ НА МОРОЗОСТОЙКОСТЬ ЦИТРУСОВЫХ

Из описанных нами до сих пор опытов не трудно видеть, что применением α -НУК на фоне общепринятого агрокомплекса мероприятий по уходу за цитрусовыми можно действительно предупредить осенний рост у этих растений, особенно у лимона, за два-три месяца до наступления зимы. Было также отмечено, что растения с заторможенным осенним ростом переходят в фазу более глубокого ростового покоя на зимний период, но в отдельные годы — при затяжной и теплой осени — требуется повторное опрыскивание деревьев, так как часть побегов пробуждается к росту.

Естественно было ожидать, что такие деревья с заторможенным осенним ростом должны переносить зиму гораздо легче и с меньшими повреждениями. Для проверки этого предположения нами в течение трех лет были проведены опыты и наблюдения над морозостойкостью различных по возрасту опытных и контрольных растений в естественных условиях перезимовки. Но для того, чтобы иметь правильное представление о природной морозостойкости цитрусовых, нелишне перед изложением опытов привести данные из литературных источников и личных наблюдений

Таблица 4
Критические температуры повреждаемости взрослых деревьев цитрусовых
(по данным Г. Т. Селянинова и других авторов)

Виды и сорта	Гибель всех листьев и отмерзание годового прироста	Отмерзание двухлетних веток	Отмерзание всей кроны	Полная гибель до места окуливания
Лимон Новогрузинский	-5,-6°	-6,-7°	-7,-8°	-8,-9°
Апельсин Вашингтон Навел	-6,-7°	-7,-8°	-8,-9°	-10,-11°
Мандарин Уншу	-7,-8°	-9,-10°	-10,-11°	-12°

о критических температурах повреждаемости тех видов и сортов, которые были объектами наших экспериментов (табл. 4).

Из приведенных данных видно, что лимон наиболее чувствителен к морозу, мандарин наиболее устойчив, а апельсин занимает промежуточное положение. Морозы -12° и ниже в субтропических районах Черноморского побережья Кавказа бывают только в исключительные холодные зимы, приблизительно один раз в 15—20 лет, однако заморозки до $-5,-7^\circ$ случаются гораздо чаще (два-три раза в десятилетие), особенно в Сочи-Адлерском районе. Поэтому любые технически доступные приемы, при помощи которых можно в нормальные зимы повысить устойчивость растений хотя бы на один градус, могут быть рекомендованы при возделывании цитрусовых как в старых, так и в новых районах их культуры.

Именно с этих позиций мы и будем рассматривать результаты наших опытов по изучению влияния на морозостойкость цитрусовых α -НУК, которая применялась как отдельно, так и в комплексе с другими приемами, способствующими повышению устойчивости растений.

Опыты 1946—1947 гг. Для этих опытов были использованы четыре группы растений: 1) двухлетние порослевые растения лимона Кузнера; 2) двухлетние саженцы лимона Новогрузинского, привитые на *Poncirus trifoliatus*; 3) трехлетние сеянцы лимона Вилла Франка, выращенные из семян; 4) взрослые деревья лимона Новогрузинского на подвое *P. trifoliatus*.

Обработка α -НУК первых трех групп растений проведена 12—15 августа в Сухуми, четвертой группы — 5 сентября в Сочи по схеме: I—контроль (без воздействия), II—обмазка верхушек побегов 1,5%-ной пастой α -НУК, III — опрыскивание растений 0,1%-ной эмульсией α -НУК.

Опыт с первыми тремя группами растений был заложен почти на три недели раньше оптимального срока применения α -НУК. А так как в ноябре, декабре и январе большинство дней было теплых, со среднесуточной температурой воздуха от $12,5$ до $5,4$ и абсолютным максимумом от $25,5$ до $12,8$, то внешние условия не благоприятствовали переходу растений в фазу более глубокого ростового покоя (независимо от вызванного обработкой α -НУК). Поэтому во второй половине декабря в ряде случаев наблюдалось возобновление роста и появление бутонов. Учет возобновляемости роста, проведенный 15 января на двухлетней прикорневой поросли лимона Кузнера, показал, что у контрольных растений из общего числа побегов имелось растущих 28,5%, у обработанных пастой тронулось в рост 12,1% побегов, у опрысканных эмульсией только 5%.

Приблизительно такая же картина наблюдалась и у других групп растений молодого возраста, в то время как у взрослых (плодоносящих) деревьев лимона, находившихся на опытном участке в Сочи, рост побегов

наблюдался только на контрольных экземплярах. Вместе с тем на обработанных растениях всех групп (за исключением сеянцев) в ряде случаев наблюдалось заложение бутонов даже на жировых побегах; на таких же побегах контрольных деревьев этого не было отмечено.

Зима 1946/47 г. отличалась сравнительно устойчивой мягкостью. В декабре имелось две волны непродолжительных похолоданий с абсолютным минимумом -5° . Кратковременных похолоданий в январе было четыре, с абсолютным минимумом $-5^{\circ},5$ и снеговым покровом до 25 см. Наибольшая волна холода имела место в феврале, когда на Сухумском опытном участке абсолютный минимум достигал $-6,0, -7^{\circ},2$, продолжительностью от 2 до 4 часов. На Сочинском опытном участке в то же время температура не падала ниже $-5^{\circ},5$.

Учет степени повреждения растений, проведенный после декабрьских и январских заморозков, представлен данными табл. 5.

Таблица 5

Степень повреждения морозами годового прироста на различных по возрасту растениях лимонов с заторможенным ростом и контрольных (зима 1946/47 г.)

Варианты опыта	Число растений в опыте	Общее число побегов годового прироста	Из них поврежденных при $-5^{\circ},5$ С	
			число	в %
А. Двухлетние порослевые растения лимона Кузнера				
I. Контроль	38	470	175	37,20
II. Обмазка верхушек 1,5%-ной пастой α -НУК	33	432	85	19,67
III. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	33	370	35	9,48
Б. Двухлетние привитые саженцы лимона Новогрузинского				
I. Контроль	80	686	332	48,40
II. Обмазка верхушек 1,5%-ной пастой α -НУК	80	612	42	6,86
III. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	80	595	2	0,33
В. Трехлетние сеянцы лимона Вилла Франка				
I. Контроль	80	1014	722	71,20
II. Обмазка верхушек 1,5%-ной пастой α -НУК	80	886	629	70,99
III. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	80	860	369	42,90
Г. Плодоносящие деревья лимона Новогрузинского				
I. Контроль	3	1087	486	40,11
II. Обмазка верхушек 1,5%-ной пастой α -НУК	3	919	23	2,50
III. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	3	910	4	0,44

Как видно из этой таблицы, при заморозке $-5^{\circ},5$, длившемся около 5 часов, было повреждено однолетних побегов: у двухлетних порослевых растений лимона Кузнера на контрольной делянке 37,2%, на опрыснутой 0,1%-ной α -НУК — 9,48%; у двухлетних саженцев лимона Новогрузинского в контроле было повреждено 48,4% побегов, у растений опрыснутых — 0,33%; у трехлетних сеянцев лимона Вилла Франка вымерзло однолетних побегов на контрольных растениях 71,2%, на опрыснутых — 42,9%; у взрослых плодоносящих деревьев лимона Новогрузинского



Рис. 5. Взрослые деревья лимона Новогрузинского после перезимовки при $-5^{\circ},5$ С:
а — контрольное; б — опрыснутое 5 сентября 1946 г. 0,1%-ной α -НУК

на контрольных экземплярах имелось поврежденных побегов последнего прироста 40,11%, у опрыснутых α -НУК — всего лишь 0,44% (рис. 5).

Таким образом, во всех группах наиболее пострадали контрольные растения, не подвергнутые обработке α -НУК. Что касается поведения отдельных групп растений, то наименее морозостойкими оказались сеянцы лимона Вилла Франка, тогда как у прикорневой поросли, а также у двухлетних саженцев, привитых на трифолиате, выявилась большая устойчивость. Самую высокую устойчивость проявили взрослые деревья лимона на подвое трифолиата.

Из числа обработанных растений по всем группам наиболее устойчивыми оказались растения, опрыснутые эмульсией 0,1% α -НУК и 0,5% агара. Метод обработки ланолиновой пастой (вариант II) оказался технически громоздким и менее эффективным, нежели опрыскивание целиком всего растения.

В зиму 1946/47 г. действие опрыскивания α -НУК на морозостойкость трехлетних сеянцев лимона еще более резко проявилось при падении температуры до $-7^{\circ},2$ (табл. 6).

Таблица 6

Влияние α -НУК на морозостойкость трехлетних сеянцев лимона Вилла Франка (воздействие — 15 августа 1946 г., учет — 27 мая 1946 г.)

Варианты опыта	Число учетных растений	Степень повреждения при $-7^{\circ},2\text{ C}$					
		растений, вымерзших до корня		растений, потерявших все побеги		уцелевших, со слабым повреждением годового прироста	
		число	в %	число	в %	число	в %
I. Контроль	80	66	82,5	14	17,5	Не оказалось	
II. Обмазка верхушек побегов 1,5%-ной пастой α -НУК	80	51	63,7	11	13,8	18	22,5
III. Опрыскивание всего растения 0,1%-ной эмульсией α -НУК	80	17	21,3	19	23,7	44	55,0

Из сопоставления данных табл. 6 видно, что в контрольном варианте вымерзло до корня 82,5% растений (рис. 6, а); у остальных растений этого варианта наблюдалось полное отмерзание всех побегов и основательное повреждение стволиков. С другой стороны, при опрыскивании

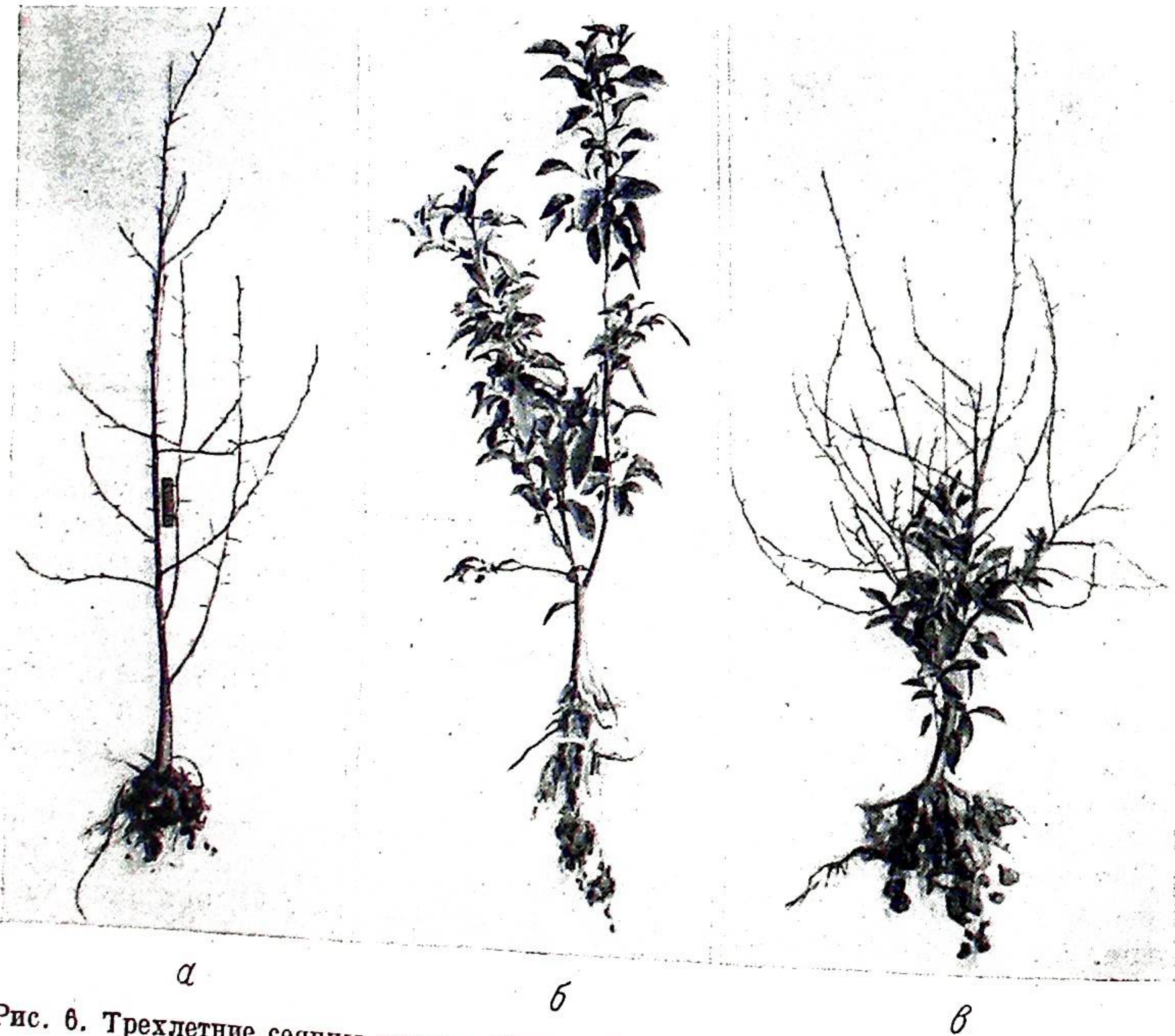


Рис. 6. Трехлетние сеянцы лимона Вилла Франка после перезимовки при $-7^{\circ},2\text{ C}$: а — контрольное растение; б, в — опрысканные 0,1%-ной эмульсией α -НУК

α -НУК (вариант III) вымерзло до корня всего лишь 21,3% растений и почти целиком сохранилось 55% растений (рис. 6, б), если не считать слабого повреждения годового прироста и частичной потери листьев. У остальных 23,7% из числа опрысканных хотя и наблюдалось отмерзание всех побегов (рис. 6, в), но стволики оставались почти неповрежденными или же имели небольшие участки отмершей коры в верхней зоне штамбика.

В эту зиму во всех группах опытных растений наряду с общим учетом повреждений проводились наблюдения за характером отмирания поврежденных частей. В результате наблюдений выяснилось, что сразу после окончания морозного периода и наступления более теплой погоды обнаруживается гибель последнего прироста с листьями. Дальнейшие повреждения проявляются в течение двух месяцев после критических похолоданий. В первую очередь усыхает основание черешка листа, иногда при вполне здоровой листовой пластинке. Повреждение даже части черешка приводит позднее к усыханию и опадению всего листа. Такой листопад происходит в наиболее теплые весенние дни. При более сильных повреждениях, кроме отмирания годового прироста и всех листьев, постепенно обнаруживается побурение участков коры в пазухах листьев на побегах и ветках более старшего возраста. Иногда такое побурение и отмирание захватывает участок коры вокруг всего побега или целой ветки в форме кольца, и в таком случае побег или ветка, казавшиеся вначале здоровыми, впоследствии засыхают.

Дальнейшими опытами и наблюдениями следовало бы выяснить ближайшие причины описанных явлений, так как частая потеря листьев в нормальные для субтропиков зимы значительно снижает урожай цитрусовых культур.

Опыты 1947—1948 гг. В этих опытах, которые были заложены в начале осени 1947 г., имелось по 60 растений лимона, мандарина и апельсина двухлетнего возраста и 15 плодоносящих деревьев лимона в возрасте двенадцати лет. Одна половина двухлетних растений была 12 сентября 1947 г. опрыскана 0,1%-ным водным раствором α -НУК, а другая не опрыскивалась и служила контролем к первой. Кроме того, опрысканные и контрольные растения в свою очередь были разделены на две почти равные группы, одну из которых на зиму укрывали марлей в два слоя, а другую не укрывали. Опрыскивание плодоносящих деревьев произведено 10 сентября 1947 г., причем все деревья (опрысканные и контрольные) были в конце ноября укрыты на зимний период двухслойной марлей.

Зима 1947/48 г. была весьма неблагоприятной для растений. Большинство дней октября были холодные: минимальная температура воздуха составляла $+3^{\circ},4$, на поверхности почвы зафиксирован заморозок в $-1^{\circ},3$. Но, с другой стороны, декабрь, январь и февраль были намного теплее против средней многолетней температуры этих месяцев для Сочи. В декабре, например, температура в течение 17 дней повышалась до 15° с максимумом 15 декабря в $21^{\circ},8$. Это длительное повышение температуры вызвало в декабре цветение акации деальбата, алычи, персика, некоторых сортов сливы, японской вишни и других растений культурной и дикой флоры, цветение которых обычно протекает в феврале — марте.

Описанные метеорологические условия привели к снижению морозостойкости не только цитрусовых, но и многих других субтропических растений. Поэтому первый заморозок, происшедший 25 декабря, с абсолютным минимумом на опытном участке $-5^{\circ},2$, вызвал обмерзание листьев и последнего прироста почти у всех растений, как опрысканных, так и контрольных, причем укрытые марлей в два слоя пострадали меньше.

Последующий теплый период января и февраля способствовал возникновению у растений сокодвижения и начала вегетации, а следовательно, и еще большему снижению их морозостойкости. У фундука, японской вишни, алычи, некоторых сортов персика и у других растений в первой декаде марта уже наблюдалось распускание вегетативных почек и появление листьев; у тунгового дерева, груши Сеянец Киффера, сливы и многих декоративных кустарников было отмечено начало распускания листовых почек.

Вторая волна холода возникла 17 марта 1948 г. внезапно, при проявлении во вторую половину ночи после снегопада и при ветре 4 м/сек. Снеговой покров на территории опытного участка достиг 8 см. Абсолютный

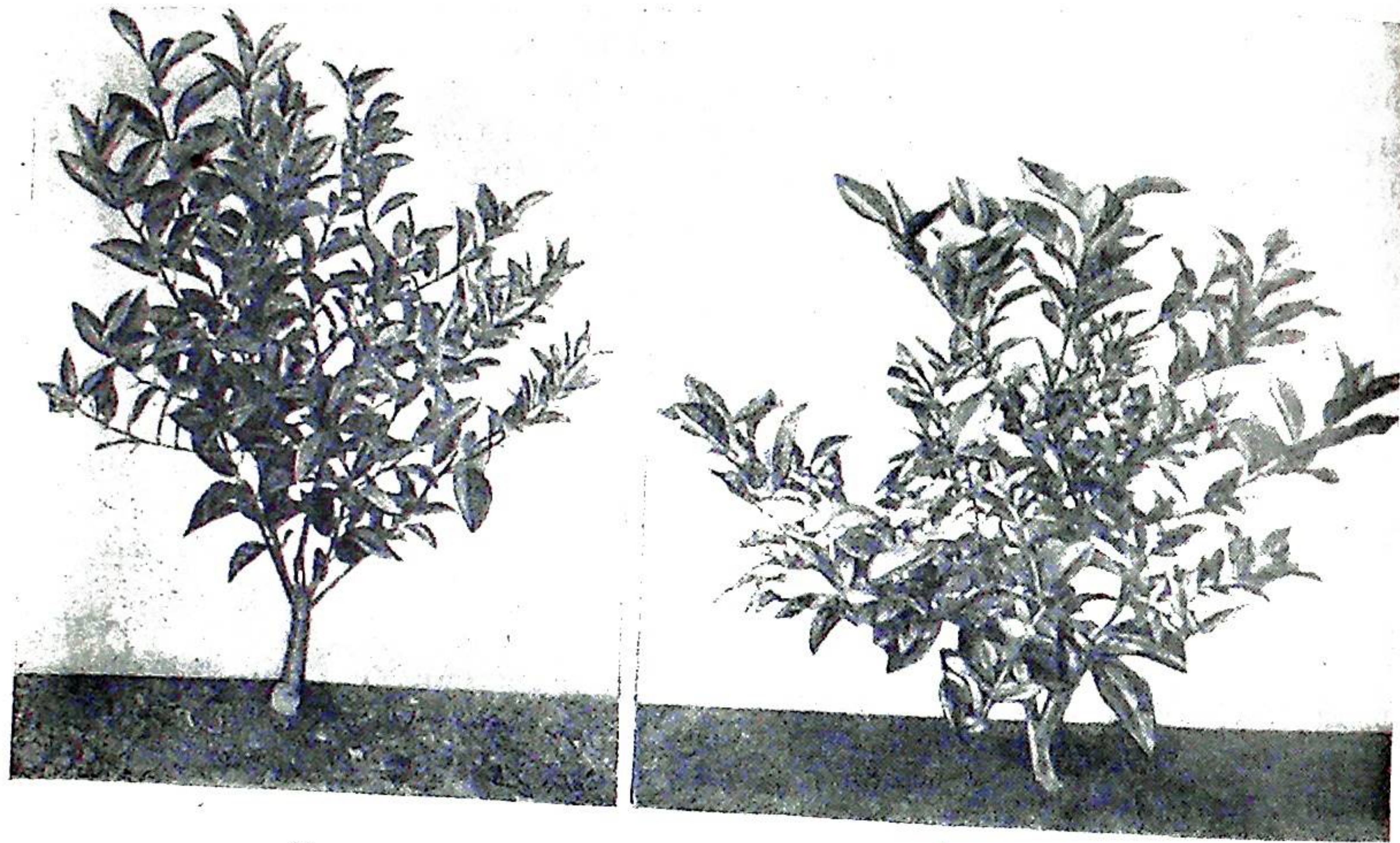


Рис. 7. Двухлетние растения с однолетней кроной, восстановленной в течение лета после сильного обмерзания:
а — апельсин; б — лимон.

минимум в этот день на опытном участке был $-8^{\circ},9$. Все это привело к еще большему обмерзанию растений, чем в декабре. Различий в морозостойкости между опрыснутыми и контрольными растениями двухлетнего возраста и в этом случае обнаружено не было (табл. 7).
Больше того, как видно из табл. 7, почти не было различий в степени повреждения даже между отдельными видами citrusовых (лимон, апельсин), хотя известно, что апельсин более морозостоек, чем лимон. Исключение в данном опыте и в данную зиму составил мандарин, который пострадал несколько меньше, особенно при укрытии марлей в два слоя. Однако у контрольных и опытных вариантов степень повреждения была одинакова. Это еще раз говорит о том, что к началу мартовского похолодания все двухлетние растения в данном опыте уже были выведены из состояния ростового покоя погодными условиями, предшествовавшими заморозкам.
Ввиду основательного повреждения растений последние были 12—15 мая 1948 г. обрезаны на пенек с оставлением штамбика в 10—15 см.

Прикорневая часть штамбика не была повреждена, так как растения у основания были на зиму окучены землей на высоту 20—25 см. В течение лета у обрезанных таким образом растений удалось восстановить крону

Таблица 7

Данные учета повреждения морозами двухлетних растений citrusовых в зиму 1947/48 г. по вариантам опыта
(опрыскивание — 12 сентября 1947 г., учет — 5—10 мая 1948 г.)

Варианты опыта	Деревья на зиму не укрывались		Деревья укрывались марлей в два слоя		
	учетных деревьев	% повреждения в среднем на одно дерево	учетных деревьев	% повреждения в среднем на одно дерево	
		листья		прирост 1946/47 г.	листья

	Лимон Новогрузинский					
Контроль	16	100	96,7	14	100	90,1
Опрыскивание 0,1%-ным водным раствором α -НУК	16	100	97,9	14	100	90,3
	Апельсин Вашингтон Навел					
Контроль	16	100	95,4	13	99,6	84,5
Опрыскивание 0,1%-ным водным раствором α -НУК	16	92,3	97,7	14	99,7	83,3
	Мандарин Уншиу					
Контроль	15	99,7	83,3	13	78,9	37,2
Опрыскивание 0,1%-ным водным раствором α -НУК	16	99,6	80,5	14	83,2	35,1

полностью, что позволило осенью 1948 г. заложить на этих же растениях повторный опыт (рис. 7).

Если молодые (двухлетние) растения, всегда отличающиеся меньшей устойчивостью, обнаружили в этом опыте одинаковую степень повреждения по обоим вариантам, то взрослые (плодоносящие) деревья лимона реагировали на мартовское похолодание неодинаково (табл. 8).

Из представленных в табл. 8 данных видно, что у контрольных деревьев произошло обмерзание кроны на 80%; у деревьев, опрыснутых в начале осени эмульсией, содержащей 0,1% α -НУК и 0,5% мыльно-масляного концентрата, крона обмерзла на 60%; и, наконец, у деревьев, опрыснутых в тот же период водным раствором 0,1% α -НУК с агаром, без добавления мыльно-масляного концентрата, наблюдалось обмерзание кроны всего лишь на 20%. К этому следует добавить, что опрыснутые деревья варианта III имели обмерзшую древесину только до четвертого-пятого порядков ветвления, т. е. значительно меньше против контрольных,

и восстановили крону к осени того же года. Контрольные же деревья к осени крону не восстановили (рис. 8).

Опыты 1948—1949 г. Эти опыты подразделялись на лабораторно-полевые и производственные. Первые проводились на экспериментальной базе Сочинской опытной станции, на 250 двухлетних растениях лимона, апельсина и мандарина, имевших однолетнюю крону (см. рис. 7), и на 90 взрослых деревьях этих же культур. Половина растений из общего числа опрыскивалась α -НУК.

Таблица 8

Степень повреждения двенадцатилетних деревьев лимона Новогрузинского в зиму 1947/48 г. по вариантам опыта
(обработка — 10 сентября 1947 г., учет повреждений — 20—25 мая 1948 г.)

Варианты опыта	Учетных деревьев	% обмерзания в среднем на дерево				
		листья	побеги прироста 1947 г.	двух-летняя древесина	трех-летняя древесина	обмерзание кроны
I. Контроль	5	100	97	83	80	80
II. Опрыскивание эмульсией (0,1% α -НУК + мыльно-масляный концентрат 0,5%) . .	5	99	94	85	80	60
III. Опрыскивание водным раствором (0,1% α -НУК + агар 0,5%) . .	5	99	89	30	20	20

Производственные опыты с культурой лимона были размещены от Сочи до Сухуми в следующих совхозах: Сочинском плодовом имени В. И. Ленина, Адлерском цитрусовом, Гагринском имени Л. П. Берия и Гульрипшском имени Ильича¹. В этих совхозах под опыты было занято всего 5 га насаждений, причем на одной половине этой площади (2,5 га) деревья опрыскивались 0,1%-ной α -НУК, а на другой не опрыскивались и служили контролем.

В подавляющем большинстве случаев опрыскивание деревьев α -НУК проведено сравнительно поздно, в третьей декаде октября, что весьма снизило его эффективность. Выбор такого позднего срока опрыскивания в этих опытах объясняется неблагоприятными условиями погоды ранней осени 1948 г. и техническими причинами.

По повторяемости заморозков и снижению температуры в районах расположения опытов зиму 1948/49 г. можно характеризовать как среднюю холодную. Она не отличалась ни длительностью морозных периодов, ни обилием теплых дней. Так, например, на Сочинском опытном участке дней с отрицательной температурой воздуха на высоте 0,5 м от поверхности почвы было всего 34, из них в декабре 6, с абсолютным минимумом $-7^{\circ},4$, в январе 15 дней, с предельным понижением до $-6^{\circ},8$, и в феврале 13 дней, с абсолютным минимумом $-7,8$ и $-8^{\circ},5$. В производственных опытах самая низкая температура наблюдалась на опытных участках в Сочинском и Адлерском совхозах, где она достигала в феврале

¹ В двух последних совхозах опыты были заложены Д. П. Снегиревым.

$-9,2$ и $-9^{\circ},4$; в остальных двух совхозах за весь зимний период температура не опускалась ниже $-6,5$ и $6^{\circ},8$.

Предельно низкие температуры декабря, января и февраля на всех опытных участках были непродолжительны, но в большинстве случаев сопровождалась северным или северо-западным ветрами со скоростью от 4 до 12 м/сек и пониженной относительной влажностью воздуха, доходившей в отдельные дни до 35—40%.

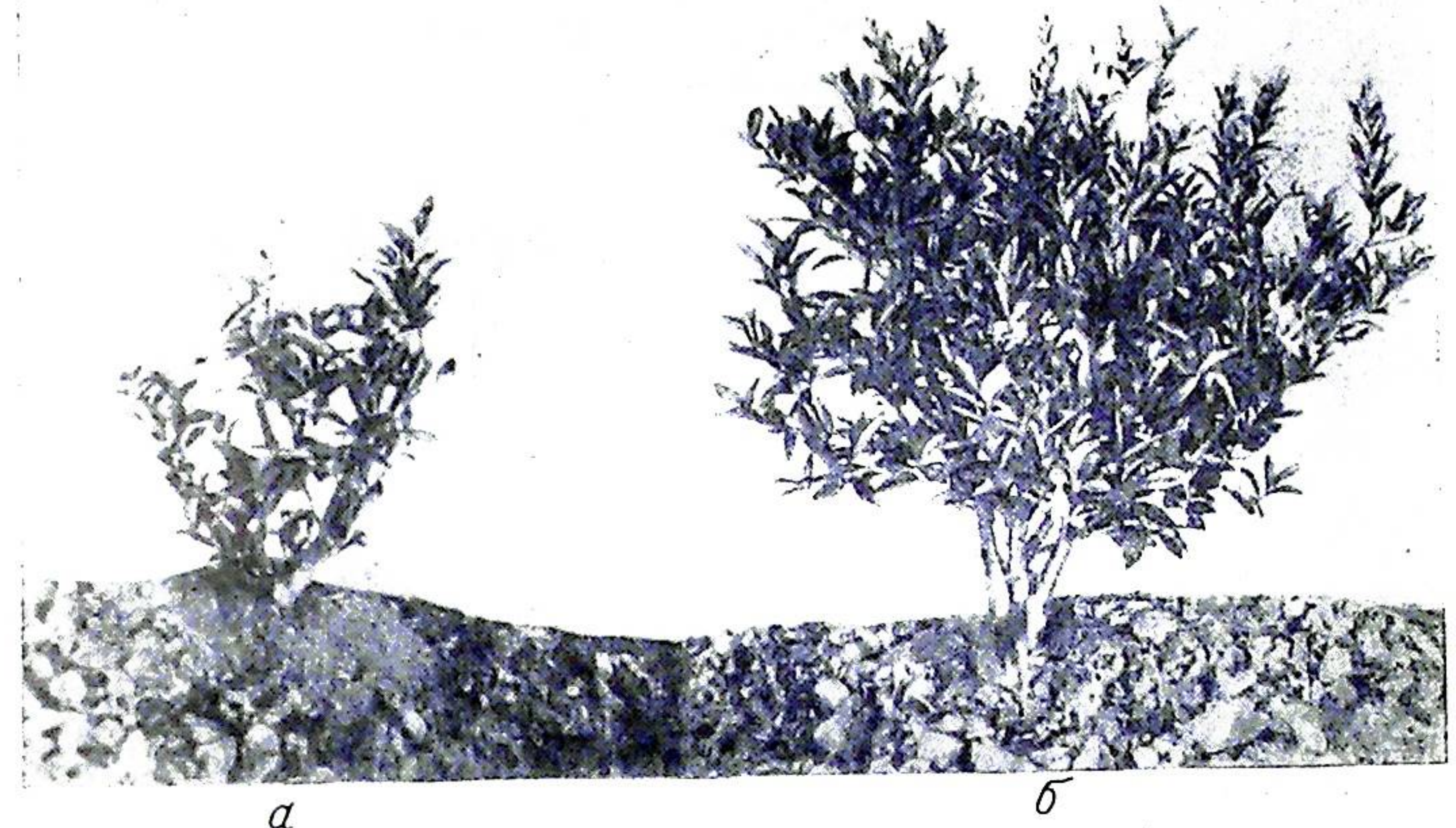


Рис. 8. Деревья лимона Новогрузинского:

а — контрольное, не восстановившее крону; б — опытное, восстановившее крону к осени, после обмерзания

На всех без исключения опытных участках в течение апреля — мая 1949 г. проведен учет степени повреждения растений заморозками и морозами. В результате собран большой фактический материал, при тщательном анализе которого, с учетом сопутствующих метеорологических факторов, не обнаружено положительного эффекта от опрыскивания α -НУК, что следует поставить в связь со слишком поздней обработкой растений.

В производственных опытах в эту зиму серьезных повреждений деревьев вообще не выявлено, а наблюдался лишь то больший, то меньший, в зависимости от местоположения участков, процент обмерзания листьев и верхних частей побегов годового прироста и притом почти в одинаковой степени как на контрольных, так и на опрысканных деревьях. Исключение в этом отношении составляют опыты с лимоном в Адлерском цитрусовом совхозе и с апельсином на опытной станции в Сочи, где при одинаковом повреждении листьев процент повреждения побегов годового прироста у опрысканных деревьев был несколько ниже, несмотря на позднюю обработку — 27—30 октября (табл. 9).

В некоторых опытах деревья, опрысканные в позднеосенний период (28—30 октября 1948 г.), перенесли зиму даже хуже контрольных (несколько большая потеря листьев). Значительно меньше поврежденных побегов (на 29%) против контроля наблюдалось только в одном опыте, в котором взрослые деревья лимона были опрысканы α -НУК 29—30 сентября, на месяц раньше, чем в других хозяйствах.

В опытах с двухлетними растениями, проведенных на Сочинской опытной станции, результаты перезимовки сходны с результатами опытов, проведенных в совхозах. Следует при этом отметить, что в опытах с двухлетними растениями лимона при абсолютном минимуме $-8^{\circ},5$ вовсе не пострадали побеги только на тех растениях из числа опрыснутых и контрольных, которые были укрыты на зиму тремя слоями марли, а в дни с заморозками подвергались обогреву 75-ваттными электролампами, по одной на растение. Потеря листьев на фоне обогрева составила у контрольных растений 30%, у опрыснутых — 22%.

Таблица 9

Степень повреждения заморозками цитрусовых деревьев

Варианты опыта	Деревья на зиму не укрывались		Деревья укрывались марлей в два слоя			
	учетных деревьев	% повреждения в среднем на дерево		учетных деревьев	% повреждения в среднем на дерево	
		листья	побеги годового прироста		листья	побеги годового прироста

Лимон Новогрузинский,
возраст 12 лет (абсолютный минимум
на участке — $9^{\circ},2$)

I. Контрольные деревья	14	97,65	13,90	15	45,27	4,57
II. Опрыснутые 0,1%-ной α -НУК	14	98,36	9,02	15	32,00	2,24

Апельсин № 511,
возраст 12 лет (абсолютный минимум
на участке — $7^{\circ},8$)

I. Контрольные деревья	12	60,0	13,7	В опыте не было		
II. Опрыснутые 0,1%-ной α -НУК	15	60,0	7,6	В опыте не было		

Значительно лучше перезимовали двухлетние деревца мандарина под марлевыми покровами в два слоя. В этом случае обмерзания побегов при $-8^{\circ},5$ не обнаружено, но контрольные экземпляры потеряли в среднем 33% листьев, в то время как опрыснутые 0,1%-ной α -НУК — всего лишь 19%, почти в два раза меньше.

VI. ВЛИЯНИЕ α -НАФТИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ НА ЦВЕТЕНИЕ И ПЛОДОНОШЕНИЕ ЦИТРУСОВЫХ

В условиях Черноморского побережья Кавказа цитрусовые деревья, особенно лимоны, нередко проявляют склонность к буйному вегетативному росту, сопряженному с почти полным отсутствием цветения и плодоношения. Деревья, находящиеся в таком состоянии, называются жирующими (рис. 9, а). Но и нормально плодоносящие деревья очень часто в этих условиях образуют в верхней части кроны, особенно после повреждения заморозками, быстро растущие вегетативные побеги, на которых без хирургического вмешательства (обрезки, пинцировки и пр.) цветочные почки обычно не закладываются и которые называются жировыми или

водяными (рис. 9, б). Таких деревьев лимона с массой жировых побегов и крайне скудным плодоношением насчитывается в ряде колхозов и совхозов субтропической зоны около 80%. Поэтому в своих опытах мы сделали попытку найти способ превращения подобных деревьев в нормально плодоносящие, не прибегая при этом к обрезке кроны, которая обычно в таких случаях применяется для создания (наращивания) репродуктивных ветвей.



Рис. 9. Деревья лимона Новогрузинского:

а — жирующее, слабо плодоносящее; б — нормальное, но несущее в верхней части кроны массу жировых побегов

Предшествующими опытами было установлено, что опрыскивание лимонных деревьев α -НУК с целью предупреждения осеннего роста их и повышения морозостойкости не оказывает вредного действия на рост и развитие растений после перезимовки. Наоборот, наблюдениями обнаружено, что цветение и плодообразование у опрыснутых деревьев усиливаются. Это послужило основанием для постановки опытов по стимулированию закладки цветочных почек как на жирующих деревьях, так и на отдельных сильнорослых вегетативных побегах, часто встречающихся в кроне нормально растущих деревьев.

Остановимся сначала на опытах с жировыми побегами. На рис. 10, а изображен один из них, образовавшийся летом 1946 г. В течение зимы 1946/47 г. верхушечная точка роста этого побега отмерла, и весной 1947 г. тронулись в рост его пазушные почки. Как видно на снимке, сделанном 17 мая 1947 г., все эти боковые побеги — вегетативные. Таков был нормальный, типичный вид жировых побегов, не подвергавшихся обработке α -НУК.

На рис. 10, б мы видим другой жировой побег, который образовался одновременно с первым, но 5 сентября 1946 г. был опрыснут эмульсией, содержащей 0,1% α -НУК и 0,5% мыльно-масляного концентрата. И у этого жирового побега в верхней части его из пазушных почек весной 1947 г. образовались боковые побеги, но, как показывает снимок,

сделанный тоже 17 мая 1947 г., все эти побеги репродуктивные: они несут бутоны или уже распустившиеся цветки. Количественный учет образования бутонов на жировых побегах приведен в табл. 10.

На некоторых побегах в каждом варианте опыта 17 мая 1947 г. были срезаны верхушки длиной до 20 см. На оставшихся при материнском растении обезглавленных побегах, в верхней части их, через одну неделю тронулись в рост пазушные почки. Эти почки у варианта I оказались вегетативными, у варианта II — репродуктивными.

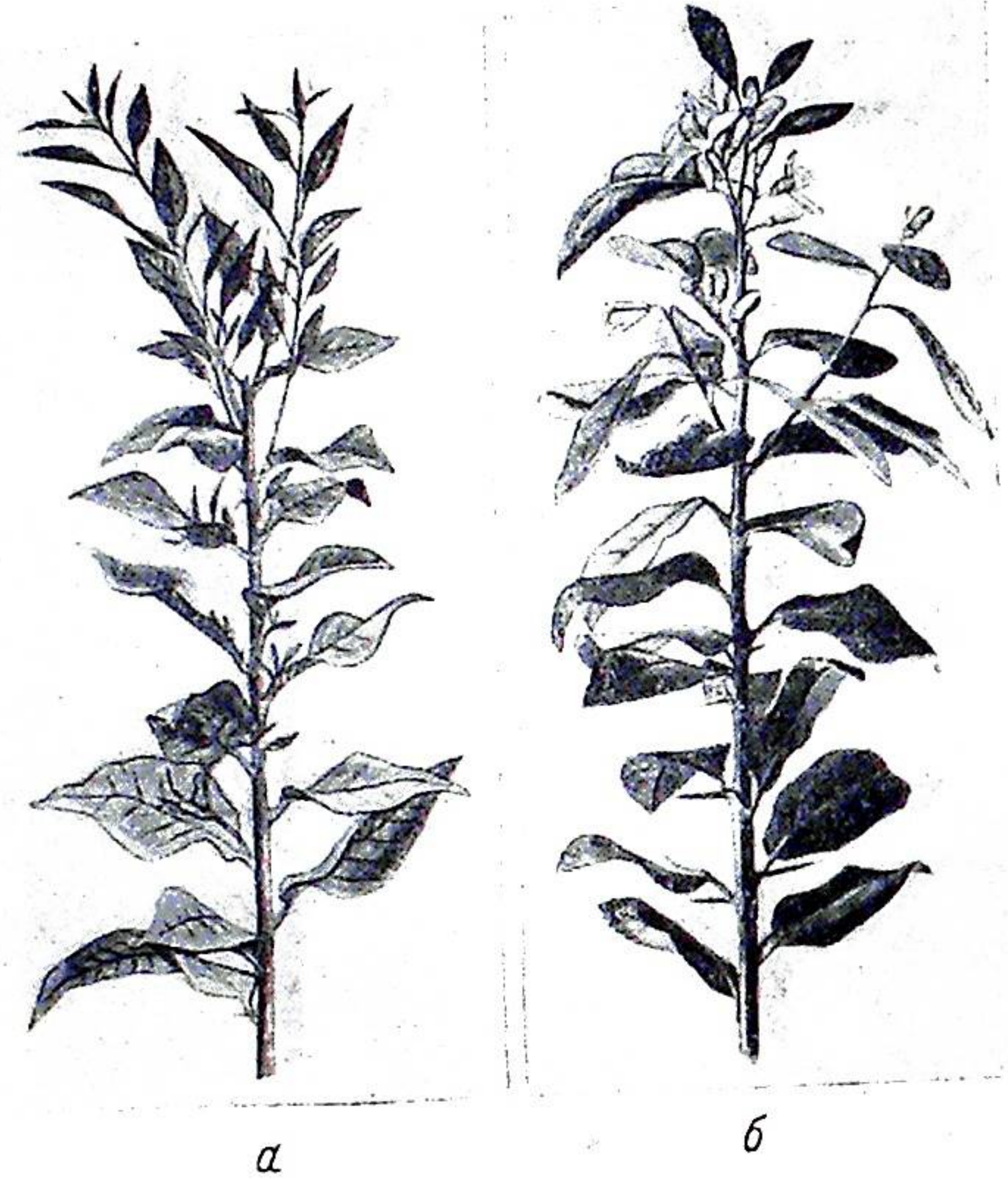


Рис. 10. Верхняя часть жировых побегов лимона: а — контрольный, без бутонов; б — опрыснутый в начале осени α -нафтилуксусной кислотой, образовал весной бутоны и цветки

Таким образом, однократного опрыскивания слабым раствором α -НУК оказалось достаточно, чтобы радикально изменить весь процесс развития пазушных почек у жировых побегов лимонного дерева и превратить их из вегетативных в цветочные. Следует отметить, что полученные этим путем цветки ничем не отличались от обычных и из их завязей к концу осени образовались крупные плоды.

Результаты опытов с жировыми побегами позволяли ожидать, что опрыскивание кроны лимонных деревьев в раннеосенний период раствором α -НУК вызовет усиленное цветение и, соответственно, более обильный урожай плодов. Как показывают данные табл. 11, эти ожидания вполне оправдались. Опыты были поставлены как с нормальными деревьями, так и с жирующими. И те и другие были опрысканы дважды: 5 сентября 1946 г. и 10 сентября 1947 г. Сбор плодов произведен 23 ноября 1947 г. Для опрыскивания применялись: водный раствор, содержащий 0,1% α -НУК и 0,5% агара, и эмульсия, в состав которой входили α -НУК (0,1%) и мыльно-масляный концентрат (0,5%).

Таблица 10

Действие α -НУК на образование бутонов у жировых побегов лимона (обработка — 5 сентября 1946 г., учет — 17 мая 1947 г.)

Варианты опыта	Элементы учета	Номера учетных побегов									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
I. Контроль	Длина побега (в см)	117	97	116	113	99	111	97	118	101	92
	Число бутонов	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
II. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	Длина побега (в см)	102	95	87	100	86	85	83	82	110	109
	Число бутонов	18	13	14	16	11	9	10	7	13	12

Таблица 11

Урожай плодов на деревьях лимона, опрыснутых α -НУК и контрольных

Варианты опыта	Число учетных деревьев	Общий урожай со всех деревьев		Средний урожай на одно дерево			
		число плодов	вес (в кг)	число плодов	вес (в кг)	урожай (в % по весу)	средний вес плодов (в г)

А. Деревья нормального роста и плодоношения

I. Контрольные деревья	5	568	42,9	113	8,6	100	75,7
II. Опрыснутые 0,1%-ным водным раствором α -НУК	5	895	66,2	179	13,2	153,4	73,7
III. Опрыснутые 0,1%-ной эмульсией α -НУК	5	952	66,9	190	13,9	160,2	73,1

Б. Деревья жирующие, слабо плодоносящие

I. Контрольное дерево	1	—	—	27	3,4	100	125,9
II. Опрыснутое 0,1%-ным водным раствором α -НУК	1	—	—	112	15,1	444,1	133,9
III. Опрыснутое 0,1%-ной эмульсией α -НУК	1	—	—	118	15,8	464,7	135,2

Из табл. 11 мы видим, что однократная обработка кроны лимонных деревьев слабым раствором α -НУК в начале осени вызвала на следующий год значительное повышение урожая плодов, выразившееся в увеличении

их числа и общего веса. Особенно резкое повышение урожайности наблюдалось у жирующих деревьев.

Вес плодов, собранных с опытных деревьев, был в 4—4,5 раза больше, чем у контрольного экземпляра. При этом заметно повысился и средний вес одного плода, тогда как у нормальных деревьев плоды на обработанных ветвях были несколько меньше и легче, чем на контрольных. Бросается в глаза, что и у этих нормальных деревьев средний вес одного плода под влиянием α -НУК уменьшился всего лишь на 2,6—3,3%, тогда как число плодов на дереве возросло почти на 70%.

Полученное в итоге повышение урожая у опытных деревьев на 53—60% можно, повидимому, поставить в связь с усилением фотосинтеза. Как показали опыты В. А. Миримаян, которые она проводила в течение трех лет подряд в Сухуми, листья деревьев, обработанных α -НУК, ассимилируют интенсивнее контрольных (необработанных).

Само собой разумеется, что повышение числа и веса плодов было обусловлено действием α -НУК при первом опрыскивании 5 сентября 1946 г. Второе опрыскивание, 10 сентября 1947 г., было проведено, когда урожай опытных деревьев в основном уже определился и плоды их достигли довольно значительных размеров. Эта вторичная обработка опытных растений α -НУК преследовала цель выяснить, как отразится действие этого препарата на росте плодов и на процессе их созревания. Произведенные затем измерения и наблюдения показали, что по динамике роста плодов опытные деревья не отличаются от контрольных (табл. 12).

Таблица 12

Динамика роста плодов на деревьях лимона, опрыснутых α -НУК и контрольных
(опрыскивание 10 сентября 1947 г.)

Варианты опыта	Измерялось плодов	Средний диаметр плодов по срокам наблюдений (в см)						
		10.IX	20.IX	30.IX	10.X	20.X	30.X	20.XI
I. Контроль	50	4,47	4,57	4,86	5,06	5,10	5,29	5,49
II. Опрыскивание 0,1%-ным водным раствором α -НУК	50	4,48	4,66	4,89	5,13	5,21	5,33	5,50
III. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК	50	4,43	4,52	4,75	4,98	5,09	5,20	5,35

Таким образом, возникшее у нас до этого опыта предположение, что наряду с задержкой осеннего роста вегетативных частей может быть замедлен и рост плодов, данными табл. 12 не подтверждается. Рост плодов у опрыснутых деревьев протекал так же нормально, как и у контрольных. Но процесс созревания у первых шел заметно быстрее, чем у последних. Так, в момент сбора урожая (23 ноября 1947 г.) у контрольных деревьев нормального роста процент зрелых плодов достиг только 4,4, а у опрыснутых α -НУК он был больше в два с лишним раза (9,0—9,2%). Но особенно большая разница в этом отношении наблюдалась между контролем

и опытными экземплярами жирующих деревьев. На контрольном дереве спелых плодов совсем не было, у опрыснутых число их достигло 84,7—85,7%.

Разница в скорости созревания плодов была обусловлена, конечно, главным образом вторичной обработкой кроны опытных деревьев 10 сентября 1947 г. Но и первое опрыскивание, произведенное на год раньше, как выяснилось при дальнейших исследованиях, также оказало свое влияние на качество плодов.

Было установлено, что плоды на опрыснутых деревьях отличаются от контрольных тем, что среди них гораздо чаще встречаются бессемянные (партекарпические), а там, где семена есть, их число значительно меньше в плодах растений, подвергавшихся опрыскиванию. Об этом свидетельствуют данные табл. 13.

Таблица 13

Образование партенокарпических и малосемянных плодов у лимона под влиянием α -НУК
(опрыскивание — 5 сентября 1946 г., сбор плодов — 23 сентября 1947 г.)

Варианты опыта	Просмотрено плодов	Из них оказалось		Общее число семян	Число семян в одном плоде		
		с семенами (в %)	без семян (в %)		минимальное	максимальное	среднее
I. Контроль *	20	95	5	357	4	28	17,8
II. Опрыскивание 0,1%-ной эмульсией α -НУК *	20	65	35	104	1	15	5,2
III. Опрыскивание 0,1%-ным водным раствором α -НУК *	20	60	40	55	1	13	2,7
IV. Опрыскивание 0,1%-ным водным раствором α -НУК **	20	40	60	32	1	9	1,6

* Деревья нормального роста.

** Деревья жирующие.

Кроме того, как показали дальнейшие наблюдения, опрыскивание деревьев α -НУК улучшает окраску плодов лимона и апельсина и способствует образованию более прочной кожуры на плодах, что предохраняет их от загнивания и сохраняет вкусовые качества плодов при хранении. Предварительные биохимические анализы также показали, что плоды опытных деревьев по кислотности и содержанию сахаров не отличаются от контрольных, но витамина С в первых содержится несколько больше, чем в последних.

Из опытов становится очевидным, что намечаются новые пути получения бессемянных плодов у лимона и, вероятно, у апельсина и других цитрусовых растений — путем опрыскивания кроны деревьев α -НУК в период, предшествующий заложению цветочных почек. Имеются основания ожидать, что и у листопадных плодовых деревьев (яблонь, груш

Содержание азота в листьях цитрусовых, опрысканных 0,1%-ной α -НУК, и контрольных по данным 1948/49 г. (в % от веса абсолютно сухого вещества)

Виды и сорта	Варианты	Азот общий												Белок*									
		15.XI			15.XII			15.I			15.II			15.III			15.II		15.III		26.III		
		15.XI	15.XII	15.I	15.II	15.III	15.III	15.III	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	15.II	
Лимон Новогрузинский	Контроль	2,84	2,97	2,77	—	—	3,02	17,78	18,56	17,34	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,87	
	Опыт	2,70	2,80	2,64	—	—	2,91	16,90	17,47	16,50	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	18,19	
Апельсин Вашингтон Навел	Контроль	2,99	2,25	2,84	2,85	2,76	2,47	18,69	14,06	17,75	17,81	17,28	15,47										
	Опыт	2,57	2,34	2,84	2,80	2,91	2,46	16,06	14,65	17,75	17,47	18,19	15,34										
Мандарин Уншиу	Контроль	2,92	3,25	3,45	2,76	3,36	3,07	18,24	20,31	21,56	17,28	20,00	19,18										
	Опыт	3,26	3,14	3,47	2,70	3,32	3,00	20,42	19,62	21,67	16,90	20,75	18,75										

* Получено путем умножения белкового азота на 6,25.

Данные, относящиеся к азоту (табл. 16), свидетельствуют о том, что опрыскивание α -НУК на азотном обмене цитрусовых растений заметно не отражается.

VIII. КРАТКАЯ ИНСТРУКЦИЯ ПО ПРИМЕНЕНИЮ α -НАФТИЛУКСУСНОЙ КИСЛОТЫ ДЛЯ ПРЕДУПРЕЖДЕНИЯ ОСЕННЕГО РОСТА ЦИТРУСОВЫХ

Как известно, у цитрусовых деревьев, поврежденных морозами, а затем омоложенных обрезкой, наблюдается усиленный рост, а в связи с этим и удлинение периода вегетации осенью. Это, в свою очередь, грозит вступлением растений в зиму в состоянии активного роста, что снова может привести к повреждению их даже слабыми заморозками. С другой стороны, вследствие усиленного роста ветвей, в кроне дерева, как правило, образуется много жировых побегов, которые обычно не плодоносят и тем самым значительно снижают продуктивность деревьев в последующие годы.

Опыт показал, что опрыскивание деревьев в начале осени α -НУК вызывает остановку ростовых процессов у лимона, мандарина и апельсина, а также усиливает вызревание побегов и листьев, ускоряет переход растений в состояние более глубокого ростового покоя и тем самым дает им возможность перенести зиму легче и с меньшими повреждениями. Вместе с тем установлено, что у деревьев с заторможенным осенним ростом опрыскивание α -НУК стимулирует заложение цветочных почек как на обычных, так и на жировых побегах, что способствует скорейшему вступлению деревьев с восстановленной кроной в фазу плодоношения. Все это дает основания рекомендовать применение α -НУК как одно из средств быстрой ликвидации повреждений, иногда наносимых цитрусовым насаждениям морозами, и как агротехнический прием, направленный к повышению их урожайности. Приводим краткие указания относительно методики опрыскивания.

Срок опрыскивания. Лучше всего опрыскивать деревья α -НУК в период, когда в кроне дерева образовался достаточный летний прирост, побеги которого к началу опрыскивания должны в своей массе уже заканчивать рост в длину. В условиях Черноморского побережья Кавказа этому соответствует период с 1 сентября по 10 октября. Если на деревьях спустя 3—4 недели после обработки обнаружится возобновление роста побегов, такие деревья нужно опрыскать вторично. Позднее опрыскивание деревьев (после 10 октября) не дает нужных результатов, а в некоторых случаях может принести даже вред.

При опрыскивании деревьев α -НУК нужно строго соблюдать все те правила, которые предусмотрены при лечении цитрусовых бордоской жидкостью, серно-известковым отваром и другими лечебными препаратами (время суток, состояние погоды, температура воздуха и т. д.).

Концентрация препарата. Для предупреждения осеннего роста важное значение имеет концентрация раствора α -НУК. Различные виды цитрусовых требуют разной концентрации препарата. Для лимона и мандарина оптимальная концентрация 0,1%, для апельсина 0,15%. Этих концентраций нужно строго придерживаться в работе, так как увеличение может причинить вред, а уменьшение не даст положительных результатов.

Приготовление рабочего раствора. На приготовление 100 л рабочего раствора требуется 100 г α -НУК для лимона и мандарина и 150 г для апельсина. Отвешенный препарат предварительно растворяют (за день-два) в стеклянном баллоне в 1,5—2 л крепкого

этилового спирта, а затем спиртовой раствор выливают в чистую деревянную бочку, содержащую 70 л горячей воды (приблизительно 80°). В момент выливания спиртового раствора необходимо интенсивно размешивать воду в бочке деревянной палкой. После этого доливают еще 28 л теплой воды, размешивают, и раствор готов к употреблению.

Опрыскивание. Полученным раствором тщательно опрыскивают деревья из аппарата «Автомат» или «Помона», стараясь при этом обильно опрыскать верхушки всех побегов, особенно в верхней части кроны. К аппаратам нужно заблаговременно подобрать такие наконечники, которые давали бы тонкое распыление. От этого раствор расходуется экономно, а эффективность опрыскивания повышается.

На однократное опрыскивание одного взрослого дерева, среднего по мощности развития, требуется приблизительно 3 л раствора α -нафтилуксусной кислоты, т. е. около 2,5 кг кристаллического препарата на 1 га насаждения.

ВЫВОДЫ

Трехлетние опыты, проведенные авторами на Черноморском побережье Кавказа (главным образом в Сочи), позволяют сделать следующие выводы:

1. Путем экспериментального воздействия на рост цитрусовых деревьев в годовом цикле их развития можно значительно снизить активность ростовых процессов к осенне-зимнему периоду.

2. С наибольшим успехом этого можно достигнуть созданием карликового или полукарликового габитуса кроны методом пинцировки и обрезки на боковые почки побегов весеннего и летнего приростов с последующим опрыскиванием таких деревьев (в начале или середине сентября) 0,1%-ным раствором α -нафтилуксусной кислоты.

3. Посредством этих приемов, при условии правильного питания растений, можно своевременно приостановить осенний рост, ускорить вызревание побегов и листьев, вызвать переход растений в состояние ростового покоя и тем самым дать им возможность лучше подготовиться к зимовке.

4. У лимонов и апельсинов пинцировка и выломка побегов осеннего роста без применения в нужный срок α -нафтилуксусной кислоты не устраняют осеннего роста полностью, а лишь несколько уменьшают интенсивность его проявлений. Физиологическое состояние растений при этом остается в фазе, соответствующей активному росту, о чем можно судить по появлению массы новых ростков взамен выломанных.

5. С другой стороны, своевременная пинцировка и подрезка цитрусовых после каждого периода их роста увеличивают годовой прирост побегов и тем самым ускоряют процесс формирования кроны и вступления деревьев в пору плодоношения, что особенно важно после их обмерзания.

6. Опрыскивание деревьев в период окончания весеннего роста побегов хотя и задерживает поступательный рост, но не обеспечивает образования плодовой древесины, так как под воздействием препарата последующий летний прирост почти полностью снимается, а возобновление роста начинается в середине осени, что как раз не нужно и даже вредно для перезимовки растений.

7. Лучшим сроком опрыскивания α -нафтилуксусной кислотой для ускорения вызревания побегов и листьев, а также перехода растений в фазу ростового покоя, нужно признать период, когда в кроне дерева образовался уже достаточный летний прирост, побеги которого к началу опрыскивания должны в своей массе заканчивать рост в длину. Для Черноморского побережья Кавказа лучшим сроком опрыскивания следует

считать период с 1 сентября по 10 октября, когда температурные условия еще благоприятствуют нормальной дифференциации тканей побегов и листьев.

8. Если на опрысканных в оптимальный срок деревьях спустя три-четыре недели после обработки обнаружится возобновление роста побегов, нужно опрыскать такие деревья вторично.

9. Опрыскивание деревьев в период активного осеннего роста (после 10 октября и позже) дает отрицательный результат, что было подтверждено производственными опытами, проведенными осенью 1948 г. в ряде цитрусовых совхозов на Черноморском побережье Кавказа.

10. Опрыскивание цитрусовых деревьев α -нафтилуксусной кислотой в начале осени хотя и повышает морозостойкость их, но лишь в незначительной степени и только в тех пределах, которые обусловлены наследственной природой стадийно-старых цитрусовых растений.

11. Однако на фоне принятого в практике агрокомплекса мероприятий по уходу за растениями и подготовке их к зиме (окучивание, укрытие, обогрев), своевременное опрыскивание растений α -нафтилуксусной кислотой уменьшает степень повреждения их заморозками и морозами в нормальные для субтропиков зимы, что дает основание рекомендовать этот прием для практического использования.

12. Даже в более холодные (но не спасные для цитрусовых растений) зимы крона у опрысканных деревьев повреждается меньше и восстанавливается в течение более короткого срока, чем у контрольных, что очень важно для быстрого вступления деревьев в фазу плодоношения после обмерзания.

13. Решающее значение и в этом случае имеет срок применения α -нафтилуксусной кислоты. Опрыскивание деревьев в начале осени, в период окончания второго роста побегов, дает наилучший эффект. Опрыскивание в этот период, благодаря наличию сравнительно высоких среднесуточных температур, приостанавливает осенний рост, одновременно усиливает вызревание побегов и листьев, ускоряет переход растений в состояние более глубокого ростового покоя и тем самым дает им возможность вступить в зиму в более подготовленном состоянии.

14. Поздние сроки опрыскивания не дают положительных результатов, а иногда приводят даже к снижению устойчивости растений, что, по всей вероятности, следует поставить в связь с временной стимуляцией ростовых процессов.

15. Отсутствие положительного эффекта при позднеосеннем опрыскивании можно объяснить тем, что начавшиеся под влиянием α -нафтилуксусной кислоты физиологические и биохимические процессы в опрысканных растениях, вследствие пониженных температур, протекают слишком медленно и не успевают завершиться к наступлению заморозков.

16. Опрыскивание цитрусовых деревьев α -нафтилуксусной кислотой, произведенное в начале осени с целью торможения ростовых процессов, не оказывает вредного действия на последующие рост и развитие растений. Оказалось, что такое опрыскивание благоприятствует превращению вегетативных почек в цветочные и тем самым вызывает цветение и плодообразование даже на жирующих деревьях и водяных побегах, которые обычно не плодоносят.

17. Стимулирование закладки цветочных почек α -нафтилуксусной кислотой может иметь большое практическое значение и должно быть всемерно использовано в комплексе с другими приемами для повышения урожайности цитрусовых садов и в первую очередь тех деревьев лимона, которые отличаются слабой продуктивностью.

18. При однократной обработке кроны лимонных деревьев ранней осенью рост побегов прекращается, но плоды продолжают развиваться нормально даже в тех случаях, когда они опрыскивались обильно. Исключением составляют молодые недоразвитые завязи, иногда образующиеся в результате повторного летнего или осеннего цветения деревьев, но не имеющие хозяйственного значения: они прекращают свой рост и даже опадают.

19. Опрыскивание деревьев α -нафтилуксусной кислотой ранней осенью не только усиливает цветение и плодоношение в следующем вегетационном периоде, но и способствует образованию малосемянных или совсем бессемянных плодов.

20. Обработка плодов лимонного дерева раствором α -нафтилуксусной кислоты, произведенная в кроне за 2,5 месяца до снятия урожая, вызывает заметное ускорение созревания плодов, особенно на жирующих деревьях, что позволяет приступить к сбору урожая в более ранние сроки.

21. Повышение урожайности лимонных деревьев, наблюдавшееся в нашем опыте под влиянием α -нафтилуксусной кислоты, можно объяснить увеличенным накоплением органических веществ в результате усиления фотосинтеза. Последний, как показали опыты В. А. Мириманян, протекает у опрысканных растений лимона более энергично, чем у контрольных, в течение длительного времени.

22. Опрыскивание кроны деревьев лимона и мандарина α -нафтилуксусной кислотой в оптимальные сроки с целью задержки осеннего роста приводит к обогащению их листьев крахмалом и растворимыми углеводами, что наблюдается в течение всего холодного времени года. Это явление следует поставить в связь с усилением фотосинтеза под влиянием опрыскивания листьев α -нафтилуксусной кислотой.

23. На азотном обмене опрыскивание α -нафтилуксусной кислотой заметно не отражается.

ЛИТЕРАТУРА

- Кочерженко И. Е. и Снегирев Д. П. Влияние задерживающих рост веществ на морозоустойчивость лимона. «Бюллетень по культурам влажных субтропиков», 1946, № 14—15.
- Мириманян В. А. Физиологическое действие α -нафтилуксусной кислоты на лимонное растение. «Докл. АН СССР», 1949, т. LXVI, № 4.
- Селянинов Г. Т. Материалы по агроклиматическому районированию субтропиков СССР. 1936.
- Холодный Н. Г. и Кочерженко И. Е. Управление процессами развития лимонного дерева с помощью ростовых веществ. «Докл. АН СССР», 1948, т. LXI, № 2.

РИТМ РАЗВИТИЯ НЕКОТОРЫХ СРЕДНЕАЗИАТСКИХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ МОСКВЫ

О. В. ДАЕВА

Продолжительность вегетации, время и характер прохождения отдельных фаз, сроки цветения, начало отмирания листьев, осеннее отрастание, особенности перезимовки являются существенными показателями, характеризующими виды не только в природных условиях, но и в культуре.

В практическом отношении анализ указанных моментов может дать растениеводу средство оценивать приспособительные возможности растений, вводимых в культуру.

Изучение ритма развития растений имеет большое значение для их акклиматизации. Коровин (1939) указывает, что «одним из чувствительных показателей изменений функциональных отношений являются изменения в цикле развития организма».

Опыт культуры среднеазиатских растений проводили Кудряшев (1934) в Ташкенте, Шенников и Иоффе (1944) в Ленинграде и другие исследователи в различных ботанических садах Советского Союза.

Однако материала в данном направлении накоплено еще недостаточно. Поэтому каждое новое наблюдение представляет известный интерес.

Целью настоящего исследования является анализ развития некоторых среднеазиатских растений. Наблюдения проводились в 1947 и 1948 гг. в течение всего вегетационного периода в питомнике отдела флоры Главного ботанического сада Академии Наук СССР.

Фенологические наблюдения велись по методике Щербиновского (1926) и Кожевникова (1931). Под наблюдением находилось 180 видов. Среди них имелись: пустынные однолетние эфемеры (*Bromus Danthoniae* Trin., *Roemeria refracta* DC. и др.); многолетние крупнотравные и низкотравные эфемероиды — представители сухой разнотравной степи туранского типа [*Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss., *Crambe Kotschyana* Boiss., *Inula grandis* Schrenk и др.], степные дерновинные злаки (*Stipa capillata* L., *S. Joannis* Cel., *Festuca sulcata* Hack. и др.); представители формации нагорных ксерофитов (*Lepidolopha karatavica* N. Pavl., *Trichanthemis karataviensis* Rgl. et Schmalh., *Dracocephalum integrifolium* Bge. и др.); виды альпийских лугов и степей (*Aster alpinus* L., *Primula sibirica* Jacq., *Leontopodium ochroleucum* Beauverd. и др.). В настоящей статье нами будут рассмотрены две группы растений: эфемеры и эфемероиды.

ПУСТЫННЫЕ ЭФЕМЕРЫ-ОДНОЛЕТНИКИ

Эфемер — это растение с очень коротким периодом вегетации. В 1,5—2 месяца, а иногда и меньше, оно успевает пройти весь цикл развития от прорастания из семени или подземного побега до рассеивания семян.

9—10 месяцев из 12 оно находится в покоем состоянии», — пишет Попов (1925).

Виды этой группы при культуре в Москве хотя и удлиняют свой вегетационный период, однако не используют до конца весь возможный по условиям климата срок. Они проходят цикл развития в течение 3,5—4 месяцев.

Вегетация однолетников начинается с конца апреля и продолжается до конца августа (рис. 1). Рост вегетативных органов продолжается от 1,5 до 2 недель; цветение — от 3 недель до 1 месяца и фаза плодоношения от 1 до 2 месяцев.

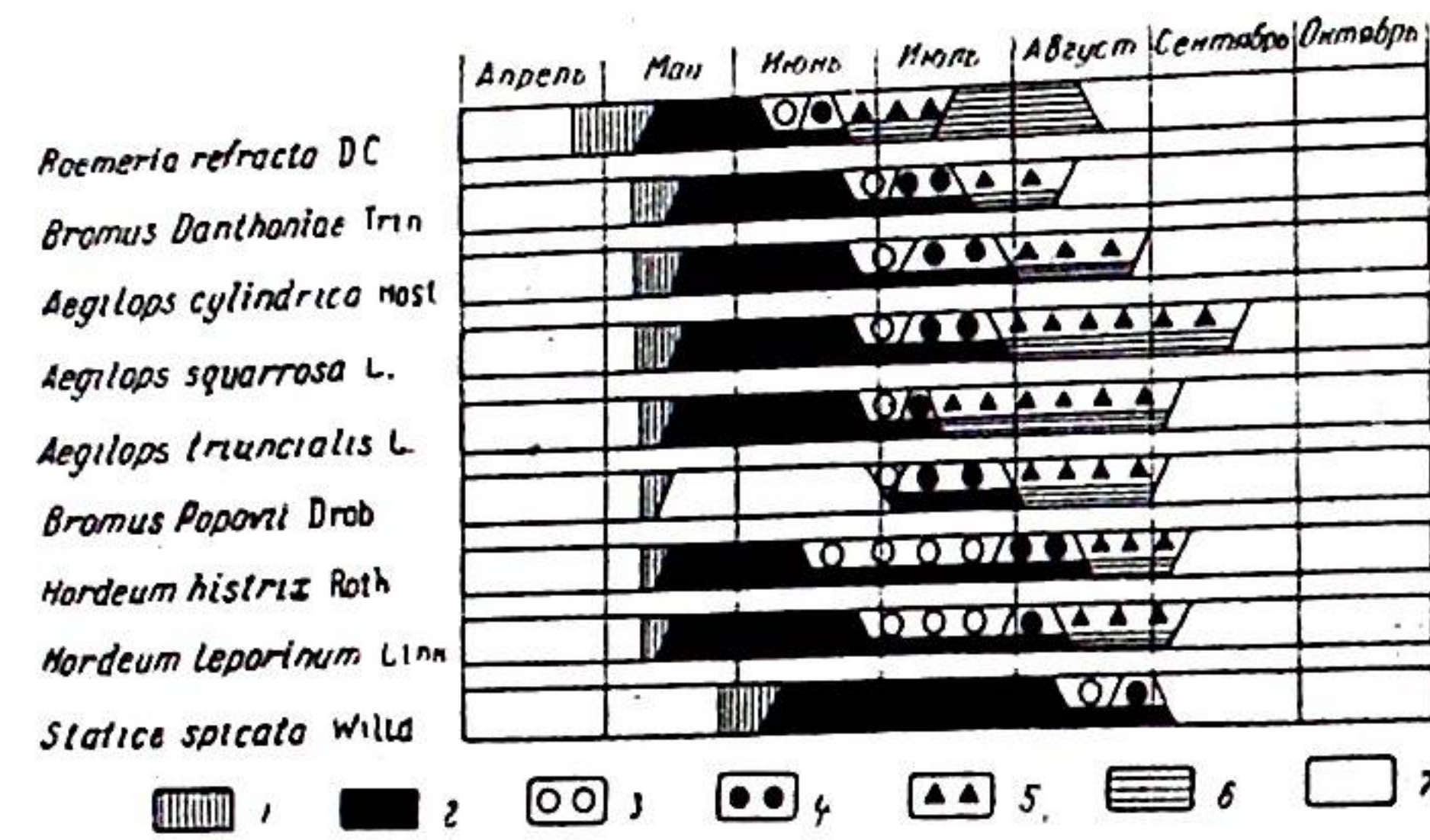


Рис. 1. Фенологический спектр однолетников:

1 — фаза развития от появления всходов до начала роста стебля, образования розетки или кушения; 2 — фаза розетки, кушения и роста стебля; 3 — появление и развитие бутонов; 4 — период цветения; 5 — период плодоношения; 6 — начало отмирания органов у растений; 7 — растения с засохшей надземной массой

Наибольшее количество цветущих видов приходится на середину июля. Пожелтение листьев наблюдается с начала августа, после чего растения окончательно отмирают. Интересно отметить, что большая часть листьев отмирает у растений этой группы уже к концу цветения и созревание семян происходит на отмерших побегах.

Наряду с удлинением вегетационного периода однолетние эфемеры при выращивании их в Москве сильно изменяют свой габитус. Побеги однолетников становятся более длинными; они сильнее ветвятся, развивают большее число листьев, причем с каждым последующим пересевом наблюдается усиление указанных признаков.

Так, ряд растений этой группы, высеванных в 1947 г., вегетировал 4 месяца. У растений, выращенных в 1948 г. из семян урожая 1947 г., сохранилась зеленая окраска листьев в течение 7,5 месяца (*Aegilops triuncialis* L. и *A. cylindrica* Host). Зеленые листья этих растений сохранились после цветения и плодоношения в условиях бесснежной зимы 1948 г. до конца декабря, несмотря на неоднократные заморозки (температура падала до $-10, -15^{\circ}$).

Еще одной особенностью указанных эфемеров, как показывает опыт культуры однолетников в Москве, является то, что для прохождения ими полного цикла развития необходимо семена их при проращивании подвергать действию отрицательных температур, до -2° . Поздний посев однолетников весной (3 мая 1948 г.) привел к тому, что у растений, выращенных из семян, не подвергшихся действию отрицательных температур, развитие сильно затянулось; генеративные органы появились у них только

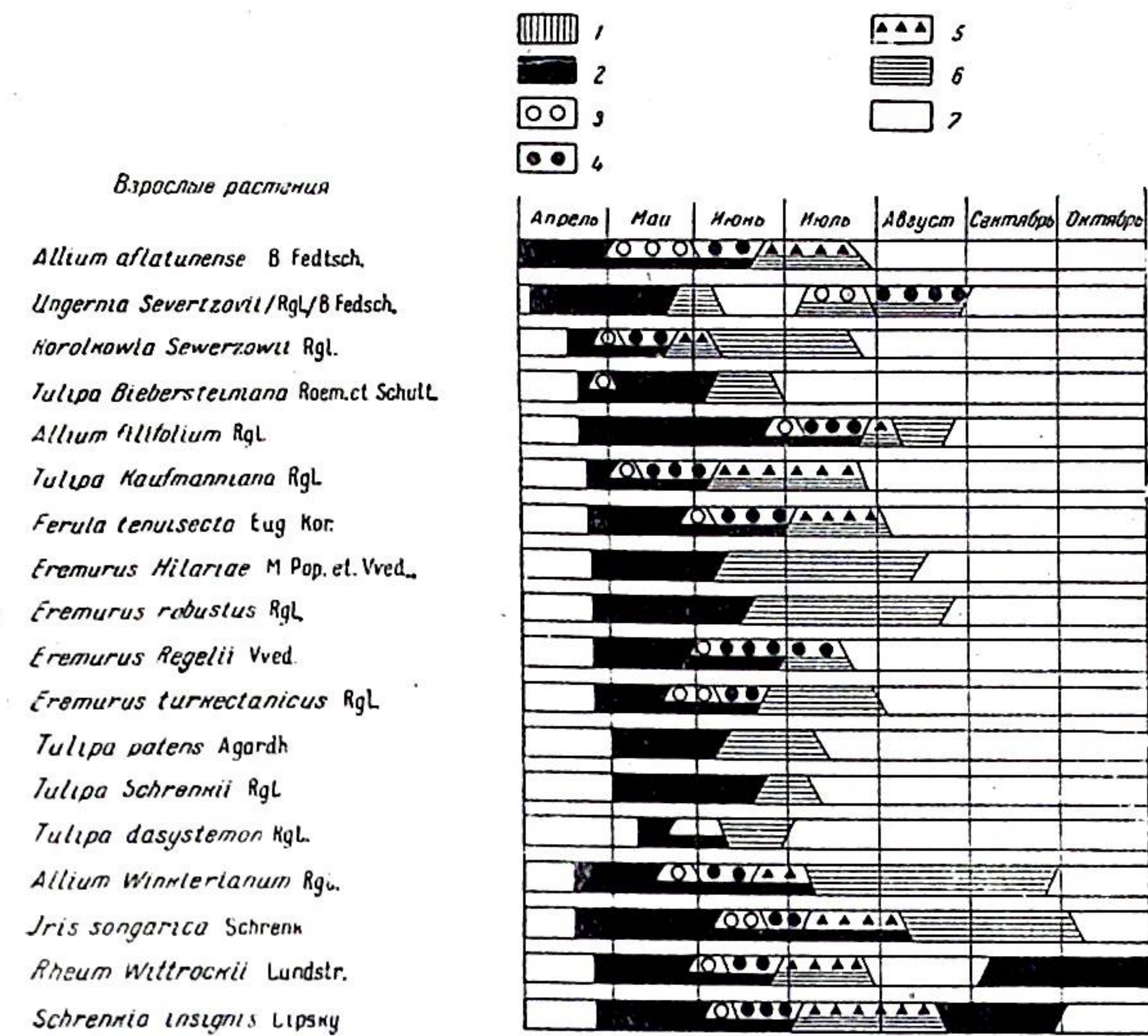


Рис. 2. Фенологический спектр эфемероидов:

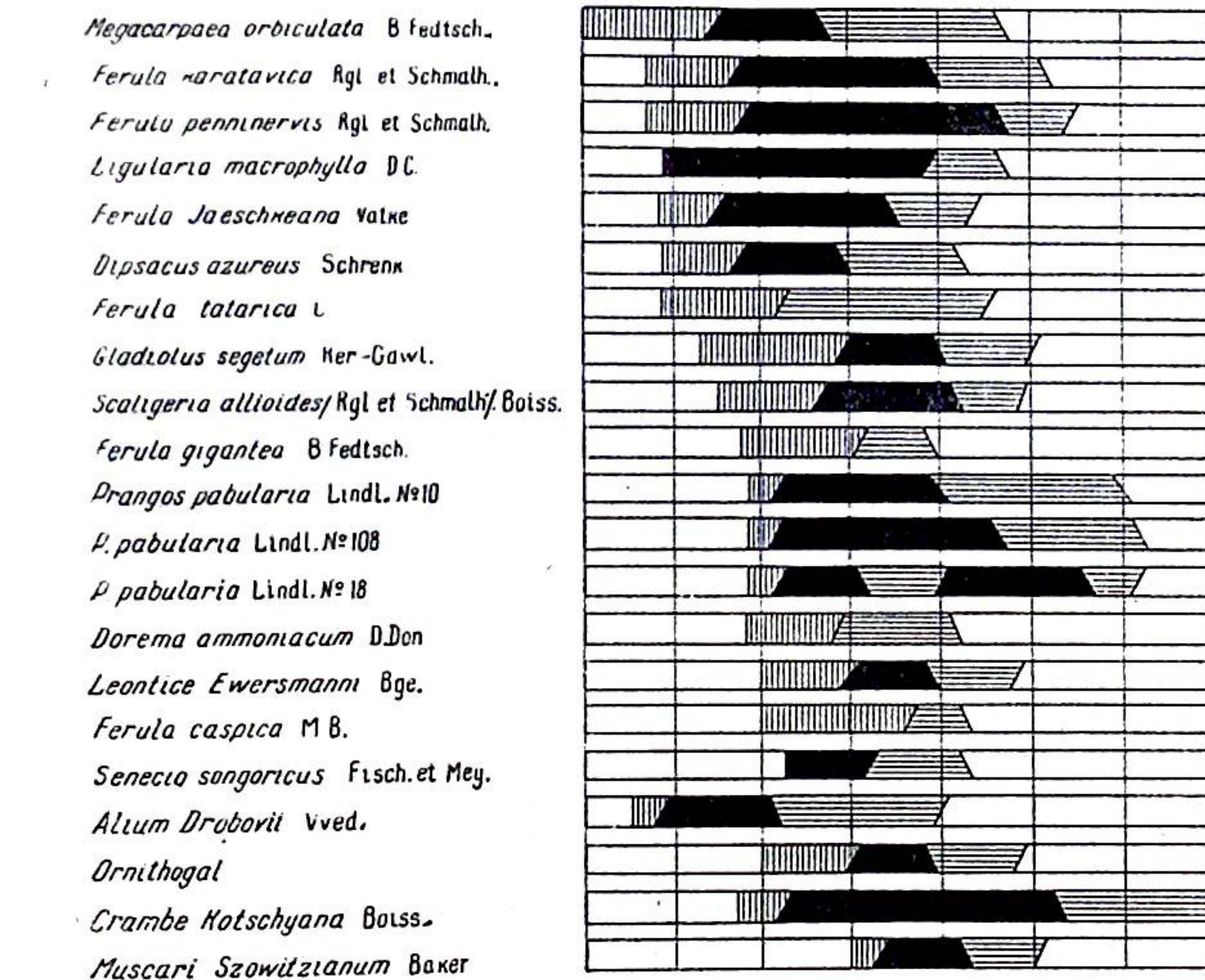


Рис. 2. Фенологический спектр эфемероидов:

1 — фаза развития первогодков от появления всходов до начала роста стебля, образования розетки или кушения; 2 — фаза розетки, кушения и роста стебля; 3 — появление и развитие бутонов; 4 — период цветения; 5 — период плодоношения; 6 — начало отмирания органов у растений; 7 — растения с засохшей надземной массой

в начале сентября, когда ночью наблюдались заморозки (-2° и ниже) и день был заметно короче. Однако цветущих особей было мало и семена полностью не вызрели. Высеянные в июле семена *Bromus Danthoniae* Trin. хорошо взошли, сформировалось большое количество зеленых листьев, но вовсе не развились генеративные органы. Зеленые листья у *Bromus Danthoniae* Trin. сохранились до начала января, потом листья отмерли. Весной у этого однолетника вновь началось отрастание листьев. Затем образовались генеративные органы, все особи зацвели и дали нормально развитые семена. Таким образом, при летнем посеве, несмотря на благоприятные для вегетации условия, однолетники в условиях культуры в Москве не проходят полного цикла развития. Рост их сильно затягивается, рост и развитие генеративных органов задерживается до наступления пониженных температур, которые необходимы для прохождения стадии яровизации.

ЭФЕМЕРОИДЫ

Многолетние эфемеры — эфемероиды ведут себя при выращивании в Москве неодинаково. Часть видов сохраняет свой природный ритм. К числу таких видов, как видно из феноспектра (рис. 2), относятся *Korolkowia Sewerzowii* Rgl., *Ungernia Severtzovii* (Rgl.) B. Fedtsch., *Allium*



Рис. 3. Тюльпан Кауфмана (*Tulipa Kaufmanniana* Rgl.)

aflatunense B. Fedtsch., *Tulipa dasystemon* Rgl., *T. Kaufmanniana* Rgl., *Ferula tenuisecta* Eug. Kor. В условиях культуры в Москве они проходят полный цикл развития в течение 2,5—3 месяцев, с середины апреля до второй половины июля. Развитие листьев у этих растений происходит одновременно с развитием стеблей и соцветий (рис. 3—6).

Более длинным периодом роста и развития отличаются *Rheum Wittrockii* Lundstr., *Schrenkia insignis* Lipsky, *Delphinium iliense* Huth, период вегетации которых продолжается 3,5—4 месяца (с двадцатых чисел апреля до конца июля — первых чисел августа). Интересно отметить, что указанные виды в 1947 г. в начале сентября вновь начали вегетацию, образовали розетку прикорневых листьев и ушли под снег с зелеными листьями. Для данной группы характерны, следовательно, не только более длинный период вегетации, но и осеннее отрастание листьев после летнего периода покоя.

Таблица 1

Период отмирания листьев у взрослых эфемероидов и однолетних сеянцев

Название растений	Взрослые* особи		Одногодичные сеянцы		Осеннее отрастание
	начало	конец	начало	конец	
I группа					
<i>Allium aflatunense</i> B. Fedtsch.	13.V	1.VII	2.VI	—	—
<i>A. giganteum</i> Rgl.	15.V	10.VII	4.VI	—	—
<i>A. karataviense</i> Rgl.	5.VI	30.VI	—	—	—
<i>A. oreophilum</i> C. A. M.	12.VI	30.VI	—	—	—
<i>A. xyphopetalum</i> Aitsch.	23.V	20.VII	—	—	—
<i>Dipsacus azureus</i> Schrenk et Baker	10.VI	25.VII	10.VI	30.VII	—
<i>Eremurus Hilariae</i> M. Pop. et Vved.	25.V	20.VII	—	—	—
<i>E. lactiflorus</i> O. Fedtsch.	10.VI	30.VII	7.VI	—	—
<i>E. Regelii</i> Vved.	30.V	30.VII	—	—	—
<i>E. robustus</i> Rgl.	20.V	20.VII	—	—	—
<i>Ferula karatavica</i> Rgl. et Schmalh. . .	—	—	24.V	7.VII	—
<i>F. penninervis</i> Rgl. et Schmalh. . . .	27.V	5.IX	10.VI	20.VII	—
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Kor.	9.V	25.VII	10.VI	20.VIII	—
<i>Gladicus atroviolaceus</i> Boiss.	3.V	12.VI	22.V	2.VIII	—
<i>Korolkowia Sewerzowii</i> Rgl.	22.V	10.VI	22.V	8.VI	—
<i>Leontice Alberti</i> Rgl.	16.V	6.VI	—	—	—
<i>Lloydia serotina</i> (L.) Rehb.	8.VI	18.VII	—	—	—
<i>Megacarpaea orbiculata</i> B. Fedtsch. .	5.VI	15.VII	9.VI	—	—
<i>Prangos pabularia</i> Lindl.	20.V	20.VII	—	—	—
<i>Senecio songoricus</i> Fisch. et Schrenk.	10.VI	24.VI	—	—	—
<i>Tulipa Biebersteiniana</i> Roem. et Schult.	25.V	8.VI	—	—	—
<i>Tulipa biflora</i> Pall.	20.V	10.VI	—	—	—
<i>T. dasystemon</i> Rgl.	25.V	10.VI	—	—	—
<i>T. Gregii</i> Rgl.	30.V	15.VII	—	—	—
<i>T. Kaufmanniana</i> Rgl.	23.V	15.VI	20.V	10.VI	—
<i>T. Micheliana</i> Hoog.	22.V	31.V	—	—	—
II группа					
<i>Allium Barszczewskii</i> Lipsky	25.V	30.VII	Зеленые	—	1.IX
<i>A. caesium</i> Schrenk	25.V	28.VII	»	—	5.VIII
<i>A. Drobovii</i> Vved.	23.V	12.VII	—	—	4.IX
<i>A. hymenorrhizum</i> Ldb.	20.V	25.VIII	Зеленые	—	5.IX
<i>A. longicuspis</i> Rgl.	24.V	15.VIII	»	—	15.IX
<i>A. monadelphum</i> Less.	23.V	1.IX	»	—	15.IX
<i>A. platyspatum</i> Schrenk	23.V	20.VIII	—	—	5.IX
<i>A. scabriscapum</i> Boiss. et Ky	12.VI	7.VII	Зеленые	—	18.IX
<i>A. Vavilovii</i> Pop. et Vved.	23.V	20.VII	—	—	18.IX
<i>Delphinium iliense</i> Huth	12.VI	7.VII	Зеленые	—	22.VII
<i>Echinops tschimganicus</i> Rgl. et Schmalh.	20.VII	30.VII	—	—	30.VII
<i>Nepeta Mariae</i> Lipsky	5.VI	28.VII	—	—	30.VII
<i>Ornithogalum Fischerianum</i> H. Krasch.	25.V	10.VII	25.V	20.VII	10.X
<i>Poa bulbosa</i> L.	8.VI	22.VI	—	—	20.VIII
<i>Rheum Wittrockii</i> Lundstr.	28.V	10.VIII	30.V	20.VIII	10.VIII
<i>Schrenkia insignis</i> Lipsky	3.VI	20.VII	Зеленые	—	10.VIII
III группа					
<i>Allium pskemense</i> B. Fedtsch.	25.V	1.X	Зеленые	—	25.VIII
<i>Alcea nudiflora</i> (Lindl.) Boiss	1.VI	20.X	»	—	28.VII
<i>Centaurea turkestanica</i> Franch.	5.VI	20.X	»	—	5.VIII

Таблица 1 (окончание)

Название растений	Взрослые* особи		Одногодичные сеянцы		Осеннее отрастание
	начало	конец	начало	конец	
<i>Crambe Kotschyana</i> Boiss.	10. VI	20. X	Зеленые	—	6. VIII
<i>Echinops karatavicus</i> Rgl. et Schmalh.	3. VI	20. X	»	—	—
<i>Hordeum bulbosum</i> L.	25. VI	—	»	—	25. VII
<i>Inula grandis</i> Schrenk	20. VI	25. X	»	—	30. VII
Длительно вегетирующее разнотравье					
<i>Festuca sulcata</i> Hack.	26. VI	7. VII	10. VI	Зеленые	—
<i>Ligusticum discolor</i> Ldb.	27. V	15. VII	30. V	»	—
<i>Stipa capillata</i> L.	3. VI	20. X	Зеленые	»	—
<i>S.-Joannis</i> Cel.	3. VI	20. X	8. VI	—	—

* Взрослыми особями мы называем цветущие растения не моложе двух лет.

К третьей группе следует отнести такие виды, как *Inula grandis* Schrenk, *Centaurea turkestanica* Franch., *Allium pskemense* B. Fedtsch. Вегетация этих видов охватывает период с конца апреля, первых чисел мая до выпадения снега (в 1947 г. — 20 октября).

Эти эфемероиды в Москве ведут себя, как длительно вегетирующие многолетние травы [типа *Ligusticum discolor* Ldb., *Anthriscus silvestris* (L.) Hoffm.¹, *Thalictrum minus* L.], которые будут рассмотрены в следующей статье. Однако нужно отметить, что *Alcea nudiflora* (Lindl.), Boiss., *Inula grandis* Schrenk и *Centaurea turkestanica* Franch. в природе (в горах Сыр-Дарьинского Каратау) обычно прекращают свою вегетацию уже в середине лета. В более высоко расположенных районах Западного Тянь-Шаня (например, в заповеднике Аксу-Джебоглы) их вегетация продолжается нередко до конца лета. При культуре в Москве также наблюдается заметное удлинение вегетационного периода. Неодинаковое поведение в культуре эфемероидов выражено в табл. 1 (см. стр. 63—64), где указан период отмирания листьев. Кроме того, для некоторых видов имелась возможность сравнить периоды отмирания листьев у взрослых растений и одногодичных сеянцев. Важно указать, что поведение взрослых цветущих и плодоносящих особей перечисленных видов и одногодичных сеянцев неодинаково и своеобразно для каждой выделенной группы.

Как видно из табл. 1, у некоторых видов эфемероидов сеянцы кончают вегетацию почти одновременно со взрослыми растениями, например *Korolkowia Sewerzowii* Rgl., *Tulipa Kaufmanniana* Rgl., *Dipsacus azureus* Schrenk. У других эфемероидов, как *Delphinium iliense* Huth, *Crambe Kotschyana* Boiss., *Schrenkia insignis* Lipsky, *Rheum Wittrockii* Lundstr., сеянцы вегетируют значительно дольше взрослых особей. Наконец, у таких видов, как *Alcea nudiflora* (Lindl.) Boiss., *Centaurea turkestanica* Franch. взрослые растения и сеянцы при культуре в Москве сохраняют зеленые листья в течение всего вегетационного периода. Но не только

¹ По «Флоре СССР» этот вид назван *Anthriscus aemula* (Woron.) Schischk.

различные виды, относящиеся к одной и той же группе жизненных форм, но и один и тот же вид, если семена собраны с особей, выросших в природе в разных условиях, ведут себя в культуре неодинаково. Семена



Рис. 4. Корольковия Северцова (*Korolkowia Sewerzowii* Rgl.)

Prangos pabularia Lindl. были собраны в 1946 г. в Западном Тянь-Шане, в заповеднике Аксу-Джебоглы на различных высотах, на склонах разной экспозиции, с особей, росших в различных условиях, и высеяны на питомнике в Москве. Поведение сеянцев, как видно из табл. 2, оказалось весьма различным.

Таблица 2

Продолжительность вегетации *Prangos pabularia* Lindl. из разных природных местообитаний

Название растений	Природное местообитание образцов семян	Вегетация сеянцев в культуре в Москве (посев 1947 г.)	
		начало	конец
<i>Prangos pabularia</i> Lindl. Образец № 10	Средняя часть северного склона ущелья Талды-Булак. Среди скал на высоте 1000 м над ур. м.	Конец мая	Начало августа
<i>P. pabularia</i> Lindl. Образец № 108	Днище ущелья Талды-Булак. Каменисто-мелкоземистый субстрат. Высота 1200 м над ур. м.	Конец мая	Конец августа
<i>P. pabularia</i> Lindl. Образец № 18	Ущелье Талды-Булак. Северо-западный мелкоземистый склон. Высота 1400 м над ур. м.	Конец мая	Конец сентября

Таким образом, продолжительность вегетации семян *P. pabularia* Lindl. колеблется от 3 до 4 месяцев, и тем длиннее, чем влажнее природное местообитание родителек экземпляров и чем выше в горах оно расположено. Но и при сборе семян в одних и тех же условиях местообитания поведение семян в культуре в ряде случаев неодинаково. По нашим наблюдениям, надземные части у некоторых особей *P. pabularia* Lindl. отмирали в начале июля, а у других — в середине августа. Разница в продолжительности вегетации достигала 1,5 месяца.

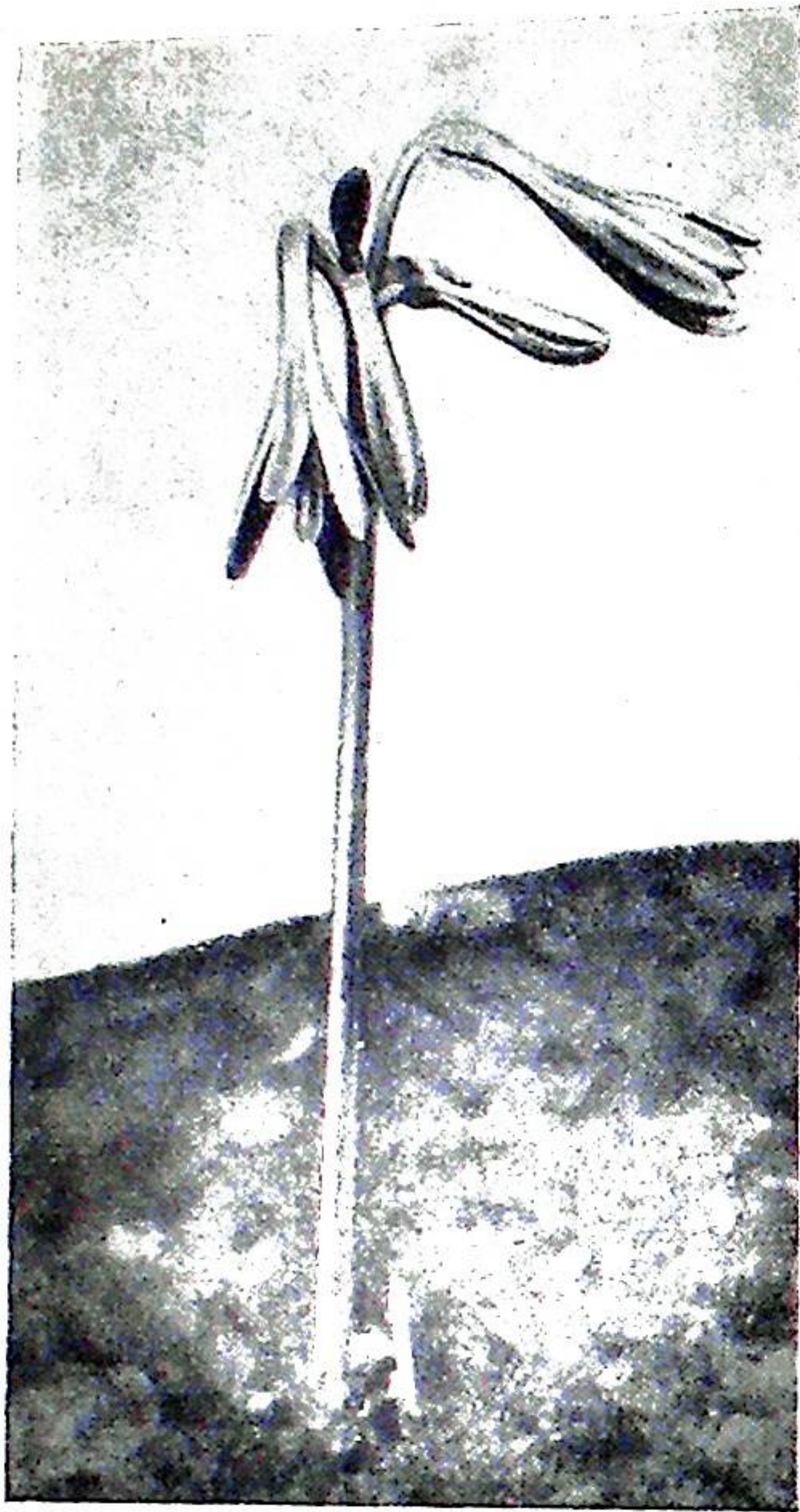


Рис. 5. Унгерния Северцова [*Ungernia Severtzovii* (Rgl.) B. Fedtsch.]

Наблюдения над *Ferula tenuisecta* Eug. Koz., семена которой были собраны там же в Западном Тянь-Шане и высевались в аналогичных условиях, показали следующее: начало отмирания листьев у семян наблюдалось с конца мая (22-го числа). Сеянцы же, выращенные из семян первой репродукции на питомнике Главного ботанического сада Академии Наук СССР в Останкине, сохранили зеленые листья до конца июня. Только 22 июня, т. е. на месяц позднее, у них появилось первое пожелтение листьев (табл. 3).

Помимо изучения периода отмирания надземных частей у различных видов эфемероидов, проводились наблюдения над отдельными особями эфемероидов. Как показывает табл. 4, продолжительность периода отмирания надземных частей у разных особей одного и того же вида неодина-

Таблица 3
Период отмирания надземных частей у различных видов эфемероидов
(по наблюдениям 1948 г.)

Название видов	Начало отмирания	Конец отмирания
<i>Prangos pabularia</i> Lindl.		
<i>Ferula tenuisecta</i> Eug. Koz. (плодоносивший экземпляр)	7. VII	17. VIII
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Koz. (сеянцы, выращенные из семян, собранных в природе в 1947 г.)	15. VII	25. VII
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Koz. (сеянцы, выращенные из семян урожая 1947 г.; первая репродукция Главного ботанического сада)	7. VII	9. VIII
	2. VIII	19. VIII

кова, например, у *Prangos pabularia* Lindl. продолжительность отмирания листьев колеблется от 15 до 41 дня. У ряда эфемероидов различен период отмирания листьев на одной и той же особи. Так, первый нижний лист *P. pabularia* Lindl. отмирает в течение 10 дней; второй и третий — 14 дней;

Таблица 4

Период отмирания надземных частей у отдельных особей
(по наблюдениям 1948 г., в днях)

Название видов	1-й экз.	2-й экз.	3-й экз.	4-й экз.
<i>Prangos pabularia</i> Lindl.	15	26	33	41
<i>Ferula tenuisecta</i> Eug. Koz. (плодоносивший экземпляр)	34	50	51	—
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Koz. (сеянцы, выращенные из семян, собранных в природе)	15	26	—	—
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Koz. (сеянцы, выращенные из семян урожая 1947 г.; первая репродукция Главного ботанического сада)	31	38	—	—

у семян *Ferula tenuisecta* Eug. Koz., выращенных из семян репродукции Главного ботанического сада урожая 1947 г., все три листа имеют период отмирания 11 дней (табл. 5).

Таблица 5

Период отмирания листа (в днях)

Название видов	Листья	1-й экз.	2-й экз.	3-й экз.	4-й экз.	5-й экз.
<i>Prangos pabularia</i> Lindl. (сеянцы, выращенные из семян, собранных в природе в 1947 г.)	Первый	10	15	25	—	—
	Второй	14	18	25	29	33
	Третий	14	18	26	31	40
<i>Ferula tenuisecta</i> Eug. Koz. (плодоносивший экземпляр)	Первый	9	23	30	—	—
	Второй	24	30	35	—	—
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Koz. (первая репродукция Главного ботанического сада; сеянцы, выращенные из семян урожая 1947 г.)	Первый	7	11	13	15	—
	Второй	7	11	13	24	37
	Третий	7	11	24	—	—
<i>F. tenuisecta</i> Eug. Koz. (сеянцы, выращенные из семян, собранных в природе в 1947 г.)	Первый	15	—	—	—	—
	Второй	15	33	—	—	—

Сравнивая поведение одних и тех же видов в культуре в разные годы (табл. 6), следует отметить, что развитие эфемероидов в 1948 г. началось раньше, чем в 1947 г. (у одних видов на 3—7 дней, а у других на 10—14 дней). Это, видимо, связано с тем, что весна в 1948 г. была более ранняя, чем в 1947 г.

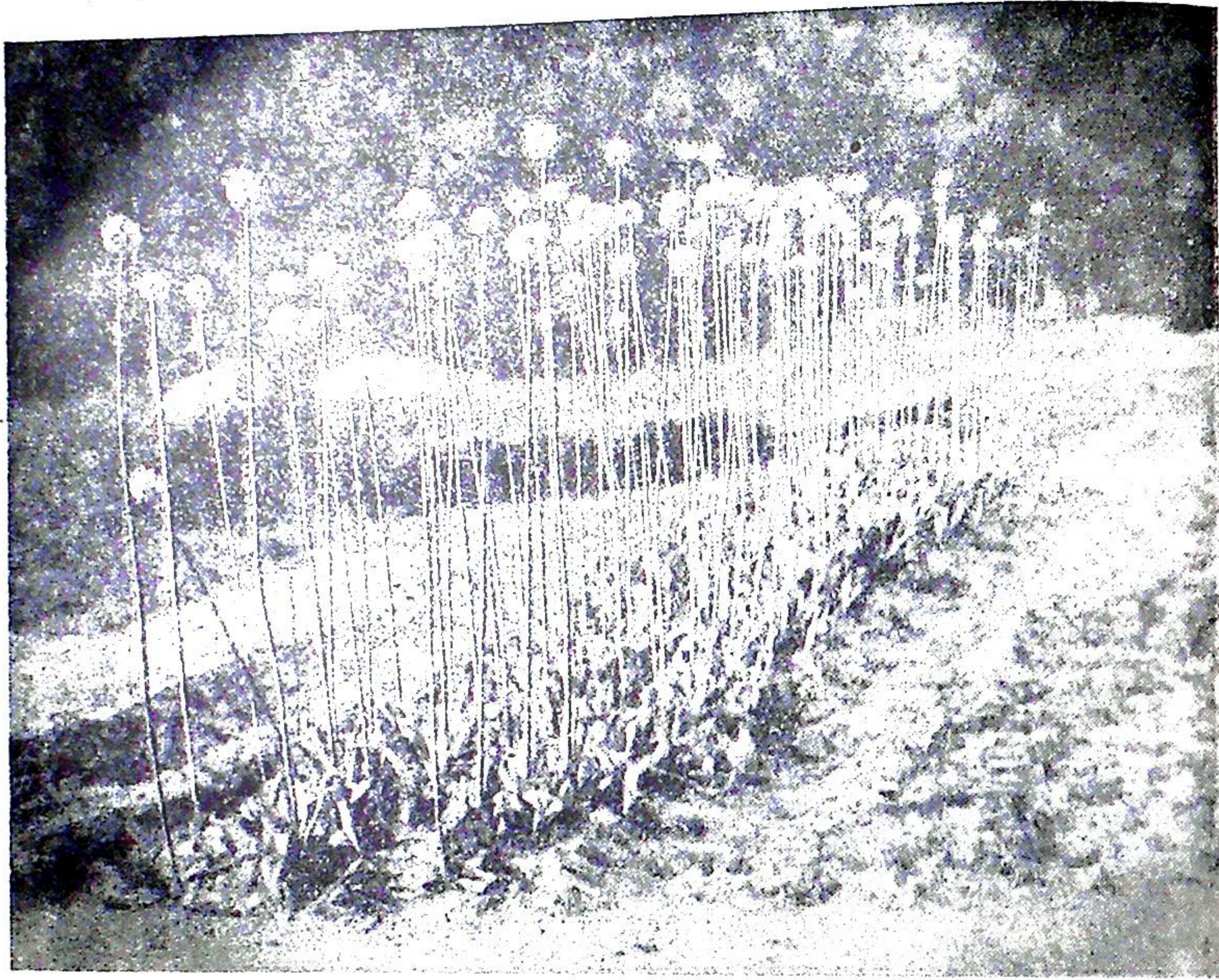


Рис. 6. Лук гигантский (*Allium giganteum* Rgl.)

Культивируемые виды эфемероидов, таким образом, чутко реагируют на погодные условия.

Не только взрослые растения, но и семена эфемероидов также изменяют сроки начала и продолжительности вегетации в зависимости от погодных условий. Как показывает табл. 7, семена ряда видов в 1948 г. начали свое развитие почти на две недели раньше, чем в 1947 г. Повидимому, это также связано с более ранней и более сухой весной 1948 г.

Интересно отметить, что продолжительность вегетации у ряда видов меняется в зависимости от их возрастного состояния. Однако эту зависимость мы пока еще достаточно не изучили. У нас имеются в этом отношении только отдельные наблюдения. Например, в 1947 г. нами были посеяны семена эфемероидов *Megacarpaea orbiculata* B. Fedtsch., *Ferula karatavica* Rgl. et Schmalh. и др., собранные в Западном Тянь-Шане, в заповеднике Аксу-Джебоглы (табл. 7).

В 1947 г. вегетация *Megacarpaea orbiculata* B. Fedtsch. продолжалась в течение 78 дней, в 1948 г. этот же вид вегетировал только 52 дня. *Ferula penninervis* Rgl. et Schmalh. в 1947 г. вегетировала 121 день, а в 1948 г. — только 47 дней.

Таблица 6

Сроки прохождения фаз вегетации эфемероидов в 1947 и 1948 гг.

Название видов	1947 г.				1948 г.			
	Начало вегетации	Начало цветения	Начало плодоношения	Конец вегетации	Начало вегетации	Начало цветения	Начало плодоношения	Конец вегетации
<i>Allium aflatunense</i> B. Fedtsch.	2.IV	2.VI	19.VI	20.VI	2.IV	18.V	2.VI	1.VII
<i>Ungernia Severtzovii</i> (Rgl.) B. Fedtsch.	9.IV	1.VIII	—	10.VII	14.IV	—	—	7.VII
<i>Allium Winklerianum</i> Rgl.	17.VI	10.VI	21.VI	—	14.IV	15.V	13.V	15.VII
<i>Korolkowia Sewerzowii</i> Rgl.	18.IV	10.V	25.V	10.VI	2.IV	28.IV	15.V	10.VI
<i>Ferula tenuisecta</i> Eug. Kor.	21.IV	6.VI	3.VII	13.VIII	2.IV	22.V	3.VI	25.VII
<i>Schrenkia insignis</i> Lipsky.	21.IV	12.VI	3.VII	23.VIII	2.IV	25.V	21.VI	10.VIII
<i>Rheum Wittrockii</i> Lundstr.	21.IV	12.VI	26.VI	5.IX	14.IV	30.V	15.VI	15.VIII
<i>Eremurus Regelii</i> Vved.	23.IV	25.V	12.VI	20.VII	14.IV	25.V	9.VI	30.VII
<i>Tulipa Kaufmanniana</i> Rgl.	26.IV	12.V	10.VI	10.VII	2.IV	28.IV	13.VI	15.VI
<i>T. dasystemon</i> Rgl.	5.V	16.V	—	26.VII	4.IV	28.IV	6.V	10.VI

Таблица 7

Продолжительность вегетации семян в 1947 и 1948 гг.

Название видов	1947 г.			1948 г.		
	Начало вегетации	Начало отмирания листьев	Продолжительность роста (в днях)	Начало вегетации	Начало отмирания листьев	Продолжительность роста (в днях)
<i>Megacarpaea orbiculata</i> B. Fedtsch.	2.IV	19.VI	78	14.IV	5.VI	52
<i>Ferula karatavica</i> Rgl. et Schmalh.	21.IV	25.VII	95	10.IV	10.VI	61
<i>F. penninervis</i> Rgl. et Schmalh.	21.IV	20.VIII	121	10.IV	27.V	47
<i>F. tatarica</i> Fisch.	26.IV	9.VI	44	9.IV	26.V	47
<i>Ligularia macrophylla</i> DC.	26.IV	25.VII	90	14.IV	10.VI	57
<i>Dipsacus azureus</i> Schrenk.	26.IV	26.VI	61	14.IV	10.VI	57
<i>Crambe Kotschyana</i> Boiss.	22.V	12.IX	113	14.IV	10.VI	57
<i>Prangos pabularia</i> Lindl.	26.V	20.VIII	86	5.IV	20.V	45

Попробуем хотя бы в общих чертах сравнить в климатическом отношении природную обстановку существования эфемеров и эфемероидов Западного Тянь-Шаня с условиями культуры их в Москве. Обратимся к данным метеорологической станции Чимган (800 м над ур. м.), сравнительно недалеко от которой собирались семена большинства растений и велись наблюдения.

По многолетним данным, средняя годовая температура Чимгана $8^{\circ},4$. Самый теплый месяц июль, $20^{\circ},2$. Самый холодный месяц январь $-4^{\circ},7$. Крайние пределы температур были: минимальная $-23^{\circ},4$, максимальная $33^{\circ},8$. Заморозки наблюдаются и в теплое время года, и лишь июль, август, сентябрь свободны от них. Годовое количество осадков достигает 904 мм. Выпадение осадков в течение года неравномерно. Имеют место два максимума: весенний — апрельский (165 мм) и осенний — октябрьский (102 мм) (Гомолицкий, 1935). Наименьшее количество падает на летние месяцы (август — 2 мм).

Распределение температуры

Температура	I	II	III	IV
Средняя многолетняя, по данным Тимирязевской метеорологической станции	-10,9	-9,2	-5,2	3,4
Средняя месячная за 1947 г.	-10,0	-14,4	-4,9	4,8
Минимальные температуры за 1947 г.	-26,3	-32,9	-25,5	-3,5
Максимальные температуры за 1947 г.	2,5	0,5	6,8	21,3

По данным Метеорологической станции Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, в Москве средняя многолетняя температура $3^{\circ},0$. Самый теплый месяц — июль имеет среднюю температуру $18^{\circ},0$. Самый холодный — январь имеет температуру $-10^{\circ},9$. Крайние пределы наблюдавшихся температур в 1947 г. были: минимальная $-32^{\circ},9$ и максимальная $30^{\circ},3$.

Заморозки наблюдаются и в теплое время года. Только июль и август свободны от них. Среднее многолетнее годовое количество осадков 526,0 мм и распределение их в течение всего года равномерное (табл. 8).

Климат Чимганской долины на высоте 800 м значительно теплее Москвы. Положительные температуры наблюдаются с марта по декабрь.

Кратковременное развитие эфемероидов в Средней Азии не может быть объяснено только неблагоприятными температурными условиями. Решающим фактором в жизни эфемероидов в Средней Азии является влага. В Чимгане эфемероиды используют для своего роста и развития, проходящих в быстром темпе, теплый весенний период с большим количеством осадков. Полный цикл развития совершается до наступления засухи. Летние высокие температуры, сочетающиеся с незначительным количеством осадков, неблагоприятны для развития эфемероидов. Можно думать, что этим и обусловлена кратковременность периода их активной жизнедеятельности. Эфемероиды «убегают от засухи» (Прозоровский, 1940).

Западнотяньшаньские растения при культуре в Москве попадают в условия более влажного и прохладного вегетационного периода, без летней засухи, ограничивающей рост и развитие растений в природе.

Достаточное увлажнение в летний период, однако, по-разному сказывается на различных видах из группы эфемеров и эфемероидов.

Анализируя поведение тех и других в условиях культуры, можно сделать следующие основные выводы.

1. Эфемеры-однолетники заметно удлиняют период вегетации (до 7,5 месяца), сохраняя зеленые листья нередко до декабря.

2. Для нормального цикла развития эфемеры-однолетники требуют пониженных температур, которые необходимы для прохождения ими стадии яровизации. При летнем посеве (в июле) генеративные органы у них не образуются: растения цветут и плодоносят весной следующего года.

Таблица 8

в Москве по месяцам (в $^{\circ}\text{C}$)

V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Средняя годовая
12,4	16,6	18,4	15,9	10,1	-4,0	-2,8	-8,2	+3,0
10,9	17,5	18,4	16,6	11,6	3,1	-1,5	-3,8	+3,95
-0,7	0,2	6,4	8,4	0,4	-5,0	-9,8	-19,5	-8,98
23,8	29,7	30,3	28,9	24,1	11,7	6,6	2,1	+15,69

3. Группа эфемероидов по характеру своего поведения в культуре может быть подразделена, как показали наши наблюдения, на три подгруппы.

К первой подгруппе относятся виды, мало изменяющие свой природный ритм (*Tulipa Kaufmanniana* Rgl., *Korolkowia Sewerzowii* Rgl. и др.).

Ко второй подгруппе (куда относятся *Rheum Wittrockii* Lundstr., *Schrenkia insignis* Lipsky и др.) следует отнести растения, период вегетации которых при культуре в Москве оказывается длиннее, чем в природных условиях (достигая 4 месяцев). После фазы непродолжительного летнего покоя наблюдается осеннее отрастание листьев, чего в природных условиях у этих видов не бывает.

К третьей подгруппе, например *Centaurea turkestanica* Franch., *Inula grandis* Schrenk, относятся виды, вегетация которых при культуре в Москве продолжается с весны до осени. Летнего периода покоя, как обычно в природе, они не имеют.

Эти виды в условиях Москвы становятся длительно вегетирующими растениями.

4. Поведение сеянцев эфемероидов отличается от поведения взрослых растений: период вегетации первых заметно длиннее.

5. Растения-эфемероиды, выращенные из семян, собранных с экземпляров, которые культивировались несколько лет под Москвой, отличаются более длинным периодом вегетации, чем особи, выращенные из семян, собранных в природных местообитаниях.

6. В зависимости от характера природного местообитания, длительность вегетации у особей одного и того же вида эфемероидов неодинакова. Из семян, собранных в более увлажненных местообитаниях и выше в горах, развиваются особи, дольше вегетирующие, надземные части их при наступлении летнего периода покоя отмирают гораздо медленнее.

Все эти данные указывают, что сезонный ритм, длительность и характер вегетации у эфемеров и эфемероидов являются приспособительными свойствами, в разной степени закрепленными и способными меняться под воздействием условий культуры. При введении в культуру эфемеров и эфемероидов анализ их сезонного ритма с целью его изменения является существенным звеном в процессе направленной переделки природы растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Гомолицкий П. А. Фрагменты к познанию экологии горной растительности Западного Тянь-Шаня. — Сб. «Вопросы экологии и биоценологии», 1935.
- Кожевников А. О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса. — «Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир.», 1931, т. XXXIX, вып. 1—2.
- Коровин Е. П. Главнейшие линии в систематике рода *Ferula* (Turn.) L. — «Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир.», Отд. биол., 1939, т. XLVIII, вып. 5—6.
- Кудряшев С. Материалы по фенологии растений флоры Средней Азии в условиях культуры. — «Тр. Ботанич. сада Среднеазиатск. гос. универс.», вып. 9, 1934.
- Попов М. Г. Экологические типы растительности пустынь Южного Казахстана. — «Изв. Главн. ботанич. сада РСФСР», 1925, т. XXIV.
- Прозоровский А. В. Полупустыни и пустыни СССР. — «Растительность СССР», т. II. Изд. АН СССР, 1940.
- Шеников А. П. и Иоффе А. Ф. К биологии пустынных злаков. — «Бот. журн. СССР», 1944, т. XXIX, № 1.
- Щербинковский Н. С. Местная природа и сельское хозяйство. Изд. «Новая деревня», 1926.

ИЗМЕНЕНИЕ АКТИВНОСТИ И КАЧЕСТВА ФЕРМЕНТОВ ПРИ ПРОРАСТАНИИ СЕМЯН

А. В. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ, Е. В. КОЛОБКОВА,
Н. А. КУДРЯШЕВА

В ряду вопросов, охватываемых проблемой преодоления затрудненной репродукции растений, крупное место принадлежит вопросу о трудном прорастании семян. Под последним понимаются явления различного порядка: семена прорастают трудно, когда они одеты такой оболочкой, которая в большей или меньшей степени лишена способности пропускать необходимые для прорастания воду и кислород. В этом случае бывает достаточно удалить или механически повредить оболочку, чтобы семя быстро проросло. В природе такое удаление может произойти, например, путем действия почвенных микробов, вызывающих разрушение как межклеточного вещества, так и самих клеток семенных оболочек. В других случаях оболочка может хорошо пропускать и воду и воздух, но семя не прорастает или прорастает чрезвычайно медленно: оно может годами не менять своего состояния в самых, казалось бы, благоприятных условиях для прорастания, а затем прорастание все же начинается. Нет никакого сомнения, что в этом случае причины, затрудняющие прорастание, коренятся в клетках зародыша и эндосперма, если последний присутствует в семени. Здесь дело может заключаться тоже в трудной проницаемости оболочек, но уже не семенных, а клеточных.

Из наблюдений, например, известно, что водная вытяжка из непрорастающих или трудно прорастающих семян может задержать прорастание семян, обычно хорошо прорастающих. В других случаях прорастание не идет на дистиллированной воде, но хорошо протекает на почвенной вытяжке.

Объяснение приведенного факта надо искать в химических и физических свойствах протоплазмы клеток. Процесс прорастания является сложным комплексом взаимно связанных и взаимно обусловленных процессов распада и синтеза, окисления и восстановления. При прорастании распадаются сложные химические соединения (белок, крахмал, сложные липоиды) и из образующихся при этом продуктов распада (аминокислот, сахаров, жирных кислот) в растущих частях развивающегося зародыша образуются новые белки, новые сложные углеводы, новые липоиды. Эти последние процессы, требующие для своего осуществления поглощения энергии, как и все синтезы высокомолекулярных соединений, могут протекать только при содействии одновременно идущих сопряженных энергетических реакций, катализируемых различными окислительно-восстановительными ферментами. Отсюда вытекает необходимость исследования поведения при прорастании как отдельных веществ, входящих в состав покоящихся семян, так и сложных процессов, приводящих к изменениям отдельных веществ.

Биохимия прорастания семян известна в общих чертах. Изучено влияние внешних условий, выяснены различия в протекании процесса в постоянной темноте и при нормальной смене дня и ночи. Показано, что основными в прорастании семян являются одновременно протекающие процессы гидролитического распада запасных белков, углеводов и жиров и процессы синтеза конституционных белков, липоидов и скелетных углеводов (клетчатки и гемицеллюлоз), а также процессы окислительно-восстановительного характера, доставляющие энергию, необходимую для синтетических процессов.

Однако до сего времени нет данных о том, почему и как происходит мобилизация ферментов, каким образом используется освобождающаяся при дыхании энергия, какова динамика отдельных ферментных процессов, какую роль в явлениях прорастания семян играют стимуляторы и т. д. Все эти вопросы неизмеримо усложняются в случае затрудненного прорастания. В работе любого ботанического сада, ботанического учреждения на каждом шагу приходится встречаться с фактами необъяснимой задержки прорастания семян ряда растений, с фактами более или менее быстрой потери всхожести семян, и вскрыть причины этих фактов совершенно необходимо. Это делает безусловно понятным и обоснованным наличие в числе проблем, намеченных для разработки в Главном ботаническом саду, проблемы преодоления затрудненного прорастания.

В исследовании, проведенном в 1944 г. в лаборатории физиологии и биохимии растений Среднеазиатского государственного университета Л. Г. Корниевской, было обнаружено, что способность каталазы снижать энергию активации каталитического разложения перекиси водорода, т. е. ее качество как фермента, у покоящихся семян маша (*Phaseolus aureus*) сравнительно высока и выражается, при значении термического коэффициента реакции, в температурном интервале 15—25°, $Q_{10} = 1,80$, показателем $pN_{\text{акт}} = 16,30$ (Благовещенский, 1950). При набухании семян качество их каталазы резко падало до значения $pN_{\text{акт}} = 7,38$. Затем при прорастании в темноте наблюдалось повышение качества, сменившееся под конец новым снижением:

	Q_{10}	$pN_{\text{акт}}$
Однодневные растения	3,18	9,08
Двухдневные »	2,38	12,75
Трехдневные »	1,80	16,30
Четырехдневные »	1,19	21,57
Пятидневные »	1,61	17,70
Шестидневные »	1,83	16,09
Семидневные »	2,40	12,65

Подобные же отношения были обнаружены Л. Г. Корниевской и для каталазы этилолированных ростков мягкой пшеницы:

	$pN_{\text{акт}}$		$pN_{\text{акт}}$
Покоящиеся семена	15,61	Трехдневные ростки	19,50
Набухшие »	5,57	Четырехдневные »	17,03
Однодневные ростки	5,87	Пятидневные »	15,61
Двухдневные »	18,62	Шестидневные »	13,75

Эти изменения качества ферментов были совершенно неожиданными и заставляли детальнее изучить ферментный аппарат семени в процессе прорастания, что и было предпринято нами в 1949 г.

Первые опыты проводились с яровой пшеницей Мелянопус 69 урожая 1948 г. Тащинского государственного сортоиспытательного участка. Изучению были подвергнуты активность и качество каталазы и автолитических (протеолитических) ферментов, в связи с чем были проведены исследования состояния азотистых веществ путем определения общего азота и азота свободных аминных групп.

Определения каталазы проводились газометрическим методом. Навеску в 29 семян, весящих в сухом состоянии точно 1 г, растирали с фосфатным буфером ($pH = 6,98$) и доводили в мерной колбочке до 50 мл. Для каждого определения брали 10 мл полученной суспензии и 5 мл 1%-ного раствора перекиси водорода. Отсчеты выделившегося кислорода производились через каждые 30 секунд в течение 3,5 минуты. Определения велись при двукратной повторности параллельно при 10 и 20°. Активность каталазы выражалась в константах скорости K мономолекулярной реакции ($K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$, где a — выраженное в кубических сантиметрах количество кислорода, выделяющегося при разложении всей взятой в опыт перекиси водорода, x — количество кислорода в кубических сантиметрах, выделяющегося в течение времени t). Предварительные опыты показали, что количества выделяющегося в параллельных опытах кислорода неодинаковые, хотя и очень близкие. Поэтому все опыты проводились в двукратной повторности и для вычисления констант скорости K брались средние из параллельных определений. Проростки получались из таких же навесок в 1 г по 29 воздушно-сухих семян и измельчались и обрабатывались дальше так же, как и семена.

В табл. 1 приведены результаты опытов по изучению активности и качества каталазы в покоящихся семенах.

Таблица 1

Определение активности и качества каталазы покоящихся семян Мелянопус 69. Опыт 19 марта 1949 г. ($a=38 \text{ см}^3$)

Время от начала опыта (в сек.) t	10°				20°			
	$O_2 \text{ см}^3$		(x) среднее	$K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$	$O_2 \text{ см}^3$		(x) среднее	$K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$
	1	2			1	2		
30	0,3	0,3	0,3	0,000132	1,0	0,5	0,75	0,000444
60	0,9	0,9	0,9	0,000200	1,7	1,2	1,45	0,000301
90	1,4	1,3	1,35	0,000201	2,3	1,7	2,00	0,000347
120	1,8	1,8	1,8	0,000202	2,9	2,2	2,55	0,000331
150	2,2	2,1	2,15	0,000194	3,4	2,7	3,05	0,000312
180	2,5	2,5	2,5	0,000189	3,8	3,1	3,45	0,000297
210	2,9	2,9	2,9	0,000189	4,3	3,5	3,90	0,000256

Среднее значение константы скорости реакции K для 10° равно 0,000187, а для 20° — 0,000342. Из этих данных вычисляется значение термического коэффициента

$$Q_{10} = \frac{K_{20}}{K_{10}} = \frac{0,000342}{0,000187} = 1,83,$$

а значение показателя качества каталазы

$$pN_{\text{акт}} = 16,23.$$

В другом опыте (19 апреля) активность каталазы у покоящихся семян того же сорта яровой пшеницы Мелянопус 69 была значительно ниже, а именно $K_{10} = 0,000131$ и $K_{20} = 0,000254$, качество же выразилось теми же показателями: $Q_{10} = 1,94$ и $pN_{\text{акт}} = 15,49$.

Изучение активности и качества протеолитических ферментов проводилось методом автолиза. Навески по 5 г (145 семян) тщательно растирали в ступке с ацетатным буфером (рН = 5,6), переносили в мерную колбу объемом в 100 мл и содержимое колбы доводили до метки тем же буферным раствором. Отсюда брали две пробы по 5 мл для определения общего азота (по микрометоду Кьельдаля), после чего к раствору добавляли Na_2S для активирования и через час брали две пробы по 5 мл для определения аминного азота (по методу Попа и Стивенса).

В одной серии опытов активность протеолитических ферментов в покоящихся семенах яровой пшеницы Мелянопус 69 при 21° выражалась константой скорости $K = 0,001250$ и при 35° константой $K = 0,002769$; в другой серии константа K для температуры 21° была равна $0,001458$ и при 35° $K = 0,002968$. Из этих значений констант скорости были вычислены значения коэффициента Аррениуса μ по уравнению

$$\mu = 1,986 (\ln K_{35} - \ln K_{21}) \cdot \frac{294,308}{14}$$

Они оказались равными: в первом случае 10 300 г-кал, во втором 9 200 г-кал. Учитывая, что количество активируемых ферментом молекул $N_{\text{акт}}$ связано со значением коэффициента Аррениуса соотношением

$$N_{\text{акт}} = 6,06 \cdot 10^{23} \cdot e^{-\frac{\mu}{1,986 T}}$$

где T абсолютная температура в градусах Кельвина, находим значения $pN_{\text{акт}}$ — в первом случае равным 16,28 и во втором 17,07, т. е. качество протеолитических ферментов у покоящихся семян пшеницы выражается величинами того же порядка, как и в случае каталазы.

Характер изменения азотсодержащих веществ при прорастании семян яровой пшеницы Мелянопус 69 был прослежен в двух сериях опытов. Для каждой серии отбирались навески в 5 г, строго по 145 семян в навеске. Навесок было заготовлено столько, чтобы были обеспечены повторные определения общего и аминного азота в покоящихся и наклюнувшихся семенах и в однодневных, двухдневных и трехдневных ростках в одной и в другой сериях. Данные для общего азота поэтому колеблются несколько больше, чем если бы определения производились для совершенно однородного материала, но все же вполне обеспечивают надежность выводов об изменении в содержании азота свободных аминных групп. В табл. 2 даны величины содержания общего и аминного азота в миллиграммах на 1 г сухого вещества исходной навески семян; в третьем столбце помещены значения аминоксодов, показывающие отношение общего азота к азоту свободных аминоксодов. Как видно из приводимых цифр, значение этих индексов во время прорастания неизменно падает.

Отсутствие разницы в содержании аминного азота и, как следствие, в аминоксодовых между покоящимися и наклюнувшимися семенами указывает на то, что основная масса белковых веществ семян в момент наклеивания остается неизменной и только в однодневных ростках обнаруживается начало распада высокомолекулярных азотсодержащих соединений. Резкий скачок в превращениях этих веществ наступает на 2-й день прорастания, когда количество азота свободных аминных групп

Таблица 2

Изменение азотсодержащих веществ при прорастании семян яровой пшеницы Мелянопус 69

Объект	Первая серия			Вторая серия		
	N общий (в мг/г)	N амин- ный (в мг/г)	N общий N амин- ный	N общий (в мг/г)	N амин- ный (в мг/г)	N общий N амин- ный
Покоящиеся семена	28,62	0,224	129	29,60	0,252	113
Наклюнувшиеся семена	28,62	0,224	129	27,83	0,252	110
Однодневные ростки	28,17	0,308	94	28,28	0,322	88
Двухдневные »	29,29	0,728	40	—	—	—
Трехдневные »	29,46	1,060	27	28,45	1,722	17
Шестидневные »	—	—	—	28,45	4,340	7

увеличивается больше чем вдвое. Интересно отметить, что в этот же день происходит и резкое увеличение (в три раза) активности протеолитических ферментов, как это показывают данные табл. 3, в которой приведены константы скорости автолитической реакции, проведенной при рН = 5,6 с ацетатным буфером, а также значения термического коэффициента Q_{13} , коэффициента Аррениуса μ и показателя качества фермента $pN_{\text{акт}}$.

Таблица 3

Протеолитические ферменты при прорастании семян яровой пшеницы Мелянопус 69

Дни прорастания	Активность $K^* = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$		Q_{13}	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$
	22°	35°			
Покоящиеся семена	0,001458	0,002968	2,04	9 200	17,07
1-й день прорастания	0,001472	0,002410	1,63	6 800	18,87
2-й » »	0,004018	0,008127	2,02	9 800	16,70
3-й » »	0,007028	0,014707	2,09	10 200	16,42
5-й » »	0,005998	0,010548	1,76	7 800	18,15

* Значение констант отнесено к единице времени, одному часу.

В абсолютных величинах (в миллиграммах аминного азота) активность протеолитических ферментов выражалась следующими данными (табл. 4).

С активностью и качеством протеолитических ферментов интересно сопоставить соответствующие данные для каталазы. Как показывает табл. 5, активность каталазы у покоящихся семян была очень низкой. При высевах семян она сильно увеличилась и затем после небольшого снижения (на 3-й день) продолжала увеличиваться. Качество каталазы также повышается при высевах по сравнению с тем, что имеет место в покоящихся семенах, но на 3-й день прорастания резко падает; на 5, 7 и 8-й дни прорастания обнаружен приблизительно одинаковый уровень высокого

Таблица 4

Прирост аминного азота в равных пробах для анализа при температурах 22 и 35°
(в мг)

Часы	Покоящиеся семена		Дни прорастания							
			1-й		2-й		3-й		5-й	
	22°	35°	22°	35°	22°	35°	22°	35°	22°	35°
24	1,19	2,59	1,40	2,10	3,85	6,62	6,30	11,90	—	—
48	—	—	2,38	4,34	6,72	10,64	10,36	19,39	10,36	17,08
72	2,94	3,29	3,50	5,18	7,56	17,15	—	—	12,04	17,39
96	—	—	—	—	—	—	16,38	24,85	—	—
120	4,48	5,82	—	—	11,34	20,51	—	—	—	—

качества каталазы. В другом опыте активность каталазы покоящихся семян была значительно выше, чем в первом, при том же качестве, и продолжала оставаться высокой вплоть до последнего (5-го) дня прорастания. Качество каталазы в этом опыте также непрерывно нарастало до очень высоких величин.

Изменения качества каталазы во втором случае не характеризуются его снижением на 3-й день прорастания семян, как в первом опыте, быть может потому, что в этом случае вообще все развитие шло гораздо энергичнее.

Таблица 5

Активность и качество каталазы при прорастании яровой пшеницы Мелянопус 69

Дни прорастания	Активность $K = \frac{2 \cdot 3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$		Q_{10}	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$
	10°	20°			

Первая серия

Покоящиеся семена	0,000131	0,000254	1,94	10 600	15,49
При высадке	0,000861	0,001250	1,45	6 100	19,13
3-й день прорастания	0,000765	0,001553	2,03	11 600	14,93
5-й » »	0,002810	0,003785	1,35	4 900	20,03
7-й » »	0,003614	0,005009	1,39	5 400	19,66
8-й » »	0,004313	0,005593	1,30	4 300	20,49

Вторая серия

Покоящиеся семена	0,000187	0,000342	1,83	10 000	16,23
1-й день прорастания	0,000861	0,001250	1,45	6 100	19,13
2-й » »	0,001422	0,001608	1,13	2 000	22,25
5-й » »	0,005015	0,005480	1,09	1 400	22,71

Таким образом, в условиях «нормального» прорастания семян яровой пшеницы оба фермента ведут себя, по существу, одинаково: активность обоих непрерывно (если не считать некоторого снижения на 3-й день для каталазы в первой серии опытов и снижения активности протеоли-

тических ферментов на 5-й день) растет в течение всего периода прорастания, качество же ферментов в общем повышается, и к концу прорастания обнаруживается более сложный ход его изменений. Интересно отметить, что резкое изменение в активности ферментов в начале прорастания отвечает резкому снижению аминоксидного азотсодержащих соединений в это же время. Возможно, что оба эти явления взаимно обусловлены, так как есть все основания думать, что начальный распад белков в прорастающем семени идет с разрывом дисульфидных связей в белковых молекулах и образованием свободных тиоловых группировок, как на это указывают работы Сутулова (1946). Такое освобождение SH-групп при первичном распаде белковой молекулы должно оказывать стимулирующее действие на протеолитические ферменты семян пшеницы, так как последние принадлежат к группе папаиназ, т. е. таких протеиназ, которые как раз активизируются действием тиоловых соединений. Труднее объяснить наблюдавшееся на 3-й день прорастания снижение качества и протеолитических ферментов и каталазы. Возможно предположение, что продукты первичного распада белков, имеющие полипептидный характер, вызывают блокаду белковой части ферментов, более прочную при низкой, чем при высокой температуре. В результате при переходе от 1-го дня прорастания к 3-му происходит увеличение активности протеолитических ферментов при 22° в 4,77 раза, а при 35° в 6,1 раза, что и вызывает кажущееся снижение качества этих ферментов с $pN_{\text{акт}} = 18,87$ до $pN_{\text{акт}} = 16,42$. Для каталазы это торможение при более низкой температуре выражено еще резче, так как здесь (в первой серии опытов) активность при 10° не только не растет от высадки к 3-му дню, но даже падает, в то время как при 20° она продолжает расти. Поэтому и здесь снижение качества, видимо, только кажущееся и обуславливается блокадой фермента какими-то продуктами первичного распада белков. Способность относительно высокомолекулярных продуктов первичного расщепления белка типа полипептидов блокировать ферменты известна, например, в случае ингибиторов трипсина, которые в этом случае были получены даже в кристаллическом виде.

Яровизация яровых пшениц как способ предпосевного воздействия на семена имеет задачей ускорить развитие растений и повысить урожай. В литературе до сих пор имеется очень мало указаний на поведение азотсодержащих веществ и ферментов при этом процессе.

Первая попытка проследить поведение ферментов при яровизации была сделана Демковским (1932), показавшим для яровизируемой озимой пшеницы существование максимумов амилазного и протеазного действия — на 25-й день у первого и на 30-й у второго. Рихтер, Ранцан и Пеккер (1933) показали, что амилаза и протеаза дают постепенное повышение активности, окислительные же ферменты обнаруживают два максимума, с последующими глубокими падениями. Коновалов и Рогалев (1937) установили, что количество общего азота в процессе яровизации не подвергается большим изменениям; в то же время количество азота нерастворимого в воде белка сильно понижается и соответственно этому увеличивается количество азота воднорастворимого белка. При яровизации изменяется также количество небелковых форм азота следующим образом: достигнув своего максимума после намачивания семян перед постановкой на яровизацию, оно постепенно уменьшается и остается только в пределах около 10% от общего азота. Параллельно уменьшению количества небелковых форм азота происходит некоторое увеличение количества азота, приходящегося на долю воднорастворимых форм белка. Видимо, при яровизации происходит обратный синтез высокомолекулярных азотистых

веществ, что и является, по мнению авторов, основным моментом, отличающим процесс превращения азотистых веществ при яровизации от такового при прорастании семян в нормальных условиях. Наконец, Сиса-кян (1937), подходя к изучению ферментов в яровизированных растениях (1937), подходя к изучению ферментов в яровизированных растениях с точки зрения учения о направленном действии ферментов, пришел к выводу, что яровизация сдвигает соотношение между синтезирующим и гидролизующим действием инвертазы. В листьях яровизированных растений резко повышается гидролизующая способность фермента и понижается синтезирующее действие. Яровизация снижает количество сахарозы и увеличивает количество моносахаридов. Автор высказывает предположение, что смещение обратимого действия инвертазы в яровизированных растениях является результатом изменения физико-химической структуры клеточных коллоидов и перехода части адсорбированных ферментов в микрогетерогенное состояние.

Таким образом, наши сведения о ферментах в яровизированных растениях отнюдь нельзя назвать исчерпывающими. Поэтому нами и были поставлены соответствующие исследования с теми же семенами Мелянопус 69, с которыми был проведен и предыдущий опыт, и в тех же условиях методики. Яровизация проводилась при температуре 10—12° с точным соблюдением указанных в литературе условий влажности, в течение 7 дней. На 8-й день яровизированные семена были высажены в кристаллизаторы на фильтровальную бумагу и оставлены при нормальном чередовании дня и ночи на 5 суток. Обычным порядком проводились определения активности каталазы при температурах 10 и 20° и протеолитических ферментов при 21 и 35° и из полученных величин вычислены значения Q , μ и $pN_{\text{акт}}$. Было проведено по две серии опытов по яровизации, отдельно для изучения каталазы и для изучения протеолитических ферментов. С последними попутно определились общий и аминный азот и аминокислоты.

В табл. 6 даются результаты определения форм азота, показывающие, что содержание общего азота в течение яровизации остается постоянным, колеблясь только вследствие некоторой неоднородности навесок.

В содержании же аминного азота обнаруживаются некоторые изменения, хотя последние и не совсем одинаковы в двух сериях определений: в одной из них наблюдалось увеличение аминного азота на 2, 4 и 5-й дни яровизации, сменяющееся на 6 и 7-й дни новым понижением, указывающим на наличие синтетического процесса, что отвечает данным Конова-лова и Рогалева; во второй серии рост содержания аминного азота продолжался до конца яровизации.

Яровизированные семена подвергались проращиванию в тех же условиях, как и в вышеописанном опыте. Определения общего и аминного азота показали, что уже в первые дни прорастания наблюдается, при сохранении постоянства содержания общего азота, быстрое повышение аминного, т. е. энергичная мобилизация азотсодержащих пластических веществ. Эти отношения хорошо видны из табл. 7.

Изучение протеолитических ферментов при процессе яровизации показало, что в одной серии опытов активность к концу яровизации несколько растет, при некотором снижении на 4 и 5-й дни, а качество, повышаясь уже при наклевывании, несколько падает в 1 и 4-й дни и снова растет к концу процесса. При прорастании этих семян активность их протеолитических ферментов резко возрастала до 3-го дня и несколько снизилась на 5-й день; качество же снизилось на 2-й день и продолжало оставаться на низком уровне до 5-го дня. Во второй серии опытов активность сначала повысилась (в 1-й день яровизации), а затем снизилась и вернулась

Таблица 6

Изменение форм азота при яровизации яровой пшеницы Мелянопус 69

Дни яровизации	Первая серия			Вторая серия		
	N общий (в мг/г)	N амин- ный (в мг/г)	N общий N амин- ный	N общий (в мг/г)	N амин- ный (в мг/г)	N общий N амин- ный
Покоящиеся семена . . .	28,62	0,224	129	29,60	0,252	113
Наклюнувшиеся семена . . .	28,62	0,224	129	—	—	—
1-й день	29,06	0,224	129	29,60	0,252	113
2-й »	28,95	0,336	86	—	—	—
3-й »	—	—	—	28,20	0,336	85
4-й »	28,22	0,336	86	27,90	0,364	78
5-й »	29,37	0,336	86	—	—	—
6-й »	27,38	0,280	98	—	—	—
7-й »	28,50	0,280	103	28,20	0,392	73
9-й »	—	—	—	29,60	0,392	75

Таблица 7

Изменения форм азота при прорастании яровизированных семян яровой пшеницы Мелянопус 69

Дни яровизации и прорастания	Первая серия			Вторая серия		
	N общий (в мг/г)	N амин- ный (в мг/г)	N общий N амин- ный	N общий (в мг/г)	N амин- ный (в мг/г)	N общий N амин- ный
7-й день яровизации . . .	28,50	0,280	103	28,20	0,392	73
8-й » »	—	—	—	29,60	0,392	75
1-й день прорастания . . .	29,79	0,436	66	28,10	0,476	59
2-й » »	29,78	0,924	31	27,60	1,694	17
3-й » »	28,14	1,386	21	—	—	—
6-й » »	—	—	—	28,45	3,234	9

к исходной, а качество росло, несколько падало к концу яровизации и при прорастании осталось выше, чем у покоящихся семян. Расхождение между двумя сериями опытов говорит о том, что вопрос о поведении протеолитических ферментов при яровизации требует дальнейших исследований (табл. 8).

В первой серии опытов по изучению активности и качества каталазы при процессе яровизации пшеницы Мелянопус 69 влажность семян была несколько выше, чем рекомендует Т. Д. Лысенко. Поэтому семена наклюнулись сильнее, чем нужно, и характер изменений был иной, чем при нормальной яровизации.

Активность каталазы во время нормальной яровизации сначала возрастает, достигая наибольшего значения на 2-й день яровизации, затем она падает и на 8-й день, при измерениях, производящихся при 10°, достигает первоначальной величины, а при 20° активность на 8-й день яровизации становится на 20% ниже, чем в покоящихся семенах, и в 4 раза ниже, чем на 2-й день яровизации. Качество каталазы растет до 4-го дня и затем незначительно снижается к 8-му дню, оставаясь почти в 10 000

Таблица 8

Активность и качество протеолитических ферментов яровой пшеницы при яровизации

Дни яровизации и прорастания	Активность $K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$		Q ₁₁	μ (г-кал)	pN _{акт}
	21°	35°			
Первая серия					
Покоящиеся семена	0,001458	0,002968	2,04	9 200	17,07
Наклюнувшиеся семена	0,001458	0,002628	1,80	7 600	18,25
1-й день яровизации	0,001943	0,003831	1,98	8 700	17,45
4-й » »	0,001458	0,002797	1,92	8 400	17,67
5-й » »	0,001622	0,002459	1,52	5 300	19,93
6-й » »	0,002459	0,004536	1,84	7 800	18,10
7-й » »	0,002134	0,003485	1,63	6 300	19,20
1-й день прорастания	0,002797	0,005511	1,97	9 400	16,93
2-й » »	0,004404	0,010340	2,35	11 900	14,90
3-й » »	0,008385	0,018670	2,23	11 100	15,70
5-й » »	0,005118	0,011640	2,27	11 400	15,48
Вторая серия					
Покоящиеся семена	0,001250	0,002769	2,22	10 300	16,28
1-й день яровизации	0,001926	0,003235	1,68	6 700	18,90
4-й » »	0,001325	0,002460	1,86	7 500	18,32
7-й » »	0,001250	0,002537	2,03	9 200	17,08
1-й день прорастания	0,002461	0,005238	2,13	9 800	16,64
3-й » »	0,005194	0,010332	1,99	8 900	17,30
6-й » »	0,012010	0,023880	1,99	8 900	17,30

раз выше, чем в покоящихся семенах. После высева нормально яровизированных семян идет энергичное нарастание активности, качество же каталазы остается того же порядка, как и в конце яровизации, кроме 3-го дня, когда наблюдается некоторое его снижение.

В случае проведения яровизации при несколько повышенной влажности исходных семян и более сильном их наклеивании активность каталазы во время яровизации не дает повышения, сопровождаемого падением до первоначальной активности, а последняя растет до 6-го дня, слегка понижаясь на 7-й. Качество же каталазы, начиная с момента наклеивания, остается все время высоким и в среднем одинаковым с тем, какое наблюдается при нормальной яровизации, а именно: среднее значение pN_{акт} для 2, 4, 6 и 8-го дней нормальной яровизации равно 19,51, а для 1, 2, 4, 5, 6 и 7-го дней яровизации в отклоняющихся от нормальных условиях — 19,59. После высева эти семена дали ростки, качество каталазы у которых оказалось значительно выше, чем у ростков, выросших из нормально яровизированных семян, а именно: первые обладали каталазой со средним значением pN_{акт} = 19,20, а вторые с показателем pN_{акт} = 21,71, т. е. количество активируемых каталазой молекул перекиси водорода у последних было более чем в 100 раз больше. Все эти отношения представлены в табл. 9.

Повышение качества ферментов как результат яровизации, несомненно, связано с соответствующими изменениями в обмене веществ. Сопостав-

ление данных об изменении при яровизации состояния азотистых веществ, активности и качества протеолитических ферментов и каталазы приводит нас к заключению, что, помимо образования высокомолекулярных продуктов распада белка, содержащих свободные тиоловые группировки, в процессе распада белка при прорастании, в результате активирования тиоловыми группами неактивных ферментов типа папаиназ и катептических полипептидаз, могут появиться свободные аминокислоты и в их числе свободные дикарбоновые аминокислоты — глутаминовая и аспарагиновая.

Предыдущими опытами было показано, что эти аминокислоты могут оказывать стимулирующее действие на протеолитические ферменты, резко повышая их качество. Такое же стимулирующее действие могут оказывать и продукты дезаминирования и дальнейшего превращения этих аминокислот, а именно производные аспарагиновой кислоты — янтарная и фумаровая, испытанные нами, а также яблочная и виноградная, изученные И. И. Чикало. Условия же для образования этих продуктов превращения азотсодержащих веществ при яровизации легко понять, исходя из того, что обмен веществ при яровизации идет при температурах, отклоняющихся от наиболее благоприятных для вегетативного развития данного растения. Ряд работ в области исследования поведения различных ферментов при разных температурах показывает, что окислительно-восстановительные процессы меньше зависят от температуры, чем реакции синтеза и гидролиза. Поэтому процессы, согласованно протекающие при температуре 20°, перестают быть такими при 10°, и окислительно-восстановительные реакции при этих условиях могут получить перевес над реакциями гидролиза и синтеза, а образовавшаяся при распаде белков аспарагиновая кислота может не пойти на построение новых белков и превратится в янтарную и фумаровую кислоты; о фактах стимуляции ферментов всеми этими кислотами мы уже упоминали.

Из этих предположений вытекает совершенно естественное заключение: если стимулирующее действие оказывают вещества, образующиеся в семенах под действием яровизации, то имеет смысл испытать действие этих веществ, вводя их в семена растений искусственно перед посевом. Укажем здесь на предпринятые по инициативе академика В. П. Филатова опыты Кокуева (1945) с предпосевной обработкой семян хлопчатника вытяжками из консервированных на холоду листьев алоэ, давшие вполне положительные результаты, и на работы одного из авторов данной статьи по исследованию действия на рост корешков маша и ферменты этого растения янтарной, аспарагиновой и фумаровой кислот. Было чрезвычайно заманчиво проследить, как скажется предпосевная обработка семян пшеницы таким продуктом превращения аспарагиновой кислоты, как янтарная кислота. Поэтому мы поставили соответствующий опыт с семенами яровой пшеницы Мелянопус 69 по той же схеме, как и опыт с нормальным прорастанием и с яровизацией и последующим прорастанием. Исходные семена были те же самые. Они замачивались в М/7000 растворе янтарной кислоты (т. е. в растворе, содержащем 17 мг янтарной кислоты в 1 л) в течение 24 часов и затем переносились в кристаллизаторы на фильтровальную бумагу, смоченную водой.

Исследование на формы азота показало, что изменение аминного азота и аминокислотного индекса при замачивании в растворе янтарной кислоты у яровой пшеницы не обнаруживает по существу никаких сдвигов, как это показано в табл. 10.

Таким образом, различия в изменениях азотистых веществ обнаружено не было.

Таблица 9

Активность и качество каталазы при яровизации и прорастании яровизированных семян яровой пшеницы Мелянопус 69

Дни яровизации и прорастания	Активность $K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$		Q_{10}	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$
	10°	20°			
Первая серия					
Покоящиеся семена	0,000131	0,000254	1,94	10 900	15,49
Набухшие »	0,000335	0,000542	1,62	8 000	17,75
2-й день яровизации	0,000611	0,000872	1,43	5 900	19,31
4-й »	0,000362	0,000483	1,33	4 700	20,21
6-й »	0,000278	0,000395	1,42	5 800	19,39
8-й »	0,000144	0,000209	1,45	6 100	19,13
3-й день прорастания	0,000935	0,001557	1,66	8 400	17,45
5-й »	0,002575	0,0003502	1,36	5 100	19,94
7-й »	0,003403	0,004643	1,35	5 100	19,94
8-й »	0,004139	0,005827	1,41	5 700	19,48
Вторая серия					
Покоящиеся семена	0,000186	0,000342	1,83	10 000	16,23
Наклюнувшиеся семена	0,000921	0,001188	1,30	4 300	20,49
1-й день яровизации	0,000836	0,001283	1,50	6 700	18,71
2-й »	0,001066	0,001481	1,39	5 400	19,66
4-й »	0,001465	0,002069	1,41	5 700	19,48
5-й »	0,001625	0,002121	1,31	4 400	20,40
6-й »	0,001628	0,002132	1,31	4 400	20,40
7-й »	0,001338	0,001984	1,48	6 500	18,88
8-й » (высев)	—	—	—	—	—
1-й день прорастания	0,002713	0,003610	1,33	4 700	20,21
2-й »	0,003594	0,004004	1,11	1 700	22,48
3-й »	0,002368	0,002525	1,07	1 100	22,94
5-й »	0,004117	0,005072	1,23	3 400	21,19

Таблица 10

Изменение в содержании аминокислот азота в процессе прорастания семян яровой пшеницы Мелянопус 69 при предпосевной обработке янтарной кислотой в концентрации М/7000

Дни прорастания	Первая серия			Вторая серия			Вода	
	N общий (в мг/г)	N аминокислотный (в мг/г)	N аминокислотный (в мг/г)	N общий (в мг/г)	N аминокислотный (в мг/г)	N общий (в мг/г)	N аминокислотный (в мг/г)	
Покоящиеся семена	29,60	0,252	113	28,62	0,224	129	113—129	
1-й день прорастания	28,28	0,378	75	29,37	0,308	94	88—94	
2-й »	—	—	—	28,04	0,728	39	40	
3-й »	28,45	2,030	14	29,28	1,060	27	17—27	
6-й »	28,45	3,878	7	—	—	—	7	

С другой стороны, изучение протеолитических ферментов у семян пшеницы и их проростков при предпосевной обработке янтарной кислотой в концентрации М/7000 дало достаточно интересные результаты, как это видно из табл. 11.

Таблица 11

Активность и качество протеолитических ферментов у ростков яровой пшеницы при предпосевной обработке янтарной кислотой в концентрации М/7000

Дни прорастания	Активность $K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$		Q_{10}	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$
	21°	35°			
Первая серия					
Покоящиеся семена	0,001458	0,002968	2,04	9 200	17,07
1-й день прорастания	0,001503	0,002833	1,88	8 100	17,82
2-й »	0,003781	0,007572	2,00	8 900	17,30
3-й »	0,007028	0,014707	2,09	9 500	16,86
5-й »	0,005998	0,010029	1,69	6 700	18,87
Вторая серия					
Покоящиеся семена	0,001250	0,002769	2,22	10 200	16,36
Наклюнувшиеся семена	0,001257	0,002121	1,68	6 700	18,87
1-й день прорастания	0,003464	0,006169	1,78	7 400	18,39
3-й »	0,007264	0,017253	2,38	11 100	15,70
6-й »	0,007603	0,015863	2,09	9 500	16,86
Замоченные в воде					
Наклюнувшиеся семена	0,001423	0,002053	1,44	4 700	20,36
1-й день прорастания	0,002231	0,002345	1,95	8 600	17,53
3-й »	0,003749	0,007695	2,05	9 200	17,07
6-й »	0,005517	0,010439	1,89	8 200	17,81

Действие предпосевной обработки семян М/7000 янтарной кислотой по сравнению с замочкой в воде сказывается в некотором снижении качества (в среднем в первой серии $pN_{\text{акт}} = 17,71$, во второй 17,45, а в воде 18,19), и заметном повышении активности ферментов (в первой серии $K_{21} = 0,004578$, $K_{35} = 0,008785$; во второй серии $K_{21} = 0,004897$, $K_{35} = 0,010352$, а в воде $K_{21} = 0,003230$ и $K_{35} = 0,006133$). При этом интересно, что наибольшее снижение качества совпадает с резким увеличением активности.

В активности и качестве каталазы прорастающих семян, как обработанных янтарной кислотой, так и предварительно замоченных в воде (яровизированных и не яровизированных), существенной разницы не обнаружено. Найдены были следующие средние величины активности и термических коэффициентов: в первой серии — у контрольных $K_{10} = 0,002283$, $K_{20} = 0,002857$, $Q_{10} = 1,25$; у обработанных янтарной кислотой $K_{10} = 0,001941$, $K_{20} = 0,002351$, $Q_{10} = 1,21$; во второй серии — у контрольных $K_{10} = 0,002473$, $K_{20} = 0,003438$ и $Q_{10} = 1,39$; у обработанных янтарной кислотой $K_{10} = 0,002322$, $K_{20} = 0,003157$ и $Q_{10} = 1,36$, т. е. активность у стимулированных оказалась в среднем на 10% ниже,

чем у контрольных, а качество немного выше, а именно у контроля $pN_{\text{акт}} = 20,31$, а у стимулированных $pN_{\text{акт}} = 20,58$.

Помимо протеолитических ферментов и каталазы, начато было исследование у прорастающих семян яровой пшеницы Мелянопус 69 качества пероксидазы, проводившееся Вобликовой. Ею установлено, что 17-часовая обработка семян раствором янтарной кислоты в концентрации М/3000 меняет качество пероксидазы. Активность пероксидазы измерялась при 5 и 20° обычным гваяколовым методом с применением электрофотоколориметра. Было обнаружено, что в 1-й день после замачивания активность пероксидазы в семенах, обработанных янтарной кислотой, ниже, чем активность пероксидазы в контрольных семенах (замоченных в воде). Однако в 1-й день активность была вообще настолько мала, что значения коэффициента Аррениуса μ были очень мало достоверными (300 в контроле и 900 в опыте). В 3-й день прорастания значения μ выросли как в контроле, так и в опыте, причем в контроле гораздо сильнее: контроль — $\mu = 10\,500$ г-кал и $pN_{\text{акт}} = 15,73$, а опыт $\mu = 7\,400$ г-кал и $pN_{\text{акт}} = 18,12$. В последующие дни отношения между контролем и опытом выразились следующими величинами (табл. 12):

Таблица 12

Возраст (в днях)	Контроль		Опыт	
	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$
4	6 500	18,80	5 800	19,34
5	4 400	20,41	5 100	19,87
13	8 300	17,35	7 500	18,04
17	5 900	19,26	11 100	15,27

Среднее значение качества пероксидазы в контроле $pN_{\text{акт}} = 18,31$, а в опыте $pN_{\text{акт}} = 18,13$, т. е. обработка янтарной кислотой в концентрации М/3000 снизила качество фермента, хотя и на очень малую величину.

Анализ всех приведенных цифр показывает, что у яровой пшеницы действие стимуляторов на ферменты ростков выражено слабо. Можно было предположить, что у озимой формы такая стимуляция проявится более определенно. По нашему заданию студенткой Московского педагогического института им. В. И. Ленина Е. Вагиной летом 1949 г. были проведены опыты по изучению стимулирующего действия на рост зеленых частей озимой пшеницы различных концентраций янтарной кислоты, в которой замачивались семена в течение 24 часов перед тем, как высеять их в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную дистиллированной водой. В каждой чашке было по 25 семян. Из них развились ростки, первичные листья которых были промерены через 7 дней после того, как семена были положены в чашки Петри. Всего испытано девять концентраций янтарной кислоты; в контроле семена набухали в воде. Результаты показали, что различные концентрации действовали по-разному: наилучшее действие оказала замочка в растворе концентрации М/4000. Концентрации от М/500 до М/2000 и от М/10000 до М/30000 оказали только слабое стимулирующее действие. Все эти отношения представлены в циф-

рах в табл. 13, где приведены результаты непосредственных промеров длины первого листа, а также значения прироста в процентах к контролю.

Таблица 13

Влияние различных концентраций янтарной кислоты на рост первого листа озимой пшеницы (каждая цифра является средней из измерения 25 растений)

Раствор, в котором производилась замочка (24 часа)	Длина первого листа (в мм)	Прирост длины (в %)
Контроль (вода)	31,3	0
Янтарная кислота		
М/500	36,1	15,3
М/1000	37,6	20,1
М/2000	36,95	18,05
М/3000	44,85	43,3
М/4000	61,8	97,4
М/5000	52,02	66,2
М/10000	35,5	13,4
М/20000	36,0	15,0
М/30000	38,5	23,0

Во втором опыте студенткой Е. Вагиной было изучено стимулирующее действие на рост озимой и яровой пшеницы при всех прочих равных условиях адипиновой кислоты, т. е. дикарбоновой кислоты, принадлежащей к тому же ряду, как и янтарная кислота, но имеющей более длинную углеродную цепочку, а именно: $\text{COOH} - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{CH}_2 - \text{COOH}$. Семена, замоченные в растворах адипиновой кислоты в течение 24 часов, высаживались затем не в чашки Петри на дистиллированную воду, а в банки с кварцевым песком на питательный раствор и росли при нормальном чередовании дня и ночи около большого окна. В каждом сосуде было по 25 растений, которые и были тщательно промерены на 10-й день роста. Оказалось, что адипиновая кислота является стимулятором роста для яровой и озимой пшениц, но не в одинаковой степени: у озимой пшеницы при концентрациях адипиновой кислоты, равных М/500 и М/1000, наблюдалось явное угнетение по сравнению с контролем (вода). Оптимальное действие лежит при М/2000; при дальнейшем уменьшении концентрации (до М/5000) наблюдается несколько более слабый рост растений, но все же более энергичный, чем в контроле. Что же касается яровой пшеницы, то она обнаруживает крайне неровное отношение к стимуляции: лучше всего и почти одинаково идет рост при обработке семян растворами адипиновой кислоты М/1000, М/2000 и М/4000; при концентрации М/3000 наблюдается резкое угнетение и при М/5000 — слабое угнетение (табл. 14).

Более отчетливые результаты были получены Е. Вагиной в следующем опыте, в котором результат предпосевной обработки семян адипиновой кислотой определялся тщательными промерами подопытных растений на 7 и 14-й дни от момента посева замоченных семян на питательный раствор в сосудах с песком. В этом опыте выявилось различное отношение двух форм пшеницы к стимуляторам: ясное и отчетливое у озимой и более слабое и менее отчетливое у яровой. Эти отношения видны из табл. 15.

Из табл. 15 видно, что влияние адипиновой кислоты наиболее отчетливо проявилось у 7-дневных растений, у 14-дневных оно вполне ясно заметно на ростках озимой пшеницы, на ростках же яровой — только

Таблица 14

Влияние на рост озимой и яровой пшениц обработки семян адипиновой кислотой (10-дневные ростки)

Концентрация адипиновой кислоты	Яровая		Озимая	
	Длина (в мм)	Прирост (в %)	Длина (в мм)	Прирост (в %)
Контроль	101,2	0	104	0
M/500	—	—	98,7	— 5,1
M/1000	114,3	+12,9	100,6	— 3,3
M/2000	113,4	+12,0	118,4	+13,8
M/3000	91,1	—10,0	109,8	+ 5,5
M/4000	113,6	+12,2	114,2	+ 9,8
M/5000	99,5	— 1,7	109,7	+ 5,5

при концентрации M/2000, все остальные концентрации явно угнетают рост. Интересно, что у озимой пшеницы на 7-й день наибольшее действие обнаруживается при концентрации адипиновой кислоты M/2000, а на 14-й — при концентрации M/4000.

Таблица 15

Влияние на рост озимой и яровой пшениц обработки семян адипиновой кислотой

Концентрация адипиновой кислоты	Яровая		Озимая	
	Длина (в мм)	Прирост (в %)	Длина (в мм)	Прирост (в %)
7-дневные ростки				
Контроль (вода)	35,0	0	33,5	0
M/1000	67,7	+93,4	45,6	+ 36,1
M/2000	54,4	+55,4	98,5	+194,0
M/3000	55,9	+56,9	82,2	+145,4
M/4000	45,9	+31,1	81,7	+143,9
M/5000	41,5	+18,6	67,0	+100,0
14-дневные ростки				
Контроль	181,8	0	153,3	0
M/1000	170,60	— 6,1	163,0	+ 6,3
M/2000	203,0	+10,3	179,0	+ 16,8
M/3000	149,8	—17,6	195,1	+ 27,4
M/4000	181,0	— 0,3	220,1	+ 43,9
M/5000	179,9	— 1,3	188,1	+ 22,7

В опытах, проведенных по нашему поручению студенткой Московского государственного педагогического института им. В. И. Ленина И. С. Малкиной, наблюдения над развитием и ростом яровой пшеницы,

выросшей из семян, обработанных янтарной кислотой, продолжались до колошения. Семена были замочены в воде и в растворе янтарной кислоты в концентрации M/10000 и затем высажены в грунт. Резкая разница в высоте зеленых частей наблюдалась только в первые 2—3 недели, затем все различия исчезли и наблюдались только при колошении. Оказалось, что растения из семян, обработанных янтарной кислотой, начали колошиться на несколько дней раньше контрольных. Средний вес одного колоса, высушенного до воздушно-сухого состояния, был для контрольных растений 0,21 г, для подопытных 0,45 г, а средняя длина колоса для первых 8,2 см, для вторых 10,9 см. Кроме того, в колосьях растений, выросших из стимулированных семян, число колосков было больше, сами колоски длиннее и с большим количеством зерен.

Было интересно проследить, как будут вести себя протеолитические ферменты озимой пшеницы при нормальном прорастании и при стимуляции дикарбоновыми кислотами. Для этой цели были взяты семена озимой пшеницы Лютесценс 329 и с ними проведена серия опытов. Испытывались: семена, замоченные в воде и прораставшие в постоянной темноте (этиолированные растения) и при нормальной смене дня и ночи (зеленые); семена, замоченные в янтарной кислоте концентрации M/5000 (тоже этиолированные и зеленые), и семена, замоченные в адипиновой кислоте той же концентрации (этиолированные и зеленые).

Активность и качество протеолитических ферментов были определены (методом Попа и Стивенса) прежде всего в покоящихся семенах. Было проведено шесть параллельных опытов, давших следующие результаты (табл. 16).

Таблица 16

Активность и качество протеолитических ферментов покоящихся семян озимой пшеницы

№ опыта	K ₂₄	K ₃₄	Q ₁₀	μ (г-кал)	pN _{акт}
1	0,007650	0,010480	1,85	11 200	15,68
2	0,006415	0,014650			
3	0,005458	0,010990			
4	0,007496	0,015300			
5	0,006684	0,012050			
6	0,010330	0,018040			
Средние	0,007339	0,013583			

Определения активности и качества протеолитических ферментов у растений, развивавшихся при нормальной смене дня и ночи и при постоянном затемнении, дали вполне показательные результаты, как это видно из табл. 17.

Анализируя приведенные в табл. 17 данные, легко заметить, что активность протеолитических ферментов при замочке семян как в воде, так и в растворах янтарной и адипиновой кислот снижается. При этом в янтарной кислоте снижение сильнее, а в адипиновой слабее, чем в воде. Качество фермента при замочке в воде несколько снижается, а при замочке в кислотах значительно повышается, причем уменьшение термических коэффициентов и увеличение показателя качества в случае замочки в адипиновой кислоте отнюдь не связано с большим разрушением фермента

Таблица 17

Протеолитические ферменты озимой пшеницы Лютеценс 329 в начальный период развития и влияние на них предпосевной обработки семян дикарбоновыми кислотами (средние данные)

Дни прора- стания	Наименование варианта	$K = \frac{2.3}{t} \lg \frac{a}{a-x}$		Q_{10}	μ (г-кал)	$pN_{\text{акт}}$
		24°	34°			
Замочка	Контроль	0,003363	0,006468	1,92	11 900	15,19
	Янтарная кислота . .	0,002671	0,004195	1,57	8 200	17,85
	Адипиновая кислота	0,004943	0,006912	1,40	6 100	19,35

Нормальная смена дня и ночи

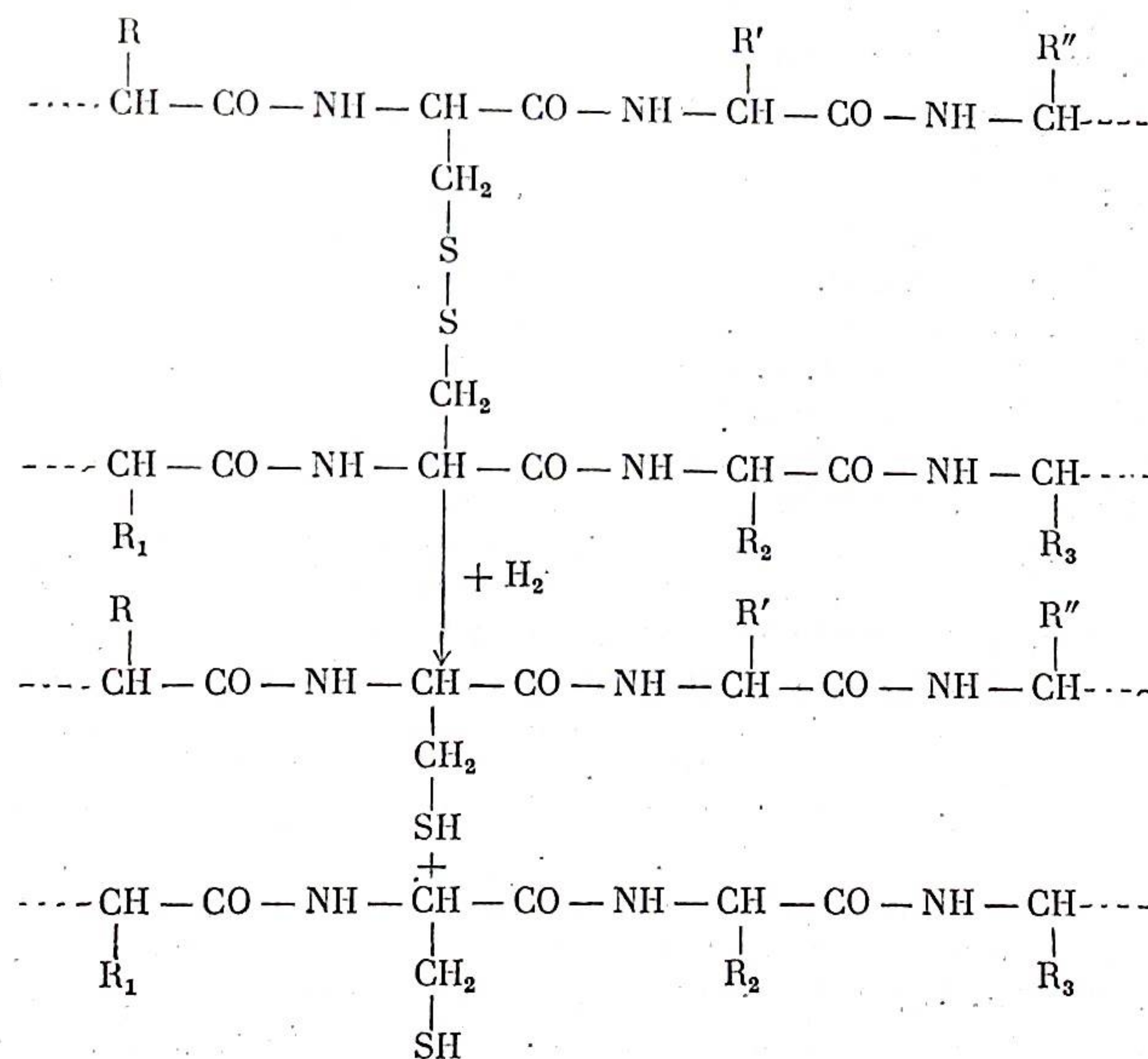
1-й день	Контроль	0,006072	0,008954	1,47	7 000	18,71
	Янтарная кислота . .	0,004779	0,007825	1,63	8 900	17,35
	Адипиновая кислота	0,007884	0,010852	1,38	5 800	19,54
3-й день	Контроль	0,020070	0,029995	1,49	7 300	18,53
	Янтарная кислота . .	0,017555	0,026603	1,51	7 500	18,35
	Адипиновая кислота	0,016775	0,025593	1,52	7 600	18,26
6-й день	Контроль	0,009820	0,012833	1,31	4 900	20,23
	Янтарная кислота . .	0,008894	0,013300	1,50	7 400	18,44
	Адипиновая кислота	0,011876	0,016575	1,40	6 100	19,35
8-й день	Контроль	0,008183	0,012165	1,49	7 300	18,53
	Янтарная кислота . .	0,012158	0,014910	1,23	3 700	21,06
	Адипиновая кислота	0,009500	0,012280	1,29	4 600	20,43

Постоянная темнота

1-й день	Контроль	0,006973	0,011498	1,65	9 200	17,19
	Янтарная кислота . .	0,007768	0,010158	1,29	4 600	20,43
	Адипиновая кислота	0,005625	0,008498	1,51	7 500	18,35
3-й день	Контроль	0,019518	0,028253	1,45	6 800	18,89
	Янтарная кислота . .	0,016123	0,020375	1,26	4 200	20,74
	Адипиновая кислота	0,018270	0,029330	1,61	8 700	17,52
6-й день	Контроль	0,010852	0,013945	1,29	4 600	20,43
	Янтарная кислота . .	0,010329	0,013868	1,34	5 300	19,93
	Адипиновая кислота	0,012504	0,017108	1,37	5 700	19,63
8-й день	Контроль	0,009033	0,013383	1,48	7 100	18,62
	Янтарная кислота . .	0,007123	0,011535	1,62	8 800	17,52
	Адипиновая кислота	0,006543	0,009495	1,45	6 800	18,89

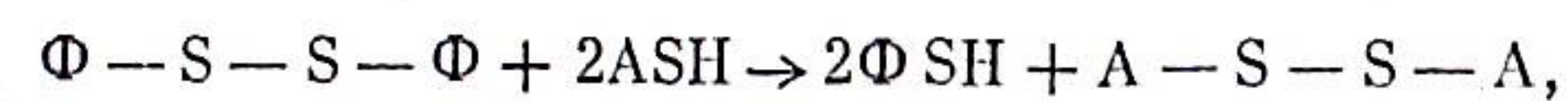
при более высокой температуре, так как активность его в этом случае выше, чем у семян, замоченных в воде. То же самое можно утверждать относительно действия адипиновой кислоты в 1-й день прорастания на свету, в 6-й день на свету и в темноте и в 8-й на свету, а для янтарной кислоты в 6 и 8-й день на свету. Наибольшая активность у всех ростков, как развивающихся на свету, так и у этиолированных, отмечена на 3-й день прорастания. Показатель качества протеолитических ферментов от замочки до 8-го дня равен в среднем для зеленых ростков 18,24, а для этиолированных 18,06, для обработанных янтарной кислотой зеленых 18,61, этиолированных 19,29, для обработанных адипиновой кислотой зеленых 19,39 и этиолированных 18,75. Другими словами, качество ферментов в ростках из семян, обработанных янтарной и адипиновой кислотами, выше, чем в ростках из семян, замоченных в воде.

Сопоставляя полученные данные по активности и качеству ферментов при прорастании семян яровой и озимой пшеницы, необходимо отметить следующее. Известно, что обмен веществ при прорастании семян теснейшим образом связан с деятельностью ферментов, участвующих в этом обмене. На основании литературных данных можно следующим образом представить ход обмена, например, белковых веществ при прорастании. В покоящемся семени пшеницы подавляющая масса азотсодержащих веществ представлена высокомолекулярными белками, сосредоточенными в клетках алейронового слоя и представленными главным образом спирторастворимым проламином — глиадином, щелочнорастворимым глютеином, небольшим количеством глобулина и очень малым количеством воднорастворимого альбумина — лейкозина. Первым этапом превращения белков при прорастании семени является, как показали Благовещенский и Соседов (1934), распад их под влиянием специфического дезагрегирующего фермента без образования свободных аминных и карбоксильных



групп. На явление дезагрегационного распада белков клейковины, полученной из семян, покусанных клопом-черепашкой, было указано еще Козьминой и Резниченко (1937), доказательство же ферментативной природы этого процесса и указание на наличие специфического фермента при нормальном прорастании было дано Благовещенским и Соседовым в только что упомянутой работе. До сих пор точно не установлено, по каким именно связям происходит дезагрегационный распад белковой молекулы, но есть все основания предполагать, на основе работ Сутулова (1946), что такой распад может происходить по дисульфидным мостикам, связывающим отдельные полипептидные цепочки белковой молекулы, с превращением их, в результате восстановительного процесса, в свободные тиоловые группировки. Этот разрыв может быть представлен следующей схемой (стр. 91).

Как мы уже указывали, соединения, содержащие группу SH (сюда относятся цистеин, глутатион и, вероятно, белки со свободными тиоловыми группами), являются активаторами протеолитических ферментов, относящихся к группе катепсинов или папаиназ. Протеолитический фермент пшеницы, как было показано Благовещенским и Юргенсон (1936), относится как раз к этой группе и активируется тиоловыми соединениями. Самый процесс активирования можно представить таким образом, что тиоловые группы активатора восстанавливают дисульфидные группировки неактивного фермента и тем самым переводят последний в активное состояние по хорошо известной энзимологам схеме:



где $\Phi - S - S - \Phi$ — неактивный фермент, ASH — активатор, ΦSH — активный фермент и $A - S - S - A$ — неактивный окисленный активатор.

Первичный дезагрегационный распад белков, как первый биохимический процесс прорастания, освобождая тиоловые группировки белковых молекул, тем самым приводит к активированию протеолитических ферментов, к новому освобождению активирующих ферменты тиоловых группировок и, в конце концов, к энергичному нарастанию активности. На примере яровой пшеницы было показано такое нарастание активности протеолиза: константа скорости протеолиза у покоящихся семян была равна 0,001458, на 1-й день прорастания 0,001472, т. е. наблюдалось лишь незначительное усиление, но на 2-й день было уже 0,004018, а на 3-й день 0,007028. Следовательно, константа изменилась так, как это имеет место при автокатализе, т. е. когда катализатор образуется по ходу реакции. На такое увеличение активности протеолитических ферментов при прорастании было указано А. В. Благовещенским еще в 1919 г. при исследовании фермента, расщепляющего пептон.

Первые продукты распада белка, имеющие характер полипептидов, могут, с одной стороны, подвергаться действию полипептидаз и распадаться дальше, а с другой стороны, они могут блокировать протеолитический фермент и снижать его активность, подобно тому, как это происходит при взаимодействии ферментов поджелудочной железы, блокируемых полипептидами (ингибиторами). Эти полипептиды-ингибиторы были получены в кристаллическом виде и обладают молекулярным весом, равным 5000—8000 (Northrop, 1939). Весьма вероятно, что снижение активности протеолитических ферментов и у яровой и у озимой пшениц, обнаруживающееся при их намачивании и в 1-й день прорастания, связано с такой блокадой. С другой стороны, появление свободных аминокислот, в частности аспарагиновой и глутаминовой, может повлечь за собой сти-

муляцию фермента, так как исследованиями Благовещенского (Благовещенский и Кологривова, 1945б) и Чикало (1945) было показано, что эти кислоты, примененные в концентрациях М/1000, вызывают активирование протеолитических ферментов (трипсин, госсипаин).

Для протеолитических ферментов озимой пшеницы и, в меньшей степени, яровой характерно не только закономерное изменение их активности при прорастании, но и изменение их качества, которое у прорастающих семян значительно выше, чем у покоящихся. Это повышение качества характерно не только для протеолитических ферментов, но и для каталазы, причем порядок величин в обоих случаях один и тот же, так как в основе повышения качества обоих ферментов при прорастании лежит один и тот же фактор, а именно повышение энергетического уровня ферментного активного белка. Это повышение качества ферментов при прорастании, несомненно, имеет большое значение для развития. Напомним, что и в животном мире молодой организм характеризуется высоким качеством ферментов по сравнению со взрослым и особенно со старым, как это было показано в работах Вадовой (1939) и Колобковой (1939). Для растений влияние возраста на качество ферментов указывалось Благовещенским еще в 1936 г. и неоднократно изучалось как им, так и его сотрудниками (см. работы 1936—1949).

Наблюдения над поведением ферментов при яровизации были проведены впервые Демковским, показавшим, что при яровизации семян озимой пшеницы активность каталазы в них увеличивается до 30-го дня, затем уменьшается и снова увеличивается; активность амилазы растет до 25-го дня, а активность протеаз до конца. Затем Рихтер, Ранцан, Пеккер (1933) обнаружили у яровизируемых семян озимой пшеницы максимум активности для каталазы на 20 и 25-й дни и для пероксидазы на 15 и 19-й дни; активность амилазы и протеолитических ферментов возрастала с начала и до конца яровизации. Очень важным надо признать указание Филиппенко (1936), что в вегетативных частях яровизированной озимой пшеницы активность каталазы и пероксидазы выше в фазе цветения. Наши исследования обнаруживают для яровизируемой яровой пшеницы существование небольшого максимума активности протеолитических ферментов перед концом процесса яровизации и такой же максимум для каталазы; это в общем отвечает тому, что описали Демковский и Рихтер с сотрудниками. Данные по определению качества протеолитических ферментов и каталазы при яровизации яровой пшеницы, впервые полученные нами, показывают, что яровизация переводит эти ферменты на более высокий энергетический уровень, повышает их качество.

Подобное же повышение качества было установлено и при замачивании семян вместо воды в растворах янтарной и адипиновой кислот в концентрации М/7000. Как уже отмечалось выше, такое повышение качества ферментов в растениях, развивающихся из семян, подвергнутых действию стимуляторов, наблюдалось впервые в работе Благовещенского и Кологривовой (1945а), и данные настоящего исследования дают новые факты, подкрепляющие положение названных авторов. Важно отметить, что в опытах Дараган-Суцовой были получены данные, показывающие, что в семенах растений, выросших из семян, обработанных биогенными стимуляторами — янтарной и аспарагиновой кислотами, активность и качество протеолитических ферментов оказались выше, чем в семенах с контрольных растений.

ВЫВОДЫ

1. При прорастании семян озимой и яровой пшеницы наблюдается увеличение активности и повышение качества каталазы и протеаз.
2. Яровизация яровой пшеницы протекает с нарастанием азота свободных аминогрупп в середине процесса, с последующим уменьшением.
3. Активность протеолитических ферментов и каталазы при яровизации обнаруживает высокий максимум приблизительно в середине процесса. Качество их при яровизации повышается.
4. При обработке семян слабыми растворами янтарной и адипиновой кислот качество каталазы, пероксидазы и протеолитических ферментов ростков повышается.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. О пептазе семян.— «Журн. Русск. бот. об-ва», 1919, т. IV.
- Благовещенский А. В. О различиях ферментов одного наименования в зависимости от их происхождения.— «Биохимия», 1936, т. II.
- Благовещенский А. В. Влияние охлаждения прорастающих семян на качество их ферментов. Тезисы докл. Совец. по физиологии растений, 1940.
- Благовещенский А. В. Влияние временного охлаждения тканей на качество их ферментов.— «Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР», 1946, т. IV.
- Благовещенский А. В. Вопросы акклиматизации и сравнительная биохимия растений.— «Тр. Главн. бот. сада», 1949, т. I.
- Благовещенский А. В. Количественное выражение качества ферментов.— «Докл. АН СССР», 1950, т. XX.
- Благовещенский А. В., Кологривова А. Ю. Активирование каталазы биогенными стимуляторами.— «Докл. АН СССР», 1945а, т. XLVIII.
- Благовещенский А. В., Кологривова А. Ю. Активирование каталазы продуктами дезаминирования аминокислот.— «Докл. АН СССР», 1945б, т. L.
- Благовещенский А. В., Конникова А. С., Вадова А. В. Изменения ферментов при развитии злокачественных новообразований.— «Арх. биол. наук», 1938, т. LI, вып. 3.
- Благовещенский А. В., Соседов Н. И. О растворяющем клейковину ферменте семян пшеницы и ячменя.— «Биохимия и микробиология пшениц». Снабтехиздат, 1934.
- Благовещенский А. В., Юргенсон М. П. О первичном распаде белков при действии ферментов.— «Бюлл. экпер. биол. и мед.», 1936, т. II.
- Вадова А. В. Качество каталазы крови эмбриональной ткани кроликов в процессе развития эмбриона.— «Бюлл. экпер. биол. и мед.», 1939, т. LVIII.
- Демковский П. Цит. по статье А. И. Опарина и В. А. Зенченко «Направленность действия ферментов и влияние на нее яровизации».— Сб. «Проблемы биохимии в мичуринской биологии», 1, 1949.
- Козьмина Н. П., Резниченко М. С. Дезагрегирующий белки фермент пшеницы и ячменя.— «Биохимия», 1937, т. II.
- Кокучев В. И. Изучение влияния биогенных стимуляторов на развитие хлопчатника.— «Докл. АН СССР», т. XLIX, 1945.
- Колобкова Е. В. Температурные коэффициенты ферментов при эмбриональном развитии зародыша дыльчатки.— «Биохимия», 1939, т. IV.
- Коновалов И. Н., Роголев И. Е. О поведении азотистых веществ при яровизации растений.— «Докл. АН СССР», 1937, т. XVI.
- Рихтер А. А., Ранцан В. А., Пеккер М. З. К вопросу о контроле яровизации.— «Докл. АН СССР», 1933.
- Сакян Н. М. К характеристике действия ферментов в живой растительной клетке в связи с яровизацией семенного материала.— «Биохимия», 1937, т. II.
- Сутулов А. Н. Расщепление протеина.— «Докл. АН СССР», 1946, т. LIII.
- Филиппенко И. А. К физиологической характеристике яровизированных и неяровизированных озимых пшениц.— «Докл. АН СССР», 1936, т. III, № 4.
- Чикало И. И. Активирование протеолитических ферментов биогенными стимуляторами.— «Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив.», 1945, вып. 23.
- Northrop J. H. Crystalline Enzymes. Columbia Univers. Press. N. Y., 1939.

ВЛИЯНИЕ АСПАРАГИНОВОЙ И ЯНТАРНОЙ КИСЛОТ НА РОСТ И ДЫХАНИЕ ПРОРАСТАЮЩИХ СЕМЯН

Т. В. ВОБЛИКОВА

Обработка семян некоторых растений растворами дикарбоновых кислот изменяет скорость прорастания и интенсивность роста проростков. При этом более концентрированные растворы тормозят указанные процессы, более разбавленные, наоборот, ускоряют их (Благовещенский, Кологривова, 1945).

Представлялось интересным проследить влияние дикарбоновых кислот на дыхание прорастающих семян. Для этой цели были взяты аспарагиновая и янтарная кислоты и исследовалось их влияние на дыхание семян кукурузы, маша (*Phaseolus aureus* Roxb.), томатов и махорки, с одновременным учетом роста проростков.

Дыхание определялось манометрически в приборе Баркрофта-Кожанчикова. Изменение, внесенное Кожанчиковым (1937) в конструкцию прибора, заключалось в следующем: сосуд, в который помещался объект для наблюдения, присоединялся к манометру через дополнительное колено с притертым краном. Это дополнение давало возможность определять дыхание у слабо дышащих объектов, учитывая изменение объема газов за продолжительный отрезок времени. Кроме того, при наличии нескольких дополнительных колен или стаканчиков при одном манометре можно проводить сравнительные определения в разных условиях или у разных объектов, не нарушая их положения в стаканчике.

При работе с крупными объектами или при многократных определениях дыхания у одной и той же порции семян в течение нескольких дней для удобства работы в наших условиях применялись стаканчики цилиндрической формы.

Дыхание учитывалось по выделению CO_2 , которая поглощалась 10%-ным КОН.

Все опыты по учету интенсивности роста и дыхания проводились при 25—27° С.

ВЛИЯНИЕ АСПАРАГИНОВОЙ КИСЛОТЫ НА ДЫХАНИЕ И РОСТ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

Для обеспечения однородности исходного материала семена кукурузы Сахарной, Лиминг и Стерлинг предварительно замачивались в воде в чашках Петри. На 2—3-й день после замачивания отбирали одновременно и одинаково проклюнувшиеся семена и делили на равные части. Определяли интенсивность дыхания одинакового количества семян (3—5 штук) из каждой части, после чего одну часть оставляли в воде, и она служила контролем, другие обрабатывались раствором аспарагиновой кислоты в концентрации М/1000 и М/6000 в течение определенного промежутка

времени, после чего семена отмывали от кислоты, помещали в воду и вновь определяли дыхание в обработанной части и в контроле. Интенсивность дыхания исходных порций семян во всех вариантах (до обработки их растворами кислот) была одинаковой.

Длина корешков и колеоптилей измерялась штангенциркулем у 25—30 проростков.

В результате ряда опытов выяснилось, что аспарагиновая кислота различно влияет на интенсивность дыхания проростков и на рост их корешков. В табл. 1 приведены данные по влиянию аспарагиновой кислоты в концентрации М/1000 и М/6000 на рост корешков кукурузы Лиминг, обработанных растворами кислоты в течение 6 часов.

Таблица 1

Влияние аспарагиновой кислоты на рост корешков кукурузы Лиминг

№ опыта	Возраст (в днях)	Длина корешка в % от контроля			Длина колеоптиля	
		Контроль	Аспарагиновая кислота		Контроль	Аспарагино- вая кислота
			М/1000	М/6000		
1	6	100,0	80,0	106,7	—	—
2	10	100,0	—	128,9	100,0	116,1

Аспарагиновая кислота в концентрации М/1000 снизила интенсивность роста корешков у 6-дневных проростков (с момента замачивания, т. е. у 3-дневных после обработки) на 20 %; в концентрации М/6000 увеличила их рост на 6,7 %.

Во втором опыте у обработанных семян на 10-й день после замачивания (на 7-й день после обработки) наблюдалось увеличение длины корешков на 28,9 % по сравнению с контрольными. Длина колеоптиля у обработанных экземпляров превышала контрольные на 16,1 %.

Кукуруза Стерлинг замачивалась в растворе аспарагиновой кислоты в концентрации М/6000 в течение суток, затем была отмыта от кислоты и переложена в воду. В этом опыте максимальное увеличение длины корешков у проростков наблюдалось в первые дни прорастания (табл. 2).

Таблица 2

Влияние аспарагиновой кислоты в концентрации М/6000 на рост корешков кукурузы Стерлинг

Возраст (в днях)	Длина в % к исходному контролю		Длина в % к предыдущей	
	Контроль	Аспарагиновая кислота	Контроль	Аспарагиновая кислота
2	100,0	115,5	100,0	100,0
5	557,0	970,0	557,2	840,0
9	768,0	1009,0	131,1	104,0

Кроме того, обращало на себя внимание и то, что все корешки проростков из обработанных семян были густо покрыты волосками, у контрольных корешки были голыми.

Дыхание же обработанных семян кукурузы было слабее, чем в контроле (таблицы 3, 4).

Таблица 3

Влияние аспарагиновой кислоты в концентрации М/6000 на дыхание проростков кукурузы Сахарной (в % к исходному контролю)

Варианты опыта	Контроль	Аспарагиновая кислота
До обработки	100,0	100,0
После 6 часов обработки	102,0	87,9

Таблица 4

Влияние аспарагиновой кислоты М/6000 на дыхание проростков кукурузы Лиминг (в % к контролю)

Возраст (в днях)	Варианты опыта	Контроль	Аспарагиновая кислота
3	До обработки	100,0	100,0
4	После 2-часовой обработки	101,6	90,6
		176,6	112,5

Из табл. 4 видно, что угнетение дыхания, вызванное 2-часовой обработкой семян раствором аспарагиновой кислоты в концентрации М/6000, наблюдалось и на следующий день после обработки, несмотря на то, что рост корешков у обработанных экземпляров был значительно интенсивней.

ВЛИЯНИЕ АСПАРАГИНОВОЙ И ЯНТАРНОЙ КИСЛОТ НА ДЫХАНИЕ И РОСТ ПРОРОСТКОВ МАША (*PHASEOLUS AUREUS* ROXB.)

При работе с машем в каждой порции бралось по 50 семян. Все семена замачивались в чашках Петри на фильтровальной бумаге, смоченной водой в контрольной порции и растворами аспарагиновой кислоты в подопытных. Через 17 часов во всех порциях семена промывались водой и в дальнейшем проращивались на фильтровальной бумаге, смоченной водой. Длина корешков измерялась у 25—30 проростков. Для определения интенсивности дыхания брали по 15 проростков.

Определение влияния растворов аспарагиновой кислоты в концентрации М/1000, М/6000, М/20000 и М/50000 на энергию роста корешков

Таблица 5

Влияние аспарагиновой кислоты на рост корешков и подсемядольного колена маша (в % к контролю)

Варианты опыта	Длина	
	корешков	подсемядольного колена
Контроль	100,0	100,0
Аспарагиновая кислота:		
M/1000	108,2	97,3
M/6000	113,0	99,2
M/20000	113,6	101,5
M/50000	115,4	104,6

маша подтвердили данные проф. Благовещенского, а именно: аспарагиновая кислота стимулировала рост корешков (табл. 5).

Интенсивность дыхания проростков из семян, обработанных аспарагиновой кислотой в концентрации M/6000, была больше, чем у контрольных (табл. 6).

Таблица 6

Влияние аспарагиновой кислоты в концентрации M/6000 на дыхание проростков маша (в % к контролю)

Контроль	Аспарагиновая кислота
100,0	110,2

Таблица 7

Влияние янтарной кислоты в концентрации M/3000 на рост корешков маша (в % к контролю)

Варианты	Первый опыт	Второй опыт
Контроль	100,0	100,0
Янтарная кислота	117,9	117,3

Янтарная кислота в концентрации M/3000 также стимулировала рост корешков маша (табл. 7). Из каждой порции, как и в опытах с аспарагиновой кислотой, измерялось по 30 проростков.

Дыхание проростков маша из семян, обработанных янтарной кислотой в концентрации M/3000, было слабее дыхания контрольных (табл. 8). Угнетение дыхания, вызванное янтарной кислотой, увеличилось на вторые сутки после обработки.

Таблица 8

Влияние янтарной кислоты на дыхание

Возраст (в днях)	Первый опыт		Второй опыт	
	Контроль	Янтарная кислота	Контроль	Янтарная кислота
2	100,0	62,0	100,0	71,6
3	100,0	52,7	100,0	61,1

ВЛИЯНИЕ АСПАРАГИНОВОЙ КИСЛОТЫ НА ДЫХАНИЕ ПРОРОСТКОВ ТОМАТОВ

Работа проводилась с семенами томатов № 2004, полученными с Грибовской селекционной станции. В каждую порцию брали по 40 семян (130 мг). Семена размещали на нескольких слоях фильтровальной бумаги, смоченных водой, в стаканчиках от прибора Баркрофта. На следующий день во всех порциях определяли дыхание, после чего во всех стаканчиках фильтровальную бумагу заменяли новой, за исключением верхнего слоя, на котором находились семена. В подопытных порциях фильтровальную бумагу смачивали раствором кислоты в концентрациях M/1000 и M/6000, в контроле — водой. Через 17 часов все порции промывали водой, вновь сменяли фильтровальную бумагу (как и в первый раз, оставляли верхний слой ее, чтобы не повредить проростки), которую смачивали водой. После этого определяли дыхание.

В результате ряда определений выяснилось, что интенсивность дыхания проростков, обработанных аспарагиновой кислотой, была меньше интенсивности дыхания контрольных в 1-й день после обработки. Но на 2-й день интенсивность дыхания проростков, обработанных аспарагиновой кислотой в концентрации M/6000, была выше интенсивности дыхания контрольных. Дыхание проростков, обработанных аспарагиновой кислотой в концентрации M/1000, на 2-й день после обработки почти достигло интенсивности контрольных. Следовательно, энергия дыхания, сниженная под влиянием аспарагиновой кислоты в 1-й день, значительно возросла на 2-й день, в то время как в контроле на 2-й день темпы увеличения интенсивности дыхания были значительно слабее (рис. 1).

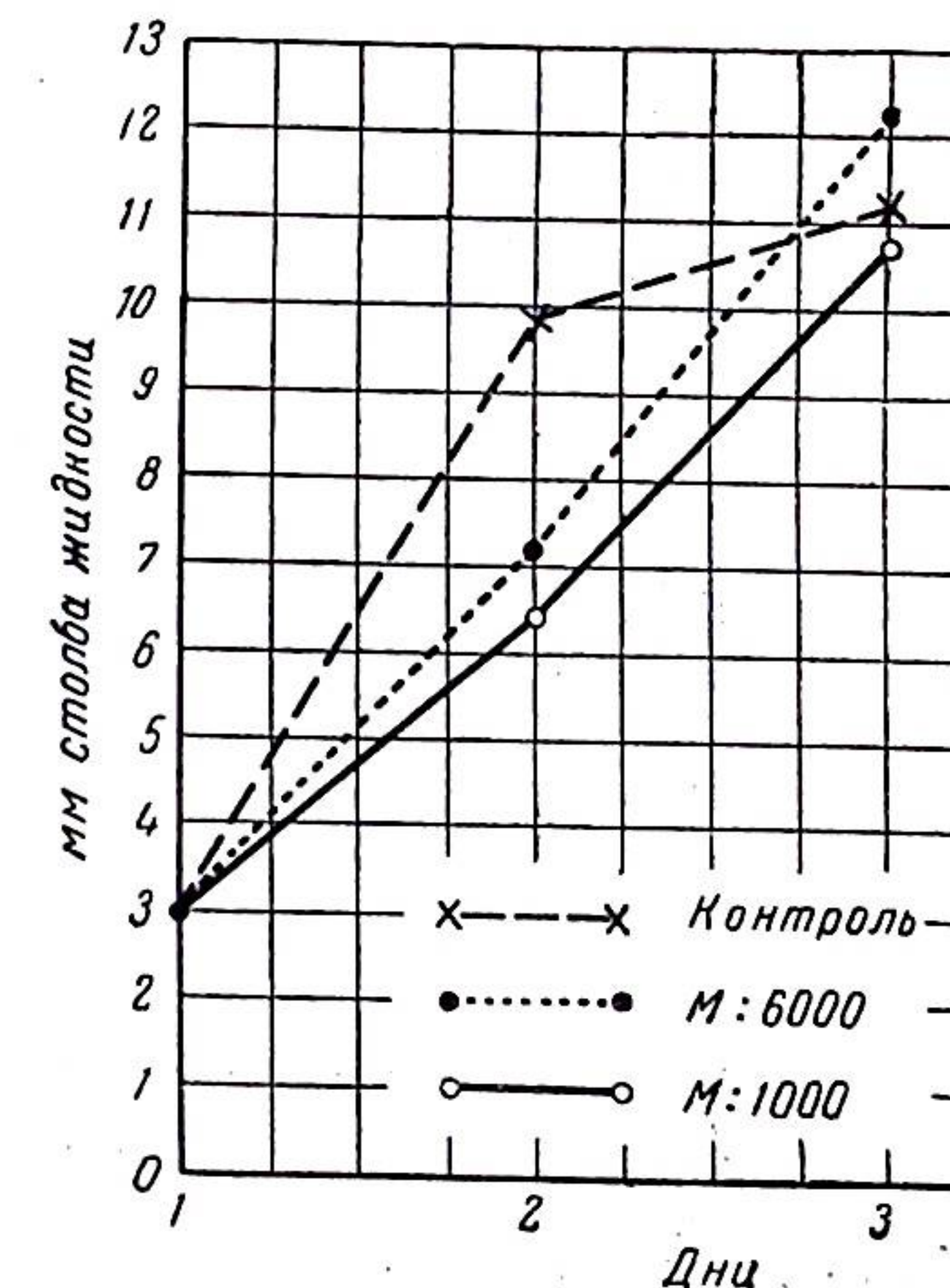


Рис. 1. Влияние аспарагиновой кислоты на дыхание томатов № 2004

ВЛИЯНИЕ АСПАРАГИНОВОЙ КИСЛОТЫ НА РОСТ И ДЫХАНИЕ ПРОРОСТКОВ МАХОРКИ

В опыте была махорка Высокая зеленая № 37. Для определения интенсивности дыхания брались навески по 50 мг, содержащие каждая по 180 — 185 семян. Семена махорки замачивались в стаканчиках от прибора Баркрофта на нескольких слоях фильтровальной бумаги аспарагиновой кислотой в концентрации M/6000, контроль — водой. На следующий день семена отмывались от кислоты таким же образом, как это производилось при работе с томатами, фильтровальная бумага смачивалась водой, и после выравнивания температуры определялась интенсивность дыхания. Оказалось, что дыхание семян, прораставших в течение 17 часов в аспараги-

новой кислоте в концентрации М/6000, было таким же, как и в контроле (табл. 9), но длина корешков у этих проростков была разной (табл. 10). Рост корешков стимулировался аспарагиновой кислотой, рост стебелька угнетался (из каждой порции измерено по 35 проростков).

Таблица 9

Влияние аспарагиновой кислоты в концентрации М/6000 на дыхание проростков махорки

Возраст (в днях)	Интенсивность дыхания в см (разность уровней жидкостей в манометре)	
	контроль	аспарагиновая кислота
3	1,7	1,7
4	2,8	2,8
5	3,4	3,5

Таблица 10

Влияние аспарагиновой кислоты в концентрации М/6000 на рост проростков махорки (в % от контроля)

Варианты опыта	Длина	
	корешка	стебелька
Контроль	100,0	100,0
Аспарагиновая кислота	114,9	93,9

В опытах по определению влияния аспарагиновой кислоты на рост проростков махорки, так же как и в опытах по определению интенсивности дыхания, брали навеску в 50 мг и семена равномерно размещали на фильтровальной бумаге в чашках Петри. Контрольные пробы замачивали в воде, подоштные — в растворе аспарагиновой кислоты в концентрации М/1000 и М/6000. Через сутки семена промывали водой, сменяли фильтровальную бумагу (за исключением верхнего слоя), которую в течение всего опыта поддерживали во влажном состоянии. Проростки из одних чашек были измерены на 4-й день после замачивания, из параллельных — на 7-й день. Из каждой порции измерено по 35 проростков. В табл. 11 приведены результаты промеров: аспарагиновая кислота в концентрации М/6000 стимулировала рост корешков и угнетала рост стебельков.

Таким образом, из приведенных выше примеров видно, что одна и та же кислота, в одной и той же концентрации (например, аспарагиновая в концентрации М/6000), у одних растений, стимулируя рост проростков, стимулирует и дыхание их (маш), на другие же растения действует иначе, а именно — стимуляция роста сопровождается снижением интенсивности дыхания. Подобное явление противоположного действия одного и того же вещества на прорастание и энергию дыхания отмечено рядом авторов (Commoner and Thimann, 1941; Vallance, 1949). Эти два процесса находятся в более сложной зависимости, чем им приписывалось раньше, т. е. не всегда при более интенсивном росте происходит и более энергичное дыхание. Разделение процесса роста и процесса дыхания обусловлено, по видимому, участием в них различных компонентов ферментных систем. Считая, что при изменении внешних условий происходит прежде всего изменение работы ферментов, как наиболее активных участников обмена

Таблица 11

Влияние аспарагиновой кислоты в концентрациях М/1000 и М/6000 на рост проростков махорки (в % к контролю)

Варианты опыта	Длина корня		Длина стебля	
	4-дневного	7-дневного	4-дневного	7-дневного
Контроль	100,0	137,5	100,0	213,3
Аспарагиновая кислота:				
М/6000	153,7	210,4	102,9	207,7
М/1000	151,2	178,9	89,4	197,0

веществ, мы провели определение качества пероксидазы в семенах Мелянопус 69, обработанных янтарной кислотой в концентрации М/3000 в течение 17 часов. Активность пероксидазы измерялась гваяколовым методом при помощи фотоколориметра с гальванометром (Вобликова, 1949) при 5 и 20°. Из табл. 12 видно, что термический коэффициент Ван-Гоффа Q_{15} и коэффициент Аррениуса μ (Благовещенский, 1937) менялись в процессе прорастания в контрольных пробах и у образцов, обработанных раствором кислоты, по-разному: в 1-й день после замачивания в обработанных образцах активность пероксидазы ниже активности ее в контроле и качество ее также ниже контрольной.

Таблица 12

Влияние янтарной кислоты в концентрации М/3000 на качество пероксидазы пшеницы Мелянопус 69

Возраст в днях	Контроль		Опыт	
	Q_{15}	μ (г-кал)	Q_{15}	μ (г-кал)
1	1,03	300	1,09	900
3	2,66	10 500	2,0	7 400
4	1,83	6 500	1,71	5 800
5	1,50	4 400	1,60	5 100
13	2,17	8 300	2,01	7 500
17	1,73	5 900	2,80	11 100

На 3-й день прорастания качество пероксидазы обработанных образцов повышается по сравнению с контрольным. Качество пероксидазы в процессе прорастания изменяется неодинаково с изменением ее у контроля. Вполне допустимо изменение качества и других ферментов, в связи с чем, возможно, и происходят изменения в темпах роста и дыхания обработанных и необработанных семян.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. О различиях ферментов одного наименования в зависимости от их происхождения. — «Биохимия», 1937, т. II, вып. 2.
Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция растений в связи с изменением качества ферментов. — «Успехи совр. биол.», 1939, т. XI, вып. 2.

- Благовещенский А. В., Кологривова А. Ю. О стимуляции роста корней некоторыми органическими кислотами.— «Докл. АН СССР», 1945, т. 48, № 6.
- Вобликова Т. В. Активность пероксидазы у горных растений Западного Тянь-Шаня.— «Докл. АН СССР», 1949, т. 68, № 3.
- Кожанчиков И. В. Экспериментально-экологические методы исследования в энтомологии. 1937.
- Commoner B. and Thimann K. On the relation between growth and respiration.— «J. Gen. Phys.», 1941, vol. 24, № 3.
- Vallance K. B. Effect of the Striga germination stimulant on the respiration of Striga seeds.— «Nature», 1949, vol. 164, № 4175.

О ПРИЧИНАХ МЕДЛЕННОГО ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН ПИОНОВ

Н. В. ЦИНГЕР

Длительность периода прорастания семян у разных растений весьма различна, и вопрос о причинах, определяющих темпы прорастания, представляет большой и теоретический и практический интерес. В литературе предлагаются разнообразные приемы обработки семян в целях ускорения их прорастания, но лишь в редких случаях уделяется внимание выяснению внутренних факторов, которые придают процессу прорастания затяжной характер. Между тем при поисках путей к ускорению прорастания семян посредством внешних воздействий безусловно необходимо учитывать особенности структурно-физиологического порядка, которые наряду с внешними условиями определяют интенсивность процесса прорастания.

Для изучения этого вопроса сделано еще немного, особенно если принять во внимание, что анатомо-физиологические черты, обуславливающие ту или иную скорость прорастания семян, у разных растений могут быть очень разнообразными и требуют детального исследования применительно не только к отдельным семействам, родам и видам, но, может быть, даже к разновидностям.

В свете мичуринской биологии затронутый здесь вопрос представляет значительный интерес уже потому, что прорастание является первым этапом самостоятельной жизни растений: ведь именно ранние фазы развития растительного организма, как на это неоднократно указывали Тимирязев (1937), Мичурин (1948), Лысенко (1948), обеспечивают наиболее широкую возможность активного воздействия на наследственность растений с целью достижения ее направленной изменчивости; поэтому процессу прорастания должно быть уделено особое внимание.

Из весьма скудных литературных данных, касающихся биологии развития пионов, известно, что при посеве их семян весной корешки возникают к осени, а первые листья появляются над поверхностью земли лишь весной следующего года (Sterckx, 1900). Вместе с тем при посеве свежесозревших семян осенью всходы могут быть получены следующей же весной. Всхожесть семян пионов обычно составляет 50—80%. Чрезвычайно медленно протекает не только процесс прорастания, но и дальнейшее развитие пионов: сеянцы этого травянистого растения зацветают только на 5—6-м году, а иногда даже через 8 лет после посева. Репродуктивный процесс — от опыления до созревания семян — проходит в одно лето.

В предлагаемой работе исследованию были подвергнуты не только трудно прорастающие семена *Paeonia*, но и отличающиеся достаточно быстрым прорастанием семена культурных сортов *Delphinium*¹ в расчете на

¹ У *Delphinium* прорастание, хотя и не дружное, начинается на 5-й день, растягиваясь затем на 2—3 недели. Всхожесть достигает 85%.

то, что проведение параллели между этими двумя представителями семейства *Rapunculaceae* даст возможность обнаружить в строении и физиологии семян различия, определяющие темпы прорастания. В качестве второго объекта для сравнения привлекались по мере надобности семена *Ricinus*. Это растение хотя систематически и очень далеко от *Rapunculaceae*, но семена его, отличающиеся весьма быстрым прорастанием и хорошей всхожестью¹, хорошо изучены и с анатомической и с физиолого-биохимической точек зрения.

Вся работа делилась на два раздела: 1) анатомо-морфологическое исследование с применением преимущественно гистохимической методики и 2) физиологическая характеристика семян *Raeonia* и *Delphinium*.

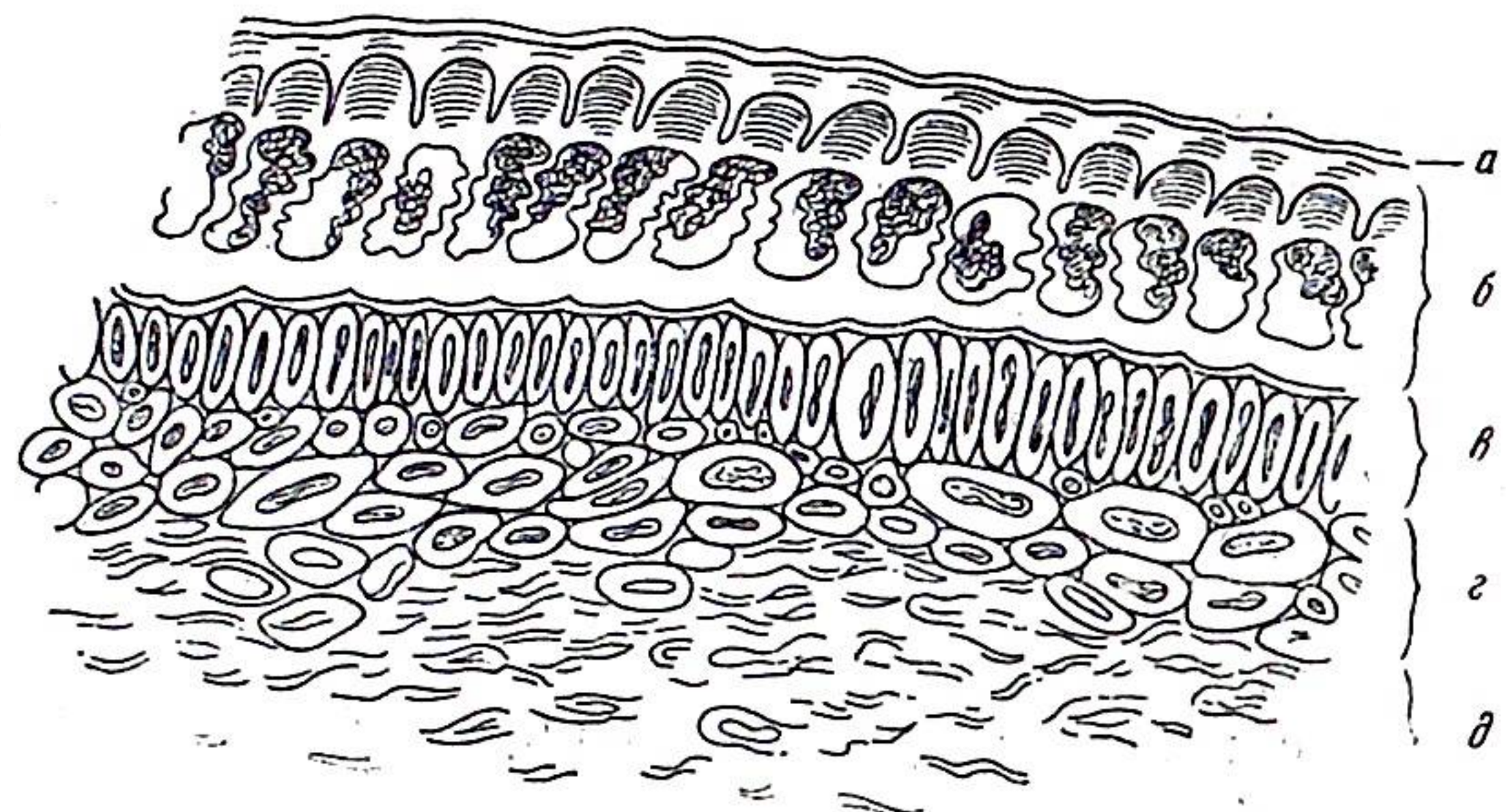


Рис. 1. Покровные ткани семени *Raeonia*:

а — кутикула; б — эпидермис; в — субэпидермальный палисадный слой; г — колленхима; д — облитерированная ткань

Семена *Raeonia*. В качестве материала были использованы преимущественно семена дикорастущих *Raeonia anomala*, частично *P. triter-nata*, *P. peregrina* и *P. corallina*, а также некоторых культурных сортов.

Семена пионов крупные, эллиптической формы, возникают из анатропных семяпочек. Длина семени 7—9 мм, ширина 4—6 мм. Окраска — от темнокоричневой до черно-лиловой с маслянистым блеском. Семенной шов почти незаметен, но резко выделяется белый шероховатый рубчик. У зрелых воздушно-сухих семян на боках видны впадины, образуемые кожурой вследствие существования пустот между ядром семени и его оболочкой.

Семена пионов принадлежат к числу крассиуцеллатных: мощно развитый нуцеллус семяпочки является органом, за счет поглощения которого осуществляется в значительной степени постройка эндосперма и зародыша. Сам нуцеллус, повидимому, частично поглощает питательные вещества двух интегументов, граница между которыми теряется на очень ранней фазе развития. Структура зрелой семенной кожуры пионов изображена на рис. 1. Под сравнительно тонкой кутикулой *a* лежат клетки эпидермиса с хорошо выраженными кутикулярными слоями сильно утолщенных внешних стенок. Внутренние стенки эпидермиса тоже утолщены; радиальные стенки остаются тонкими и при подсыхании кожуры в процессе созревания семени искривляются.

Под эпидермисом расположен слой клеток, имеющих палисадное строение, с массивными целлюлозными оболочками, пропитанными фиолетовым красящим веществом. Этот слой и придает семенам пионов их

¹ Семена *Ricinus* прорастают на 3—4-й день, давая 100%-ную всхожесть.

характерную темную коричнево-фиолетовую окраску. Ниже лежат механические клетки, более или менее тангенциально вытянутые и постепенно переходящие в облитерированные ткани с большими разрывами и пустотами в них. Установить границу между интегументами и остатками нуцеллуса в зрелом семени затруднительно.

Основную массу семени составляет эндосперм (рис. 2). Он обладает твердой консистенцией и состоит из сравнительно крупных клеток без межклетников. Оболочки клеток эндосперма не отличаются большой толщиной; в противоположность обычному, они окрашиваются в синий цвет

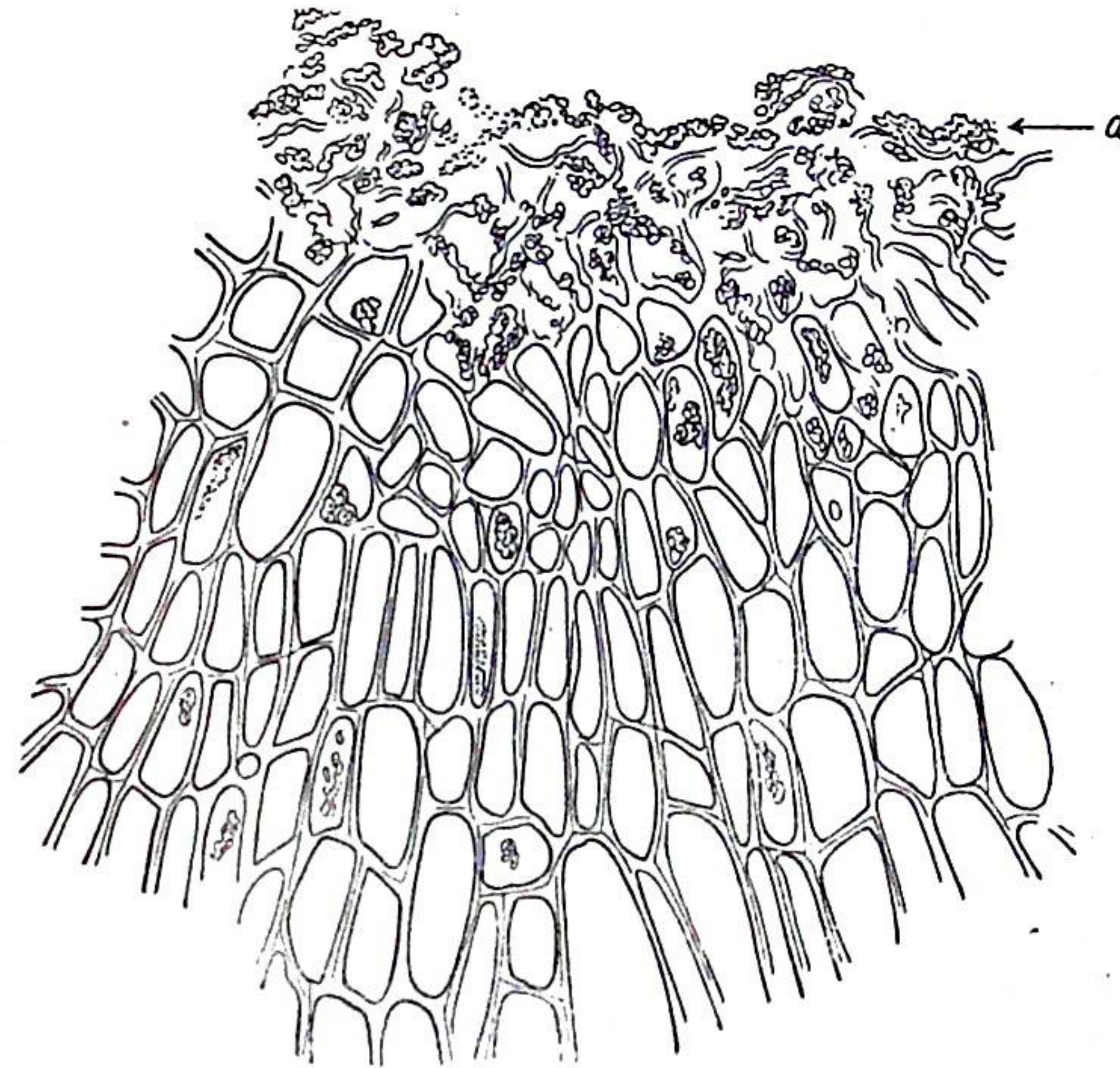


Рис. 2. Поперечный срез эндосперма зрелого семени *Raeonia* около полости и край этой полости (*a*)

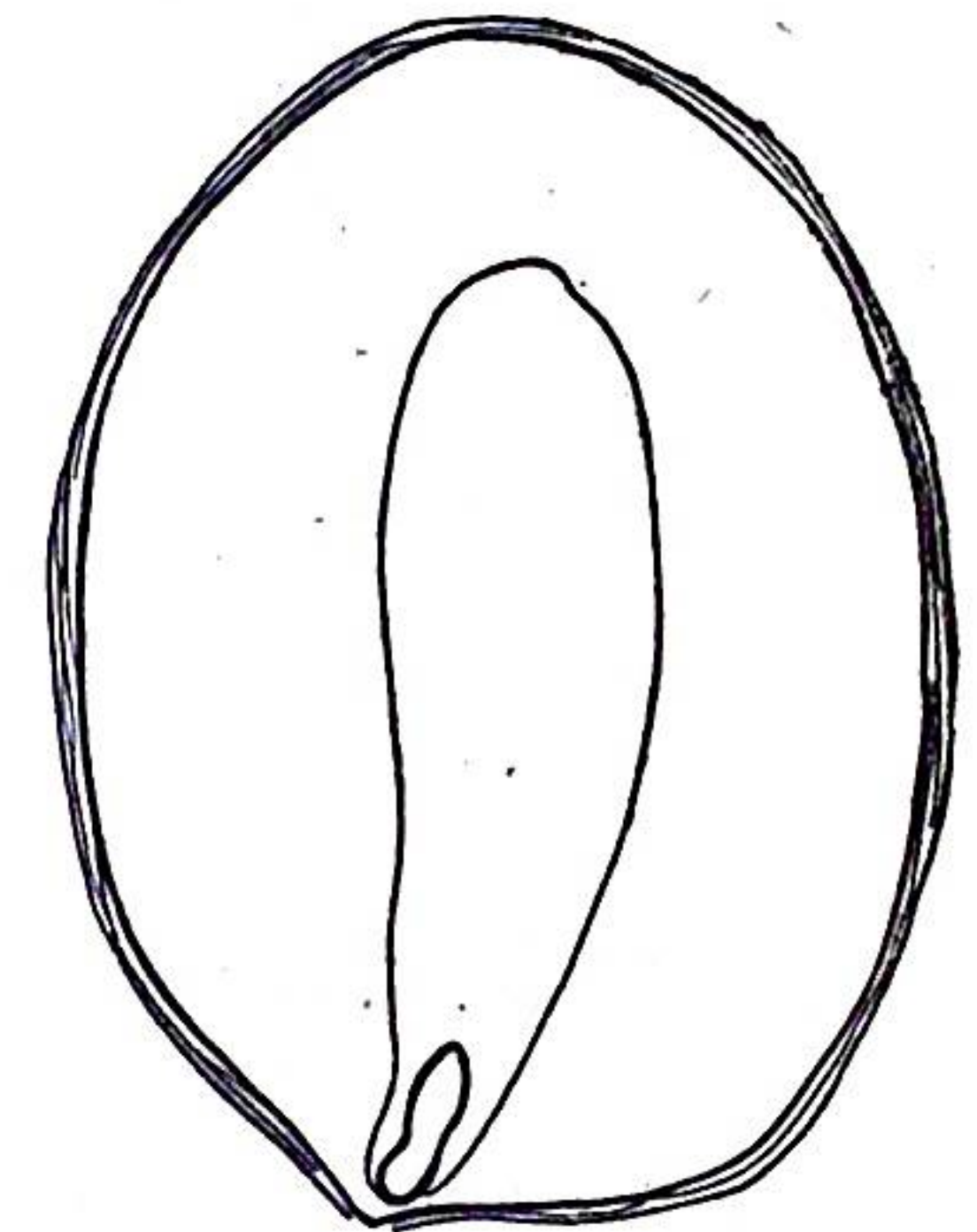


Рис. 3. Продольный разрез через зрелое семя *Raeonia anomala*

раствором иода в иодистом калии. Эти радиально вытянутые клетки лучеобразно расходятся по направлению к периферии семени. Периферический слой эндосперма по своему строению не отличается от остальных его клеток и не имеет той «эпидермальной» структуры, которую можно нередко наблюдать в эндосперме других семян. Клетки эндосперма содержат алейроновые зерна, которые по своим размерам во много раз меньше алейроновых зерен *Ricinus*, но лишь незначительно мельче алейроновых зерен *Delphinium*. Безазотистые запасные материалы эндосперма *Raeonia* представлены в форме обильных мелких капель жира.

Интересной особенностью строения эндосперма *Raeonia* является наличие в нем большой полости, имеющей в поперечном разрезе веретенообразную форму, а в продольном направлении — форму довольно широкого канала, который тянется от халазы к микропиле, сужаясь по концам. В микропиллярной части этого канала лежит, как в щели, маленький зародыш (рис. 3). Имеющиеся в литературе указания по вопросу о происхождении этой полости (Netolitzky, 1926; Hirsch, 1890) сводятся к тому, что у ряда растений она возникает на сравнительно поздних ступенях развития семени путем последующего растворения уже образовавшегося эндосперма. Однако наши наблюдения не подтверждают этого, а заставляют думать, что у *Raeonia* эта полость никогда не бывает заполненной клетками и что она представляет собой незаполненную клетками эндосперма

полость зародышевого мешка. Еще тогда, когда вся ткань эндосперма состоит только из двух-трех слоев периферически расположенных клеток, между ними заметна узкая в начале щель, которая расширяется по мере интенсивного роста эндосперма в центробежном направлении (рис. 4).

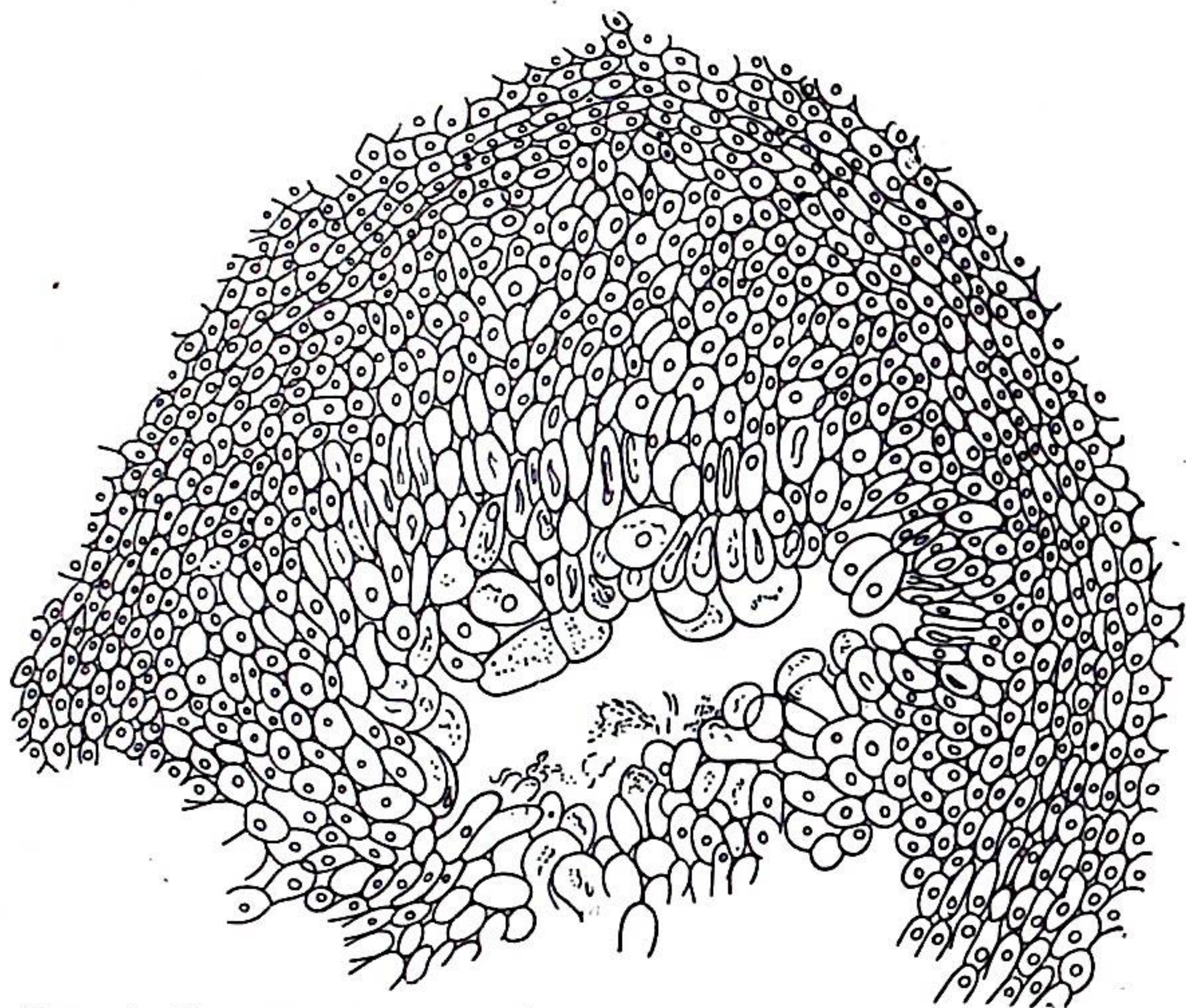


Рис. 4. Эндосперм семени Раеониа на ранней фазе развития

Эта щель наполнена жидкостью, содержащей питательные вещества, которые проникают сюда из окончаний проводящих путей, обрывающихся в области халазы. Клетки, граничащие с этой полостью изнутри, пузыревидно раздуты и одеты очень тонкой кутикулой. Повидимому, они служат сосущими органами, передающими питательные вещества из полости к интенсивно растущему эндосперму.

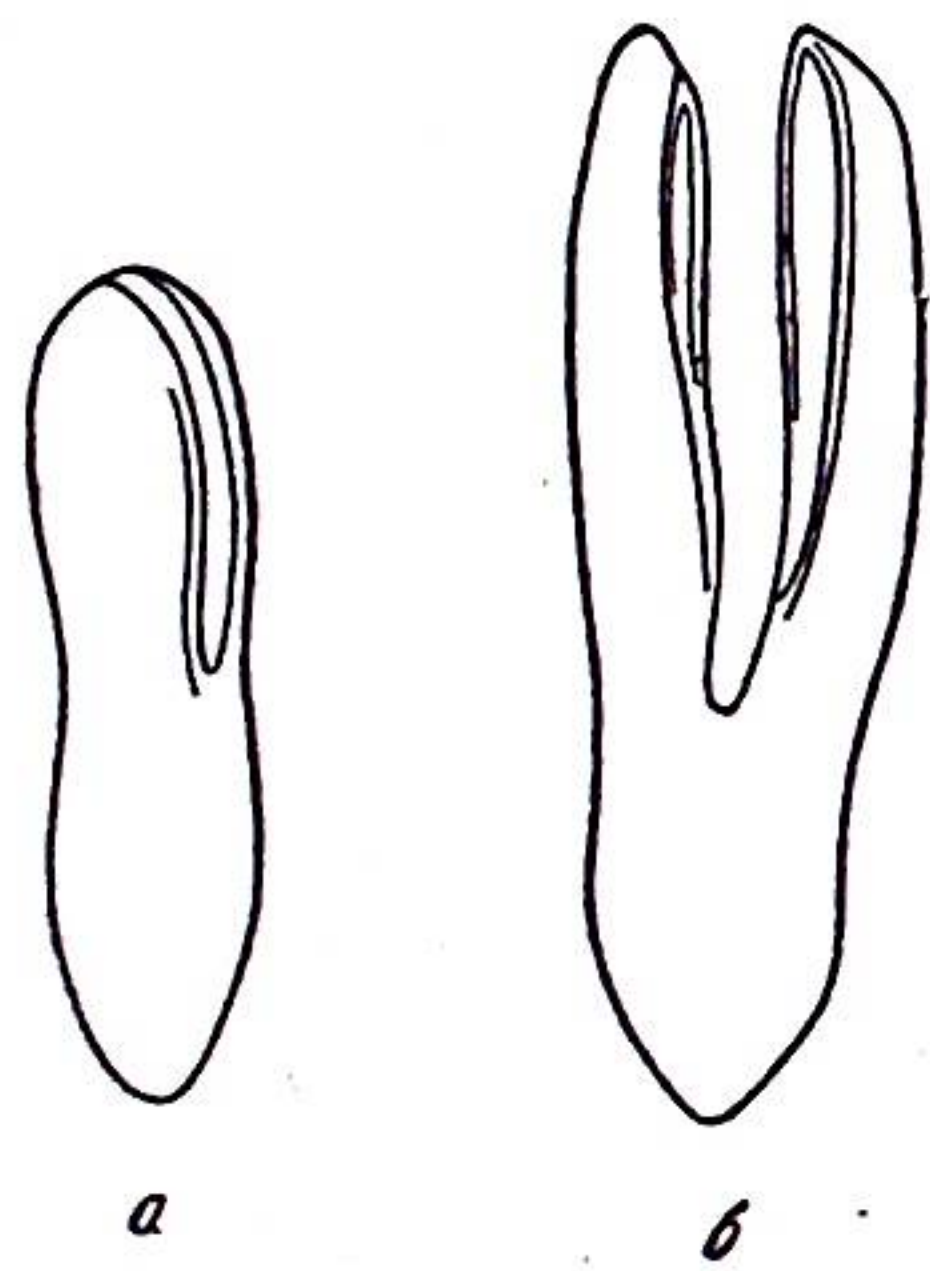


Рис. 5. Зародыши зрелого семени Раеониа:
а — *Paeonia anomala*; б — *P. corallina*

Таким образом, эндосперм пионов получает питание одновременно с двух сторон: со стороны центральной полости, через посредство пузыревидных клеток, и снаружи — из постепенно растворяемых эндоспермом тканей нуцеллуса. В период созревания семени жидкость, заполняющая полость эндосперма, постепенно усыхает, а пузыревидные клетки, окаймляющие эту полость изнутри, спадаются, образуя слой неживой, полуразрушенной ткани, в которой можно различить скомканные оболочки клеток, голые, бесформенные скопления плазмы, капли жира и т. д. (см. рис. 2).

Присутствие полости внутри эндосперма характерно для многих других представителей *Ranunculaceae*: она обнаружена у *Ficaria*, *Anemone*, *Myosurus*, *Eranthis*, *Isopyrum*, *Nigella* и других, систематически, повидимому, более примитивных членов этого семейства. В пределах порядка *Polycarpaceae* наличие такой полости зарегистрировано также у *Nymphaeaceae* и *Berberidaceae* (Hirsch, 1890).

По своим средним абсолютным размерам (около 1,5—2 мм в длину и 0,5—0,75 мм в ширину) зародыш *Paeonia* (рис. 5) крупнее, чем у многих других *Ranunculaceae*. Ниже приводятся для сравнения размеры зародыша у разных родов этого семейства (табл. 1).

Таблица 1
Размеры зародыша у представителей некоторых родов *Ranunculaceae* *

Название растения	Размеры зародышей (в мм)	
	длина	ширина
<i>Aconitum</i>	0,9—1	0,3—0,4
<i>Actaea</i>	1,5	0,5
<i>Adonis</i>	1,5	0,5
<i>Anemone</i>	0,22—0,7	0,12—0,4
<i>Aquilegia</i>	1,5	0,5
<i>Atragene</i>	1,5	0,5
<i>Cimicifuga</i>	1,5	0,5
<i>Delphinium</i>	0,9—1	0,3—0,4
<i>Eranthis</i>	0,12	0,9
<i>Ficaria</i>	0,15	0,15
<i>Garidella</i>	1,5	0,5
<i>Helleborus</i>	0,5	—
<i>Hepatica</i>	0,17	0,12
<i>Isopyrum</i>	0,3	0,4
<i>Myosurus</i>	0,2	0,11
<i>Nigella</i>	1,5	0,5
<i>Paeonia</i>	2	0,75
<i>Ranunculus</i>	0,4—0,9	0,1—0,3
<i>Trollius</i>	0,5	0,2

* Таблица составлена на основании данных Sterckx.

Однако, будучи крупным по сравнению с зародышами других представителей семейства *Ranunculaceae*, зародыш *Paeonia* очень мал относительно размеров своего эндосперма (ср. рис. 3 и 10). Длина его в 4—5 раз меньше длинной оси эндосперма, а ширина приблизительно в 9—10 раз меньше короткой его оси. Взвешивание показало, что вес эндосперма *Paeonia* в 600 раз превышает вес зародыша (были взяты средние цифры для 30 выделенных зародышей и 30 эндоспермов). В абсолютных цифрах вес одного зародыша *Paeonia* равен приблизительно 0,13 мг. Прodelать для сравнения такую же работу с семенами *Delphinium*, к сожалению, не представилось возможным, так как зародыш *Delphinium* не удается выделить из эндосперма в сухом виде. У семян *Ricinus* вес эндосперма превышает вес зародыша приблизительно в 100 раз.

Зародыш *Paeonia* обладает сравнительно короткими, мясистыми семядолями, сросшимися у основания черешков. Ясно выраженная почечка отсутствует. Ткани зародыша чрезвычайно мелкоклетны. Сосудистая система развита сравнительно хорошо: прокамбиальный тяж из корешка и гипокотилия, разветвляясь на два, переходит в семядоли, где в свою очередь образуются боковые ветви. Зародыш одет снаружи хорошо развитым эпидермисом и тонкой кутикулой, причем в наружных клеточных стенках намечены даже кутикулярные слои (рис. 6) — черта, вообще не свой-

стенная эпидермисам зародышей семян. Устьиц нет. Клетки зародыша, так же как и клетки эндосперма, содержат в качестве запасных материалов масло и алейрон. Зародыш пионов отличается большой медлительностью развития и формирования, и в тот период, когда незрелое еще семя уже близко к своим окончательным размерам, зародыш еще настолько мал, что почти неуловим при приготовлении срезов от руки.

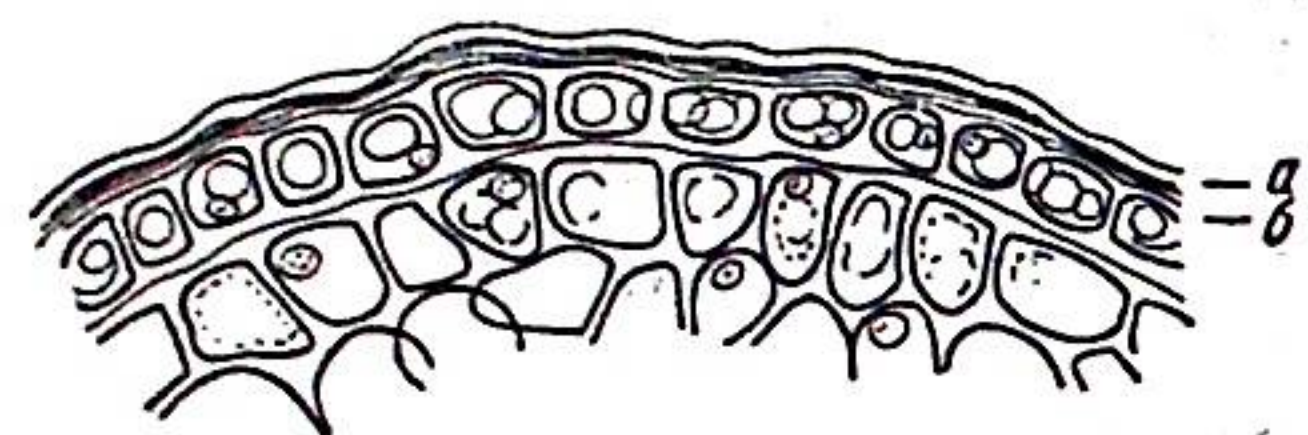


Рис. 6. Эпидермис семядоли зародыша зрелого семени *Peonia anomala*:
а — кутиккула; б — кутиккулярные слои

полосу заострено. Окраска семенных покровов буро-коричневая, со слабым блеском. Поверхность семенной кожуры покрыта бороздками и вздутиями. Ребра семени окаймлены продольными выростами, образующими крыловидные складки.

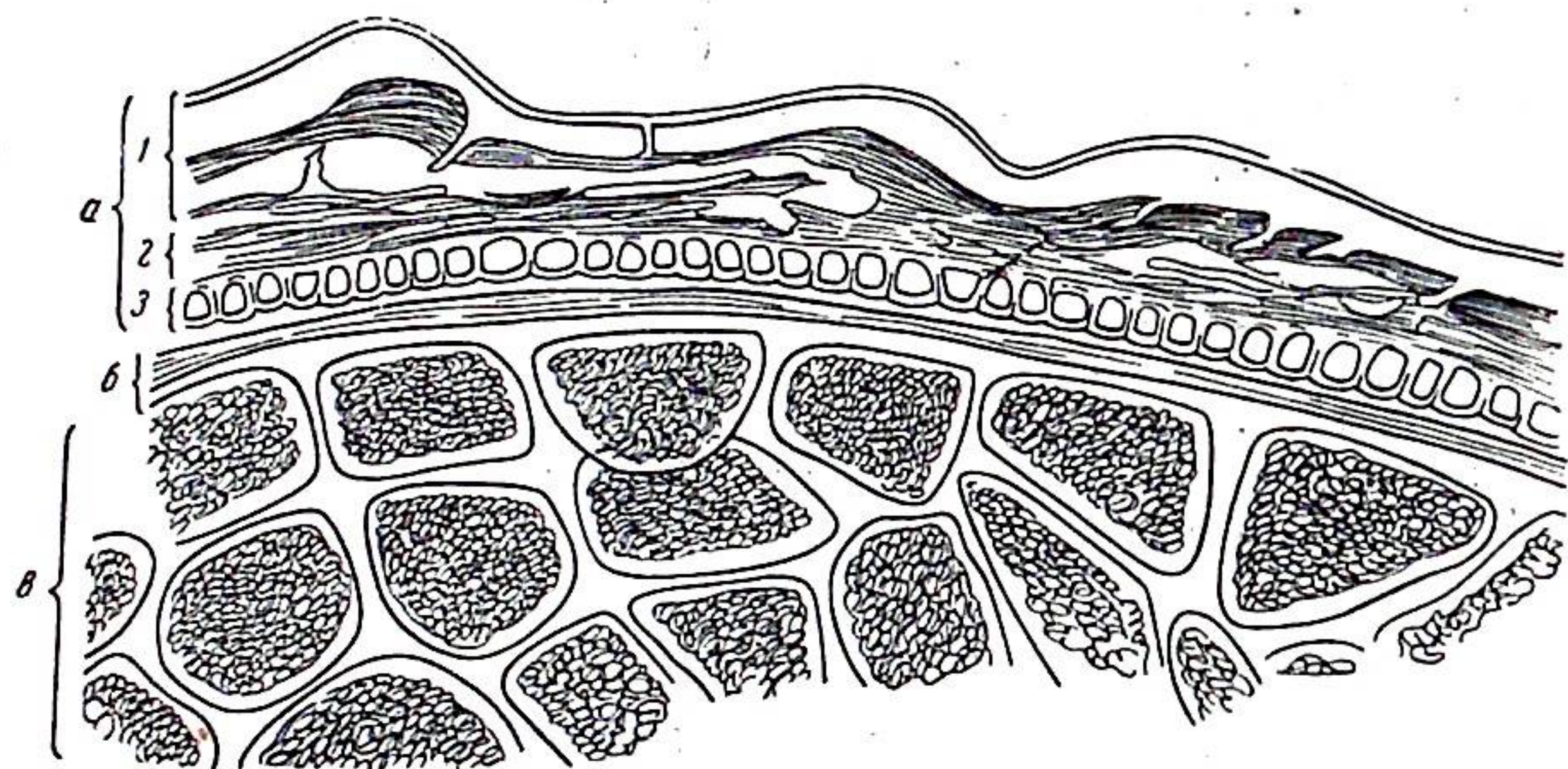


Рис. 7. Покровные ткани (а), остатки нуцеллуса (б) и периферическая зона эндосперма (в) зрелого семени *Delphinium*:
1 — наружный эпидермис; 2 — остатки поглощенной питательной ткани интегументов; 3 — внутренний эпидермис

Семена дельфиниумов, как и семена других Ranunculaceae, обладают мощно развитым нуцеллусом, который является источником питания растущего эндосперма и зародыша. В зрелом семени от поглощенного нуцеллуса остается лишь спрессованный слой из опустошенных клеточных оболочек, зажатый между разросшимся эндоспермом и семенной кожурой (рис. 7).

Граница между интегументами очень рано стирается, и в зрелом семени от нее не остается следа. Зрелая семенная кожура (рис. 8) представлена наружным эпидермисом внешнего и внутренним эпидермисом внутреннего интегументов, между которыми зажата прослойка клеток, частично поглощенных нуцеллусом в процессе его развития. В зрелой кожуре от этой бывшей питательной ткани остаются лишь обрывки клеточных оболочек, лишенные содержимого и пропитанные бурым пигментом. Клетки наружного эпидермиса очень крупные, с тонкой кутиккулой и сильно утолщенными наружными стенками. Тонкие радиальные стенки, у пионов подвер-

гающиеся лишь искривлению, здесь в большинстве случаев разорваны, так что крупные пузыреобразные полости эпидермальных клеток сообщаются между собой.

Клетки внутреннего эпидермиса имеют весьма своеобразное строение: неутолщенные сверху, они обладают значительными утолщениями с нижней, внутренней по отношению к семени стороны. Однако, как можно видеть из тангенциального среза такой клетки, эти утолщения не сплошные, а представляют тонкие, иногда раздваивающиеся балки, которые со дна клетки, т. е. с внутренней ее стенки, избегают кверху по боковым стенкам и сходят на нет, не доходя до ее потолка.

Эндосперм дельфиниумов состоит из крупных клеток, радиально расходящихся к периферии семени, без межклетников, с утолщенными целлюлозными оболочками, не дающими, в противоположность *Peonia*, реакции с иодом. Запасными веществами являются, как и у *Peonia*, масло и алейрон. По своей консистенции эндосперм дельфиниумов менее тверд и массивен, чем у пионов. Пустота, столь характерная для пионов, в эндосперме культурных сортов *Delphinium* отсутствует. Однако в той центральной части эндосперма, которая по своему расположению соответствует этой полости, замечается ясно очерченная, как бы стекловидно-прозрачная зона, состоящая из клеток со сравнительно тонкими оболочками и значительно меньшим содержанием жира, чем в остальной части эндосперма (рис. 9).

Отмеченные особенности строения этих клеток позволяют предполагать, что предки дельфиниумов, как пионы и многие другие современные Ranunculaceae, имели полость внутри эндосперма, но полость эта в процессе эволюции была заполнена клетками, которые, однако, так и не приобрели в полной мере облика, характерного для основной ткани эндосперма. Генетическая и функциональная близость этой центральной зоны эндосперма дельфиниумов к полости пионов видна также из того, что указанная зона содержит продольно вытянутые клетки, идущие от области халазы по направлению к микропиле и выполняющие, по видимому, роль русла, по которому растворы питательных веществ транспортируются из халазы в глубь семени. В процессе онтогенеза семени *Delphinium* сплошное строение эндосперма наблюдается уже на весьма ранних стадиях его развития.

Зародыш дельфиниума по своим абсолютным размерам приблизительно в 2 раза меньше зародыша *Peonia*: длина его 0,5—1 мм, ширина от 0,2 до 0,4 мм. Но относительно размеров эндосперма он значительно крупнее и достигает в длину от $1/2$ до $2/3$ длины эндосперма по его

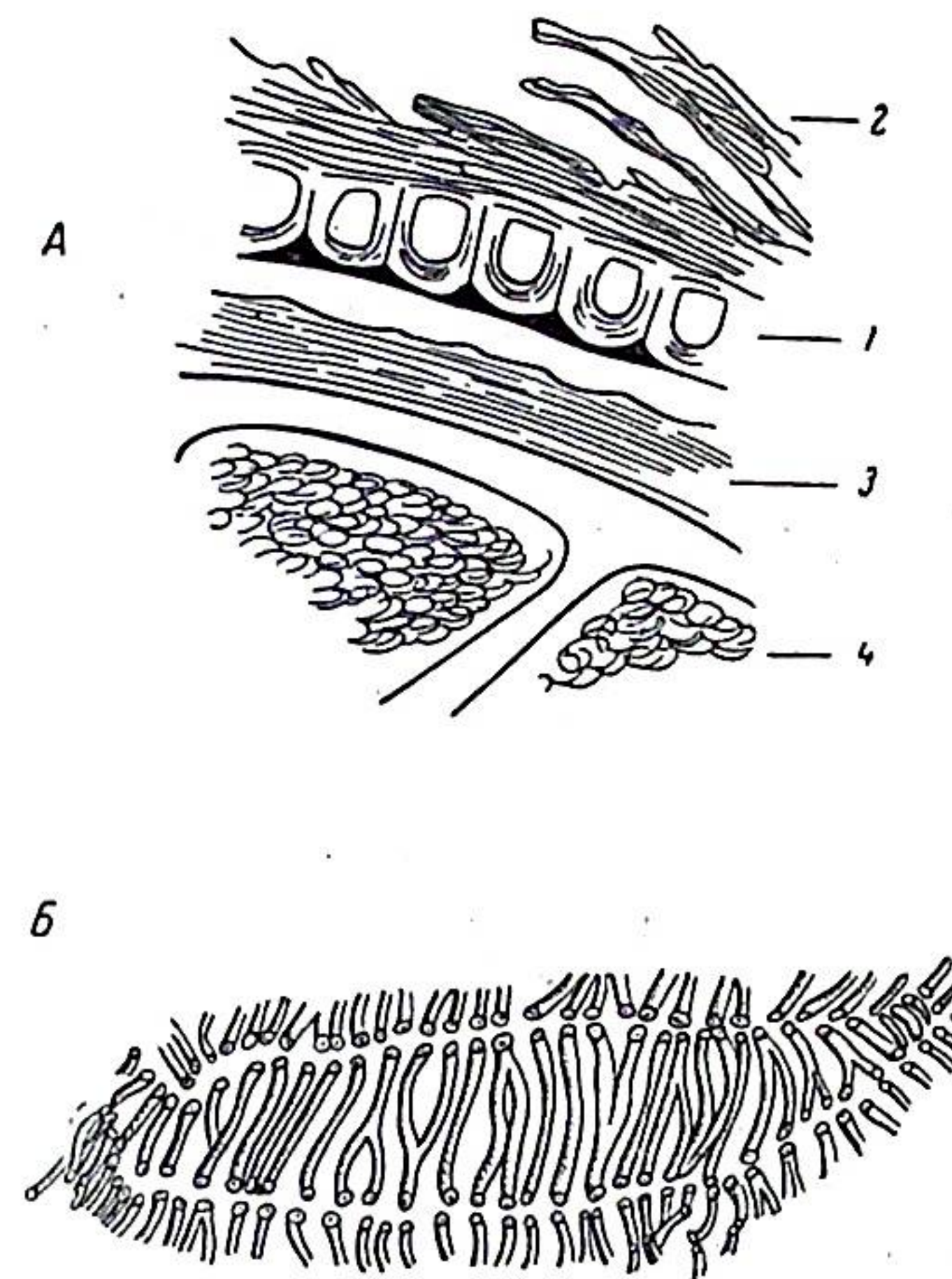


Рис. 8.
А — поперечный срез внутреннего эпидермиса зрелого семени *Delphinium* (1); 2 — часть облитерированного питательного слоя интегументов; внизу нуцеллус (3) и эндосперм (4). Б — тангенциальный разрез клетки внутреннего эпидермиса зрелого семени *Delphinium* (нижняя внутренняя стенка этой клетки)

продольной оси (рис. 10). По своему строению зародыш дельфиниумов ничем существенно не отличается от зародыша пионов. Он лежит непосредственно в эндосперме (а не в полости его, как у *Raeonia*), причем края эндосперма,

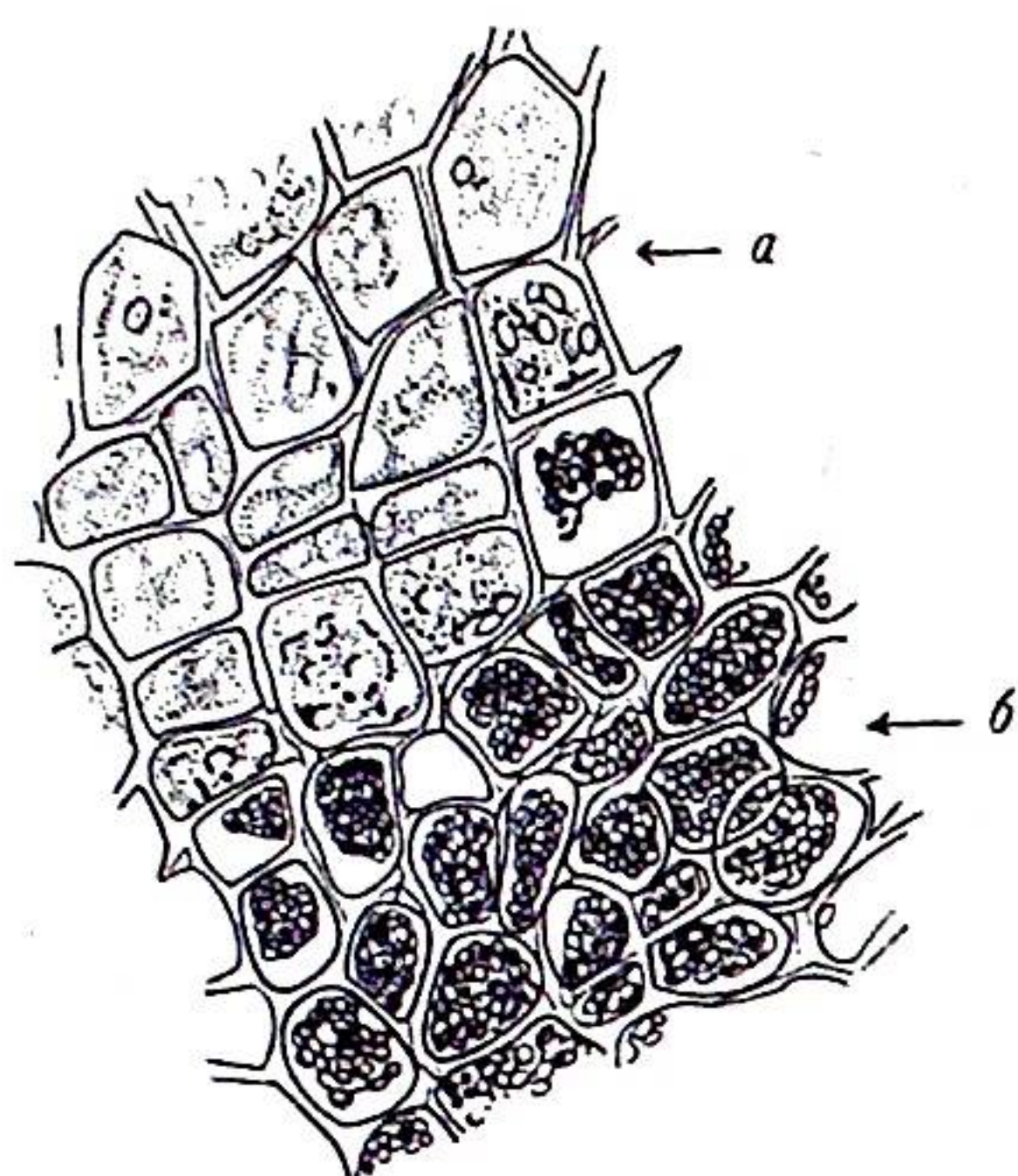


Рис. 9. *Delphinium*:
а—клетки центральной, б—периферической зоны

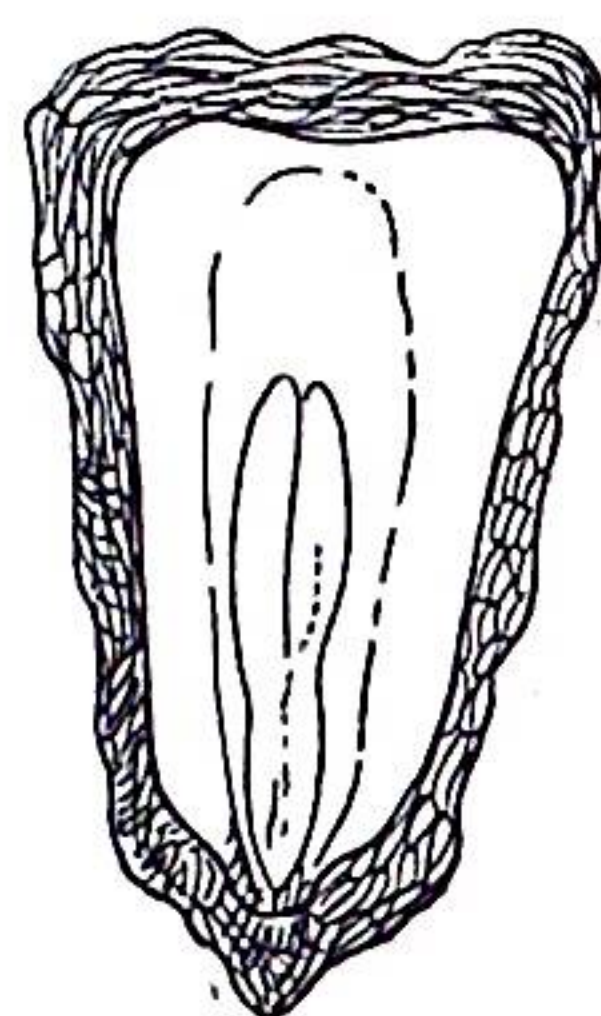


Рис. 10. Продольный разрез через зрелое семя *Delphinium*

прилегающие непосредственно к зародышу, находятся в полурасстворенном, ослизненном состоянии, и в узком просвете между зародышем и эндоспермом различимы свободные — вне клеток — капли масла.

ВЛИЯНИЕ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ СЕМЯН НА ИХ ПРОРАСТАНИЕ

Изучая влияние, которое оказывает на темпы прорастания семян пионов и дельфиниумов их анатомо-морфологическая структура, прежде всего следует обратить внимание на семенную кожуру. Широко известны многочисленные примеры, когда чрезмерно плотное строение семенных покровов задерживает прорастание, препятствуя проникновению в семя воды и кислорода или оказывая механическое сопротивление росту зародыша.

Несомненно, что рыхлая и легкая семенная кожура дельфиниумов несравненно более благоприятна для быстрого набухания семян, чем кожура пионов: широкие полости непосредственно под наружной стенкой эпидермиса и лежащий ниже его сдавленный слой клеток (см. рис. 7) способствуют удержанию поступившей в семя воды, образуя вокруг него как бы влажную камеру, а тонкая решетка из ажурных утолщений внутреннего эпидермиса не представляет сколько-нибудь серьезной преграды для проникновения влаги в эндосперм. Между тем плотное строение кожуры *Raeonia* с несколькими рядами сильно утолщенных клеток, казалось бы, может служить значительной помехой проникновению воды в семя и таким путем оттягивать момент наступления первых этапов прорастания.

Ряд самых простых экспериментов показывает, что это не так. Следует отметить, что при проведении указанных экспериментов были взяты для сравнения с семенами пионов не семена дельфиниумов, а семена клешины. Это было сделано потому, что плотная и гладкая кожура *Ricinus* (Нассонов, 1940) по своим физическим свойствам ближе к семенным покровам пионов, чем кожура *Delphinium*, которая вследствие своего

рыхлого строения, как показали предварительные опыты, чрезвычайно облегчает пропитывание семян водой. Вместе с тем семена *Ricinus*, несмотря на плотную структуру кожуры, отличаются способностью к весьма быстрому набуханию и прорастанию, а потому могут служить в данном случае удобным объектом для сравнения с семенами *Raeonia*.

Были проделаны следующие опыты.

1. Одинаковые навески семян *Raeonia* и *Ricinus* были одновременно помещены в воду. Уже через полчаса часть семян *Raeonia* погрузилась на дно, тогда как семена *Ricinus* продолжали плавать на поверхности. Через двое суток все семена обоих видов оказались опустившимися на дно бюксов. По извлечении семян из воды они были обсушены с поверхности фильтровальной бумагой и вторично взвешены. Результаты приведены в табл. 2.

Таблица 2

Количество воды, поглощаемой семенами *Raeonia* и *Ricinus* за двое суток

Семена	Вес до намачивания (в г)	Число семян	Вес после намачивания (в г)	Поступившая вода в % к весу воздушно-сухих семян
<i>Raeonia</i>	2	25	2,8	40
<i>Ricinus</i>	2	10	3,1	55

Из табл. 2 ясно, что хотя семена клешины набухают сильнее, но и семена пионов за тот же срок тоже поглощают значительное количество воды. При этом они оказываются заметно увеличившимися в объеме (измерения показали, что длина семян увеличивается на 15, а ширина на 20%), а боковые впадины на кожуре исчезают. Следует отметить также, что кожура пионов, в воздушно-сухом состоянии твердая и ломкая, после пропитывания водой становится гибкой и эластичной, причем приобретает значительно большую прочность на разрыв и излом: при попытках растирания пестиком в фарфоровой ступке влажная кожура почти не поддается разрушению, в противоположность легко ломающейся и дробящейся воздушно-сухой. Что касается кожуры семян *Ricinus*, то она после намачивания сохраняет свои прежние механические свойства — твердость и плотность в соединении с ломкостью. У некоторых экземпляров семян она раскололась в процессе набухания широкой продольной трещиной.

2. Для того чтобы выяснить, в какой мере при набухании семени вода удерживается тканями семенной кожуры *Raeonia* и, соответственно, *Ricinus*, были приготовлены две одинаковые навески из кожуры, снятой с этих семян. После погружения в воду на двое суток кожура была извлечена из воды, обсушена фильтровальной бумагой и снова взвешена. Результаты приведены в табл. 3.

Таким образом, семенная кожура пионов не только пропускает сквозь себя воду, но и удерживает ее в себе, очевидно, главным образом за счет хорошо набухающего внутреннего слоя разрушенных, облитерированных клеток, тогда как кожура *Ricinus* только пропускает воду через свои ткани, не впитывая ее в себя.

3. С целью исключения мало вероятного допущения, что вода проникает в семена *Raeonia* и *Ricinus* только или преимущественно через

микропилярное отверстие, а не через кожуру, были проведены два следующих простых опыта.

а) Две одинаковые навески из специально отобранных крупных фрагментов кожуры, обладающих достаточной вогнутостью, были осторожно размещены в чашках Коха на обильно увлажненной фильтровальной бумаге выпуклой поверхностью вниз, так, чтобы на их вогнутую поверхность

Таблица 3

Набухание в воде семенной кожуры *Raeonia* и *Ricinus*

Кожура	Вес до намачивания (в г)	Вес после намачивания (в г)	Количество впитавшейся воды в % к воздушно-сухому весу
<i>Raeonia</i>	0,500	0,735	46,7
<i>Ricinus</i>	0,500	0,500	0

ность не попадала вода. Чашки были закрыты крышками и оставлены в таком состоянии на двое суток. За это время вогнутая поверхность осколков семенной кожуры *Ricinus* сплошь покрылась изнутри мельчайшими капельками воды, а внутренняя поверхность кожуры *Raeonia* заметно потемнела от влаги. Для того, чтобы убедиться в том, что увлажнение кожуры изнутри произошло вследствие просачивания воды снаружи — из влажной фильтровальной бумаги, а не в результате конденсации паров воды в закрытых сосудах, в чашки Коха одновременно с кожурой были поставлены небольшие часовые стекла вогнутой поверхностью вверх. Эти стекла остались во время опыта совершенно сухими. Кожура, как и в предыдущем случае, была обсушена с поверхности фильтровальной бумагой и снова взвешена. Результаты получились аналогичные предыдущим (табл. 4).

Таблица 4

Проникновение воды в кожуру *Raeonia* и *Ricinus*

Кожура	Вес до увлажнения (в г)	Вес после выдерживания на влажной фильтровальной бумаге (в г)	Влажность в % к воздушно-сухому весу
<i>Raeonia</i>	0,50	0,85	70
<i>Ricinus</i>	0,50	0,53	6

Этот опыт подтверждает, с одной стороны, проницаемость для воды семенных покровов *Raeonia* и *Ricinus*, а с другой — указывает на способность семенной кожуры *Raeonia*, в противоположность кожуре *Ricinus*, удерживать в себе довольно значительное количество влаги.

б) Заранее взвешенные цельные семена *Raeonia* и *Ricinus* были наполовину погружены в мокрый песок в вертикальном положении, причем 50% семян были воткнуты в песок микропилярным отверстием вниз, а другие 50% — вверх, чтобы влага не доходила до микропиле. Через трое суток эти семена были вторично взвешены. Опыт дал следующие результаты (табл. 5).

Из табл. 5 ясно, что в поступлении воды в семена микропилярное отверстие играет ничтожную роль и основная масса воды проникает в них непосредственно через кожуру.

Проведенные опыты позволяют утверждать, что медленное прорастание семян пионов не связано с плохой проницаемостью их семенных покровов для воды. Едва ли можно приписывать это и затрудненному доступу

Таблица 5

Проникновение воды через семенную кожуру и через микропиле семян *Raeonia* и *Ricinus*

Семена	Микропиле обращено:	Вес до увлажнения (в г)	Вес после увлажнения (в г)	% поглощенной воды к воздушно-сухому весу
<i>Raeonia</i>	вверх	1	1,67	67
»	вниз	1	1,47	47
<i>Ricinus</i>	вверх	1	1,27	27
»	вниз	1	1,32	32

кислорода к зародышу: зародыши *Raeonia*, выделенные из семян и помещенные во влажную среду, гибнут, не обнаруживая признаков прорастания, тогда как зародыши многих других растений, в частности зародыши *Delphinium*, в этих условиях прорастают.

С другой стороны, и способность кожуры пионов приобретать крепость и эластичность при увлажнении не только не может затруднять прорастания, но, напротив, выгодна для растения, так как семядоли *Raeonia* являются подземными и в большинстве случаев не покидают семенной кожуры (Sterckx, 1900). Не образуя при прорастании достаточно толстой кутикулы, эти семядоли сохраняются в семенной кожуре, как в прочном кожистом футляре, защищающем их от неблагоприятных внешних воздействий, до тех пор пока они не сыграют до конца своей роли — усвоения питательных веществ эндосперма и передачи их проростку. Здесь следует упомянуть еще об одной интересной особенности семенной кожуры пионов, именно о способности ее успешно противостоять нападению микроорганизмов. Так, 20 семян пионов больше года пролежали в лабораторных условиях в набухшем состоянии на сыром песке, не прорастая, но и не обнаруживая ни малейших признаков повреждения теми или другими микроорганизмами, тогда как незрелые семена *Raeonia* с еще не вполне сформированными семенными покровами в аналогичных условиях быстро загнивали, так же как и семена, освобожденные от кожуры.

Кожура семян *Delphinium* и *Ricinus* не обладает столь ярко выраженными антисептическими свойствами: среди них встречаются экземпляры с пониженной всхожестью, которые до прорастания дольше обычного пребывают во влажной среде и при этом, будучи живыми, часто с поверхности покрываются плесенью.

В целом, своеобразные структурные и биохимические особенности кожуры *Raeonia* не только не являются препятствием для прорастания, но должны рассматриваться как важные приспособительные признаки, без которых развитие растения оказалось бы невозможным.

Что касается эндосперма *Raeonia*, то массивность и твердая консистенция являются теми его особенностями, которые могли бы рассматри-

ваться как препятствие к быстрому набуханию и, следовательно, как причина медленного прорастания семян. Известно, что существуют так называемые «каменные семена», которые способны пролежать в воде в течение нескольких месяцев без заметного поглощения влаги даже при условии удаления семенных покровов (Stiles, 1948). Однако погружение в воду на двое суток семян *Raeonia* и *Ricinus*, освобожденных от кожуры, показало, что эндосперм *Raeonia* поглощает воду не хуже хорошо набухающего эндосперма *Ricinus* (табл. 6).

Таблица 6

Набухание эндоспермов *Raeonia* и *Ricinus*

Семена без кожуры	Количество семян	Вес до намачивания (в г)	Вес после намачивания (в г)	Поглощение воды в % к воздушно-сухому весу
<i>Raeonia</i>	35	2	3,33	66
<i>Ricinus</i>	10	2	3,08	54

Более интенсивное поглощение воды семенами пионов по сравнению с *Ricinus* может быть объяснено в данном случае более мелкими размерами, а следовательно, большей поверхностью семян, входящих в двухграммовую навеску, но, так или иначе, несомненно, что плохая набухаемость эндосперма не может считаться причиной медленного прорастания пионов.

Не лежит ли причина этого медленного прорастания в строении зародыша? Если морфологически зародыш *Raeonia* и не особенно дифференцирован (короткие, сравнительно слабо развитые семядоли), то в анатомическом отношении (строение проводящей системы, покровные ткани) этот зародыш достаточно развит. По сравнению же с некоторыми другими представителями семейства *Ranunculaceae* зародыш *Raeonia* должен быть признан хорошо дифференцированным не только анатомически, но и морфологически. Зародыши таких *Ranunculaceae*, как *Hepatica nobilis*, *Ficaria ranunculoides*, *Eranthis*, *Myosurus*, *Ceratocephalus* и некоторых *Anemone*, вообще лишены семядолей и представляют собой мельчайшие шарообразные или яйцевидные тельца, построенные из однородных клеток без всяких намеков не только на проводящую систему (*Eranthis*, *Anemone*, *Hepatica*), но и на покровные ткани (*Ficaria*) (Sterckx, 1900). Столь низкая дифференциация зародыша, как правило, совпадает у *Ranunculaceae* с чрезвычайно медленным прорастанием. Так, прорастание *Hepatica nobilis* и *Eranthis* идет такими же медленными темпами, как и у *Raeonia*: проростки появляются над поверхностью земли только на второй год после посева; *Ficaria ranunculoides*, отличающаяся полной гомогенностью строения своего крошечного шаровидного зародыша, прорастает еще медленнее и, проходя дважды период зимнего покоя, дает наземный проросток лишь на третью весну после посева. Те *Ranunculaceae*, которые обладают более развитыми зародышами, имеют и более интенсивные темпы прорастания (*Delphinium*). Таким образом, относительно высокая анатомо-морфологическая структура зародыша *Raeonia*, по сравнению с зародышами других представителей семейства, находится в некотором противоречии с затяжным характером прорастания пионов. И если их медленное прорастание можно в какой-либо мере объяснить, исходя из анатомо-морфологического строения этих семян, то такое объяснение надо искать в огромных размерах эндосперма сравнительно с зародышем. Дело в том,

что при всей своей сравнительно высокой дифференциации зародыш *Raeonia* совершенно лишен тех специфических приспособлений для поглощения запасных веществ эндосперма, какими располагают другие семена с очень крупным эндоспермом и маленьким зародышем, например многие однодольные, в том числе традесканции, пальмы и особенно злаки; а между тем именно эти приспособления и обеспечивают быстрое усвоение зародышем питательных запасов эндосперма и, следовательно, быстрое прорастание. Как мы увидим ниже, это отсутствие специфической анатомо-морфологической вооруженности зародыша совпадает у пионов с некоторой физиологической вялостью, также замедляющей процесс развития зародыша за счет отложенных в эндосперме питательных веществ.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН *RAEONIA* И *DELPHINIUM*

Для того чтобы составить представление о физиолого-биохимических свойствах семян пионов и дать этим свойствам оценку с точки зрения влияния их на темпы прорастания, был сделан гистохимический обзор некоторых протекающих в семенах физиологических процессов. Это изучение было пополнено исследованием активности липазы семян, проведенным при помощи обычной биохимической методики. Параллельно было проведено такое же исследование семян *Delphinium* в надежде выявить те или другие физиологические различия между обоими видами. И те и другие семена изучались не только в зрелом состоянии, но и в более молодых, предшествующих созреванию фазам развития. Для того чтобы расширить возможность сопоставлений за пределы семейства *Ranunculaceae*, аналогичному исследованию были подвергнуты зрелые семена *Ricinus*.

Ниже дается изложение полученных результатов¹.

Жиры и крахмал. Семена *Raeonia* и *Delphinium* содержат масло; крахмала ни эндосперм, ни зародыш этих семян в зрелом состоянии не содержат. Сведений о количестве жиров в семенах *Ranunculaceae* в литературе почти не имеется. Для *Raeonia peregrina* есть указание, что семена этого растения содержат жир в количестве около 23% сырого веса и что в нем преобладает олеиновая кислота. В семенах *Delphinium* обнаружено до 25% жира. Семена *Ricinus communis* гораздо богаче жиром: они содержат от 45 до 85, а в среднем 69% жира на сырой вес (Wehmer, 1931).

Ниже приводятся для сравнения цифры, характеризующие процентное содержание жира в других масличных семенах: семена конопля и льна — 30—35%; семена подсолнечника — 45—50%, мака — 40—50%, миндаля — 40—45%, кокосовой пальмы — 65% (Максимов, 1948). Из приведенных цифр видно, что в отношении богатства жировыми запасами семена *Ricinus* стоят среди масличных на одном из первых мест, тогда как в семенах *Ranunculaceae* содержание жира сравнительно низко.

Локализация жира в изучаемых семенах определялась посредством окраски суданом III.

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 11—I, a) на ранней фазе развития жир в форме мелких капель встречается в нуцеллусе, но он не является здесь ни единственным, ни доминирующим запасным питательным

¹Гистохимические данные для кожуры зрелых семян не приводятся ввиду темной естественной окраски семенных покровов, маскирующей цветные реакции. Остатки поглощенного нуцеллуса на схемах зрелых семян не изображены.

веществом (над жиром в клетках нуцеллуса значительно преобладает крахмал). В клетках эндосперма капли жира появляются в большом количестве не сразу: на ранних фазах развития семени эти клетки содержат очень незначительное количество запасных жиров, которые накапливаются в них лишь постепенно. При этом в эндосперме отложение жира начинается с наиболее периферически расположенных рядов клеток. Зародыш показывает присутствие жира приблизительно в такой же концентрации, как и эндосперм. Окраска семенных покровов коричневатая-темная, недостаточно характерная.

В зрелых семенах (рис. 11—I, б) клетки как эндосперма, так и зародыша заполнены каплями жира. Ткани нуцеллуса в это время растворены и поглощены эндоспермом, — от них остаются лишь стиснутые разросшимся эндоспермом клеточные оболочки, лишенные содержимого, и, в частности капель масла (см. подстрочное примечание, стр. 115).

В незрелых семенах *Delphinium* (см. рис. 11—II, а) все ткани семени, в том числе и нуцеллус, содержат жир, причем общее количество его на ранних фазах развития соответственно больше, чем у *Raeonia*, т. е. процесс синтеза жиров идет здесь, повидимому, более интенсивно. Количество жира в эндосперме и зародыше больше, чем в нуцеллусе. Оно убывает в направлении от периферических клеток растущего эндосперма к его середине. В семенных покровах рассеяны сравнительно редкие капли масла.

В зрелых семенах *Delphinium* (рис. 11—II, б) клетки эндосперма и зародыша густо заполнены каплями жира. В центральной, прозрачной зоне эндосперма запасы жира меньше, чем в других частях. Поглощенный нуцеллус представлен узким слоем смятых остатков клеточных оболочек, лишенных содержимого. Семенные покровы не дают характерной для жиров окраски.

У *Ricinus* в зрелых семенах (рис. 11—III) клетки густо наполнены каплями масла. Эти капли крупнее, и общее количество жира здесь значительно больше, чем в семенах *Rapunculaceae*. На продольных срезах семядоли окрашиваются суданом слабо потому, что их эпидермис препятствует проникновению краски в глубже лежащие клетки. Но на поперечных срезах видно, что семядоли так же богаты жиром, как и корешок зародыша.

О наличии крахмала в семенах *Raeonia* и *Delphinium*, а также *Ricinus* литературных данных нет.

Реактив — под в растворе подистого калия.

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 12—I) эндосперм и зародыш не содержат крахмала. В клетках нуцеллуса крахмальных зерен много, причем основная масса их сосредоточена вокруг растущего эндосперма. К периферии нуцеллуса количество крахмала убывает. Крахмал содержится также в семенных покровах. В зрелых семенах (рис. 12—I, б) крахмала нет.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 12—II, а) крахмал отсутствует не только в эндосперме и зародыше, но и в нуцеллусе. Крахмальные зерна наблюдаются на ранних фазах развития только в покровах семени. В зрелых семенах (рис. 12—II, б) крахмала нет.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 12—III) крахмала нет.

Р е д у ц и р у ю щ и е с а х а р а. В литературе имеются указания на то, что количество сахаров на ранних фазах развития семян довольно велико, но при созревании снижается. Очевидно, сахара расходуются семенами на дыхание клеток, на построение растущих тканей, а также на синтез и отложение как азотистых, так и безазотистых запасных веществ. Данных, касающихся содержания сахаров в семенах *Rapunci-*

laseae, почти нет. В семенах *Raeonia peregrina* обнаружено 1,4% сахаров по отношению к сырому весу семян. Для *Delphinium* такие данные отсутствуют. В семенах *Ricinus communis* количество сахаров достигает 2%, причем, кроме редуцирующих сахаров, в них содержится и сахароза (Wehmer, 1931).

Для определения редуцирующих сахаров применялся реактив Молиша (Molisch, 1923): раствор тимола и серная кислота, дающие с редуцирующими сахарами красную окраску.

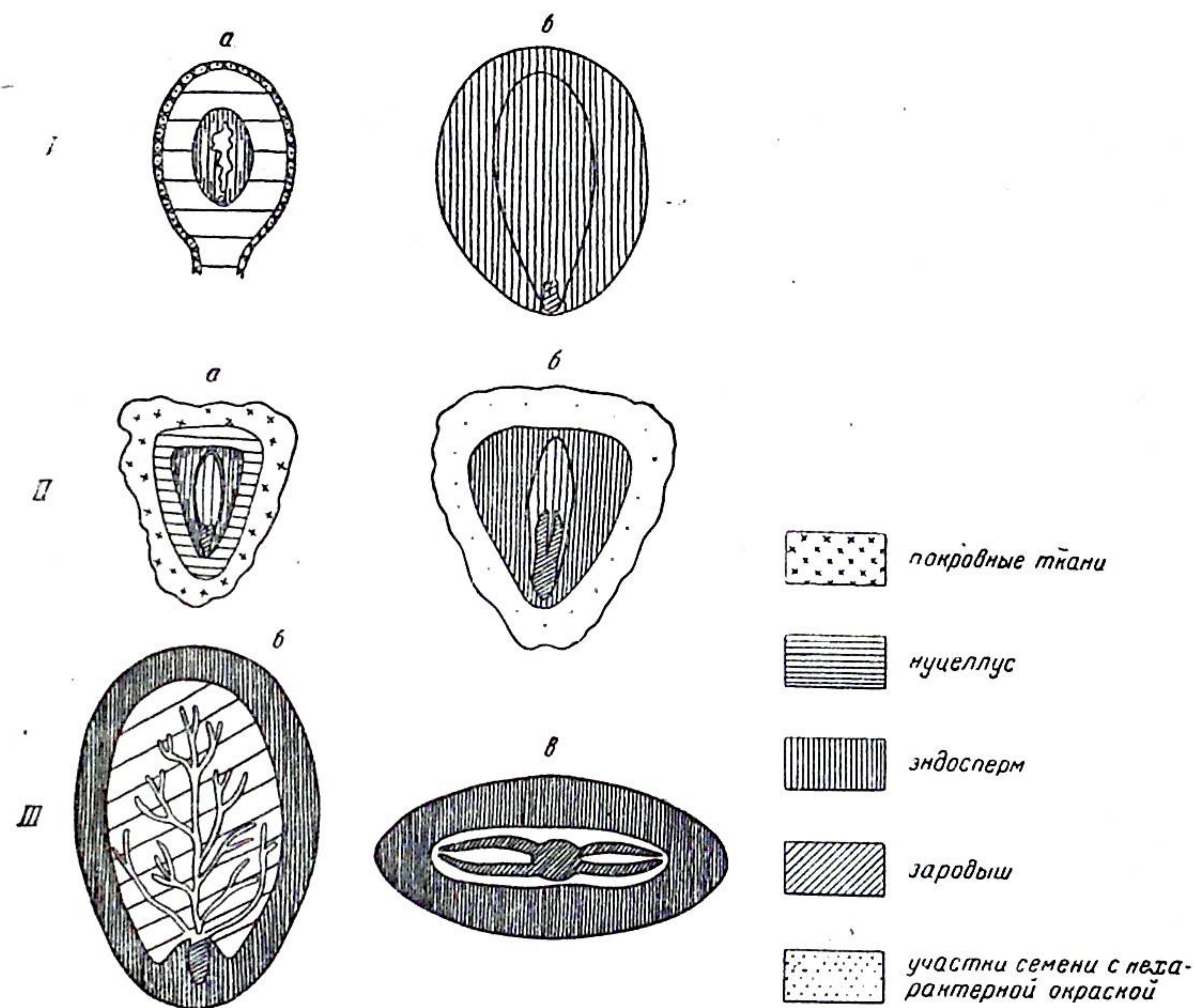


Рис. 11. Распределение жира в семенах *Paeonia* (I), *Delphinium* (II) и *Ricinus* (III)

а — продольные срезы незрелых семян; б — продольные срезы зрелых семян; а — поперечный разрез семени. Густота штриховки выражает интенсивность окраски. (В данном случае пунктир изображает нехарактерную коричневатую окраску семенных покровов.) Обозначения на последующих рисунках соответствуют экспликации на данном рисунке.

В незрелых семенах (рис. 13—I, а) нуцеллус, эндосперм и зародыш содержат сравнительно мало редуцирующих сахаров (окраска неяркая). Но внутренние клетки эндосперма, выстилающие полость семени, дают яркую реакцию, указывающую на большое количество этих углеводов. Ярко окрашиваются также покровные ткани.

Жидкость, выделенная из полости семени, при воздействии реактивом окрашивается в различные оттенки красного цвета — от розового до малинового и оранжево-красного, что указывает на присутствие значительного количества редуцирующих сахаров.

В зрелых семенах *Raeonia* (рис. 13—I, б) реакция быстро и интенсивно протекает во всех тканях семени, в том числе и в зародыше.

Почти мгновенно она наступает в периферической части эндосперма. При переходе к середине эндосперма количество сахаров снижается, но снова резко увеличивается по краям полости, где вследствие скопления редуцирующих сахаров на срезе видна яркомалиновая кайма.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 13—II, а) нуцеллус и эндосперм реагируют медленно и неярко. Центральная зона эндосперма, соответствующая по расположению полости пионов, совсем не окрашивается. В зародыше обнаруживается довольно значительное количество сахаров.

Незрелые семенные покровы, в естественном состоянии белые, дают с реактивом Молиша весьма яркую интенсивномалиновую окраску.

В зрелых семенах *Delphinium* (рис. 13—II, б) наблюдается яркая окраска зародыша, сгущающаяся в семядолях; столь же интенсивна окраска эндосперма. Однако центральная зона эндосперма, как и в незрелых семенах, реакции не дает и, следовательно, не содержит сахаров.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 13—III) наблюдается интенсивная реакция во всех тканях семени, на продольных срезах более густая в эндосперме, чем в семядолях; на фоне сравнительно бледно окрашенного мезофилла семядолей ярко выделяются проводящие пучки. Еще интенсивнее окрашен корешок зародыша. На поперечных срезах семядоли окрашиваются так же ярко, как и эндосперм: повидимому, по-

кровные ткани семядолей, не нарушенные на продольных срезах, мешают проникновению реактива в глубже лежащие клетки.

Белки. Достаточное содержание в семенах белков, несомненно, является одним из важнейших факторов прорастания. Литературные данные о количестве белков в масличных семенах довольно скудны, а в отношении семейства *Rapunculaceae* они почти отсутствуют. Для *Raeonia peregrina* установлено, что количество белков составляет в семенах этого растения 11% сырого веса. Для семян *Delphinium* данных нет. В семенах *Ricinus communis* количество белков достигает 20% сырого веса (Wehmer, 1931). Приводим для сравнения процентное содержание белков в некоторых других масличных семенах: семена конопли — 18%, льна — 20%, мака — 19%, миндаля — 22%, подсолнечника — 30% (Максимов, 1948). Таким образом, процентное содержание белков в семенах *Ricinus* является относительно высоким, тогда как содержание их в семенах *Rapun-*

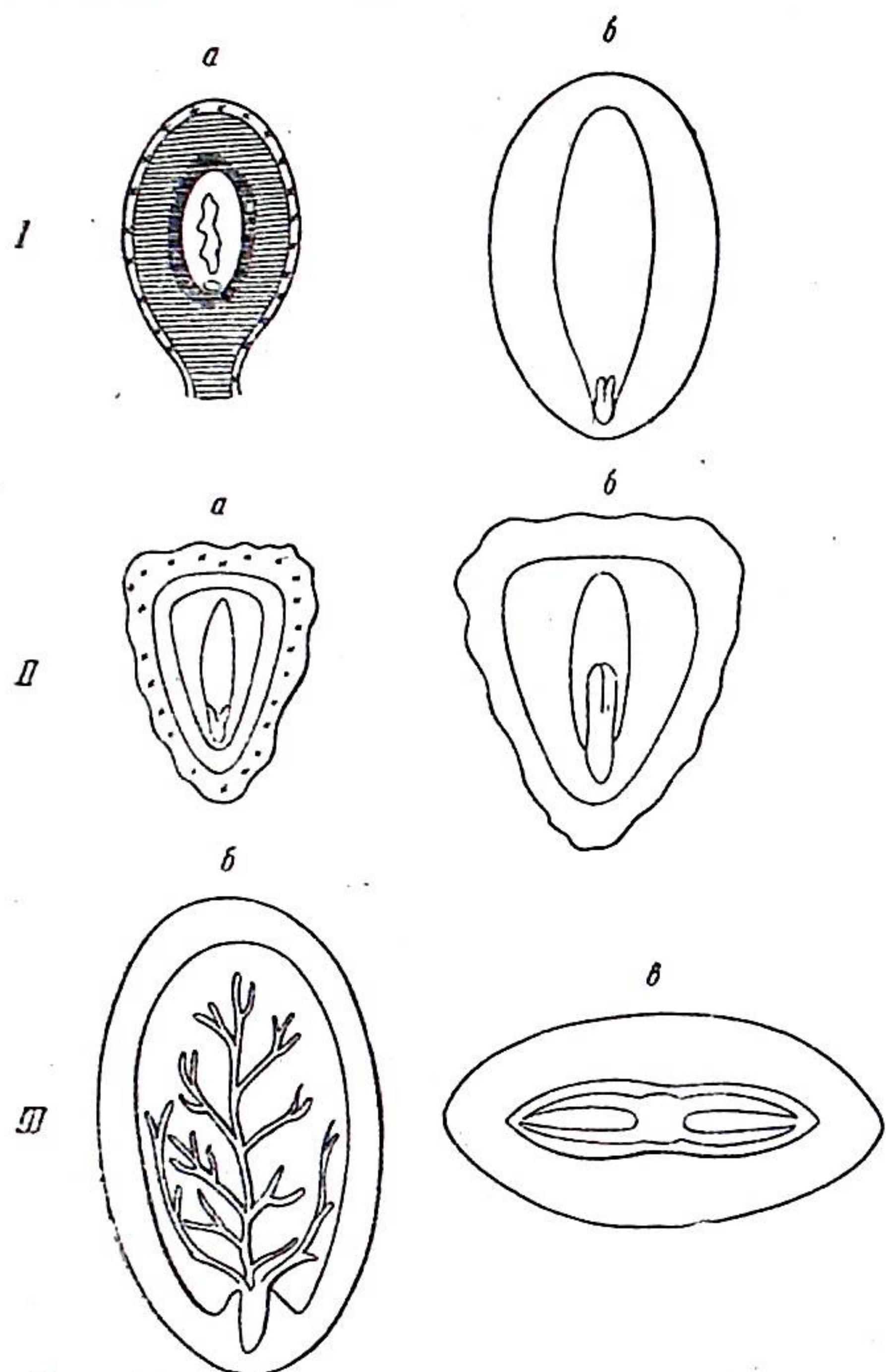


Рис. 12. Распределение крахмала в семенах

culaseae, по сравнению с другими масличными семенами, весьма низко.

Белки определялись в изучаемых семенах при помощи биуретовой реакции, причем срезы предварительно обезжиривались эфиром. Синефиолетовая окраска в условиях биуретовой пробы указывает на присутствие нативных белков, пурпуровая же говорит о наличии крупных составных частей белковой молекулы (пептидов) (Wiesner, 1927).

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 14—I, а) эндосперм и зародыш окра-

сились в неярко фиолетовый цвет, указывающий на присутствие белков, однако в сравнительно небольшом количестве. Нуцеллус не дал ясной биуретовой реакции, причем по окраске он разделился на две зоны: светлоричную по соседству с семенными покровами и сине-голубую в области, прилегающей к эндосперму. Голубая окраска, указывающая на низкое содержание в ткани нативных белков, вместе с тем, по Молишу (1923), свидетельствует также о наличии в клетках углеводов и органических кислот. Нехарактерная и слабая реакция на белки в нуцеллусе, повидимому, должна быть истолкована в том смысле, что, во-первых, в нуцеллусе не происходит накопления запасных белков и что, во-вторых, на данном этапе развития семени в клетках нуцеллуса, граничащих с эндоспермом, постепенно их поглощающим, уже произошло частичное превращение белков в более простые, усвояемые для эндосперма соединения [биуретовая реакция при малом количестве белков в тканях дает часто отрицательные результаты (Molisch, 1923)].

В зрелых семенах *Raeonia* (рис. 14—I, б) реакция интенсивнее, чем в незрелых: зародыш и эндосперм дают ясную фиолетовую окраску. На большинстве срезов несколько рядов клеток в периферической зоне эндосперма, соответствующей по положению алейроновому слою злаков, содержат, судя по густоте окраски, повышенное количество белков по сравнению с основной массой ткани эндосперма. Внутренние же клетки эндосперма, выстилающие изнутри полость семени, остаются частично почти бесцветными, частично же окрашиваются в голубой цвет, указывающий на низкое содержание белков.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 14—II, а) наиболее интенсивную фиолетовую окраску дает эндосперм, особенно центральная его зона, соответствующая полости пионов. Нуцеллус окрашен, как и у пионов, нехарактерно и слабее эндосперма. Зародыш дает медленную, но ясную реакцию на белки. В непосредственном соседстве с зародышем, там, где

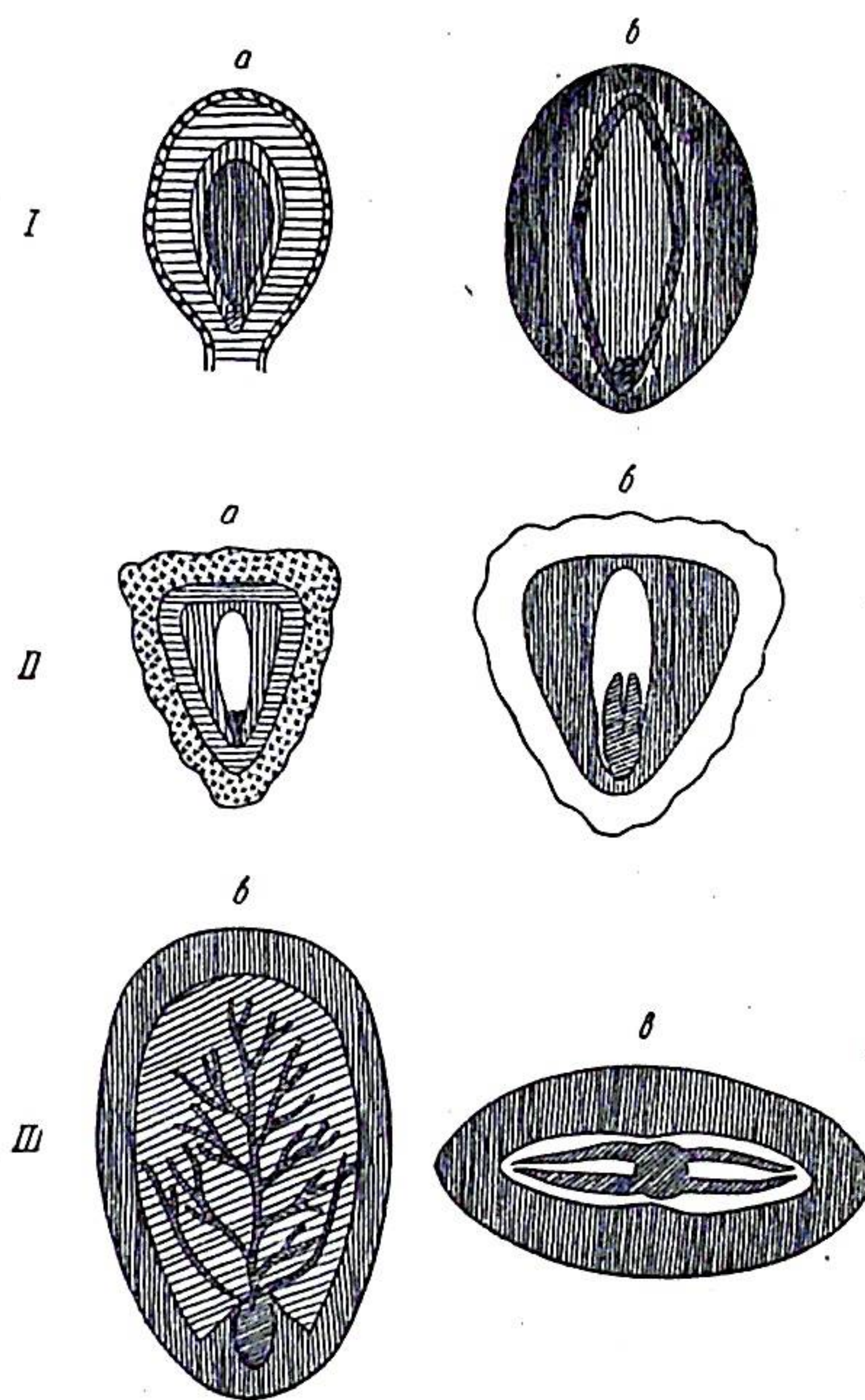


Рис. 13. Распределение в семенах редуцирующих сахаров

ткани эндосперма подвергаются растворению, переходя в усвояемую для зародыша форму, реакции на белки эндосперм не дает.

В зрелых семенах *Delphinium* (рис. 14—II, б) наблюдается более быстрая и интенсивная, чем у незрелых, реакция во всех тканях, особенно в центральной зоне эндосперма. По периферии эндосперма — коричневатобурая кайма, указывающая, по видимому, на низкое содержание белков, как в нуцеллусе пионов (см. рис. 14—I, а), а на то, что пигменты, пропитывающие семенные покровы зрелого семени, частично проникают и в наружные слои эндосперма, препятствуя нормальному течению реакции. Вокруг зародыша имеется светлоголубая зона.

Как в незрелых, так и в зрелых семенах *Delphinium* реакция на большинстве срезов протекает быстрее и интенсивнее, чем у пионов.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 14—III) обнаружена ясная и яркая фиолетовая окраска во всех тканях, более интенсивная и характерная, чем в семенах *Raeonia* и *Delphinium* (на продольных срезах реакция удаётся хуже, так как эпидермис зародыша, по видимому, препятствует проникновению реактива в ткани корешка и особенно семядолей).

Аминокислоты. Являясь компонентами белковой молекулы, аминокислоты играют чрезвычайно важную роль в процессе развития и прорастания семени. В начальных фазах его роста они накапливаются в тканях в весьма большом количестве. При переходе к созреванию количество аминокислот в семенах уменьшается — они расходуются на построение запасных белков. При

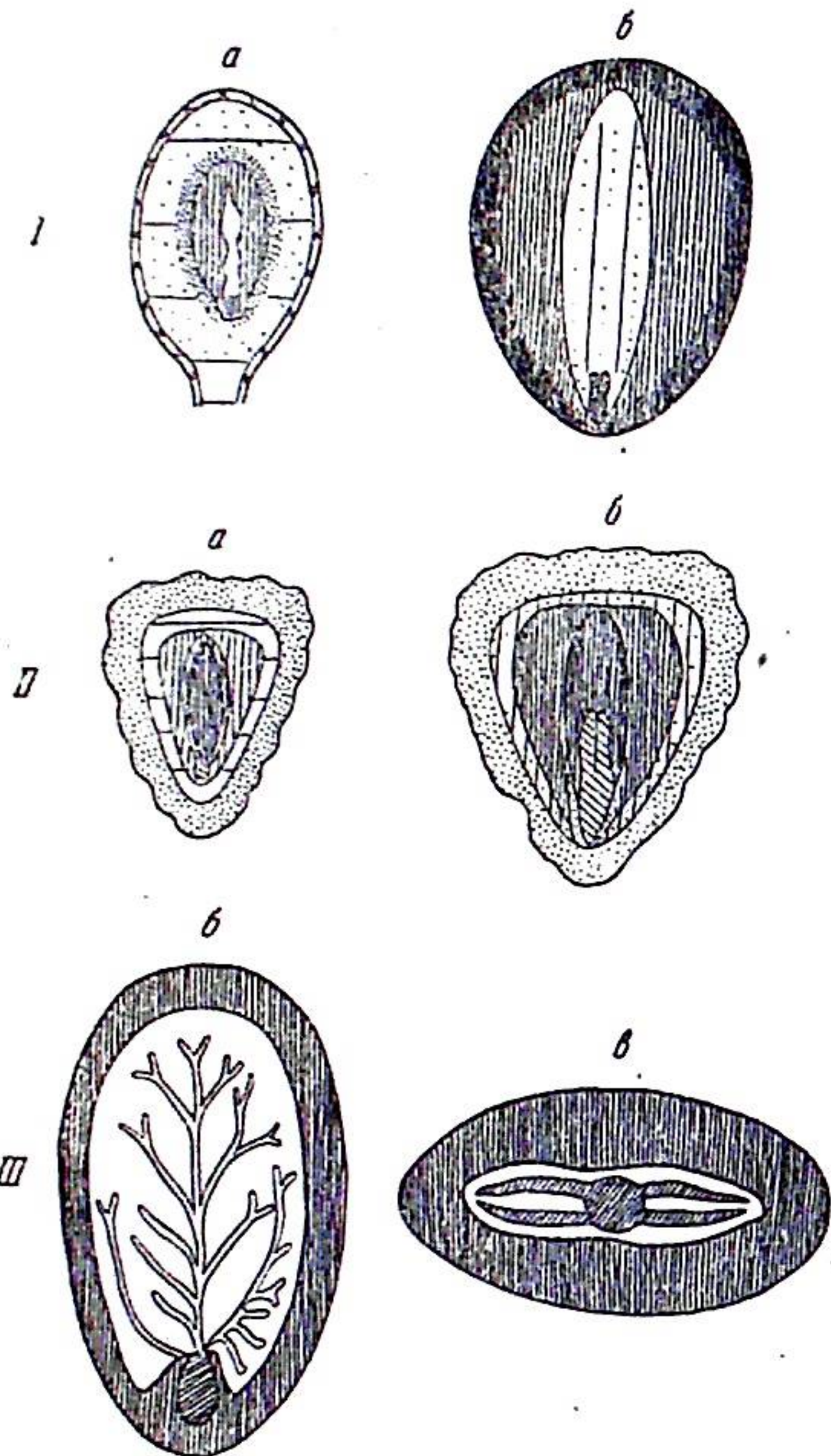


Рис. 14. Распределение в семенах белков

прорастании белки семени снова расщепляются на аминокислоты, из которых затем заново строятся плазменные белки проростка.

Многим аминокислотам приписывается роль факторов, стимулирующих рост (Melin and Norkrans, 1948; Родионов, 1945; Ярцева, 1946).

Данных о количестве и локализации аминокислот в семенах *Rapunculaceae* в литературе не имеется. Не найдены такие данные и для семян *Ricinus*. Нингидрином, который дает с большинством аминокислот синюю окраску (Molisch, 1923; Klein, 1933), семядоли в незрелых семенах *Raeonia* (рис. 15—I, а) окрашиваются в голубой цвет, корешок — в темносиний. Нуцеллус получает синеватую окраску, при этом часто не сплошную, а точечную, эндосперм — интенсивно синюю, особенно густую в полости. Семенные покровы приобретают красноватый цвет, что, вероятно, указывает на присутствие аспарагина, дающего с нингидрином красноватожелтую окраску (Molisch, 1923).

Жидкость, выделенная из полости семян, дает положительную реакцию на аминокислоты, но окраска появляется только по краям капли.

В зрелых семенах (рис. 15—I, б) зародыш окрашивается медленнее и бледнее эндосперма. Эндосперм дает ясно выраженную синюю окраску, сгущающуюся к периферии. Очень глубокий синий цвет приурочен к полости эндосперма. В целом окраска зародыша и эндосперма по интенсивности приближается к окраске незрелых семян.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 15—II, а) зародыш окрашивается в синий цвет позже и менее ярко, чем другие ткани. Нуцеллус — явно синеватый. Еще более яркую окраску приобретает эндосперм, особенно в центральной зоне. Незрелые семенные покровы реакции на аминокислоты не дают и остаются белыми.

В зрелых семенах *Delphinium* (рис. 15—II, б) распределение и интенсивность окраски в основном те же, что и в незрелых. В эндосперме наблюдается дифференциация окраски на менее интенсивную — в периферической зоне, и более интенсивную, соответствующую прозрачной ткани, которая заполняет ту среднюю часть эндосперма, где у пионов расположена полость.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 15—III) густая синяя окраска проявляется прежде всего в центральном цилиндре корешка. Семядоли остаются бледно-голубыми, а разветвления их проводящих пучков почти белыми. Эндосперм окрашен интенсивно, особенно в периферической своей части. Яркая синяя полоска окаймляет на срезе края эндосперма в месте прилегания его к корешку зародыша.

Неорганический фосфор. Значение фосфора для жизни растений чрезвычайно велико. Присутствуя в растительном организме в форме неорганических соединений, фосфор регулирует реакцию внутренней среды растения, обеспечивая соответствующую буферность клеток. С другой стороны, содержащийся в теле растения неорганический фосфор служит тем материалом, из которого строится ряд фосфорсодержащих органических соединений, играющих в жизни растений важнейшую роль. Так, фосфор образует с сахарами эфироподобные соединения, при посредстве которых осуществляется процесс брожения и дыхания. Соединяясь с холином, он участвует в построении различных лецитинов, входящих в состав плазменных структур. С участием фосфорной кислоты строятся нуклеиновые кислоты, а следовательно, и нуклеопротеиды. Таким образом, фосфор является компонентом веществ, имеющих большое значение для процессов роста и деления клеток. Обладая значительным запасом энергии, фосфорные соединения отличаются высокорективными свойствами и благодаря этому участвуют в процессах, связанных с быстрыми

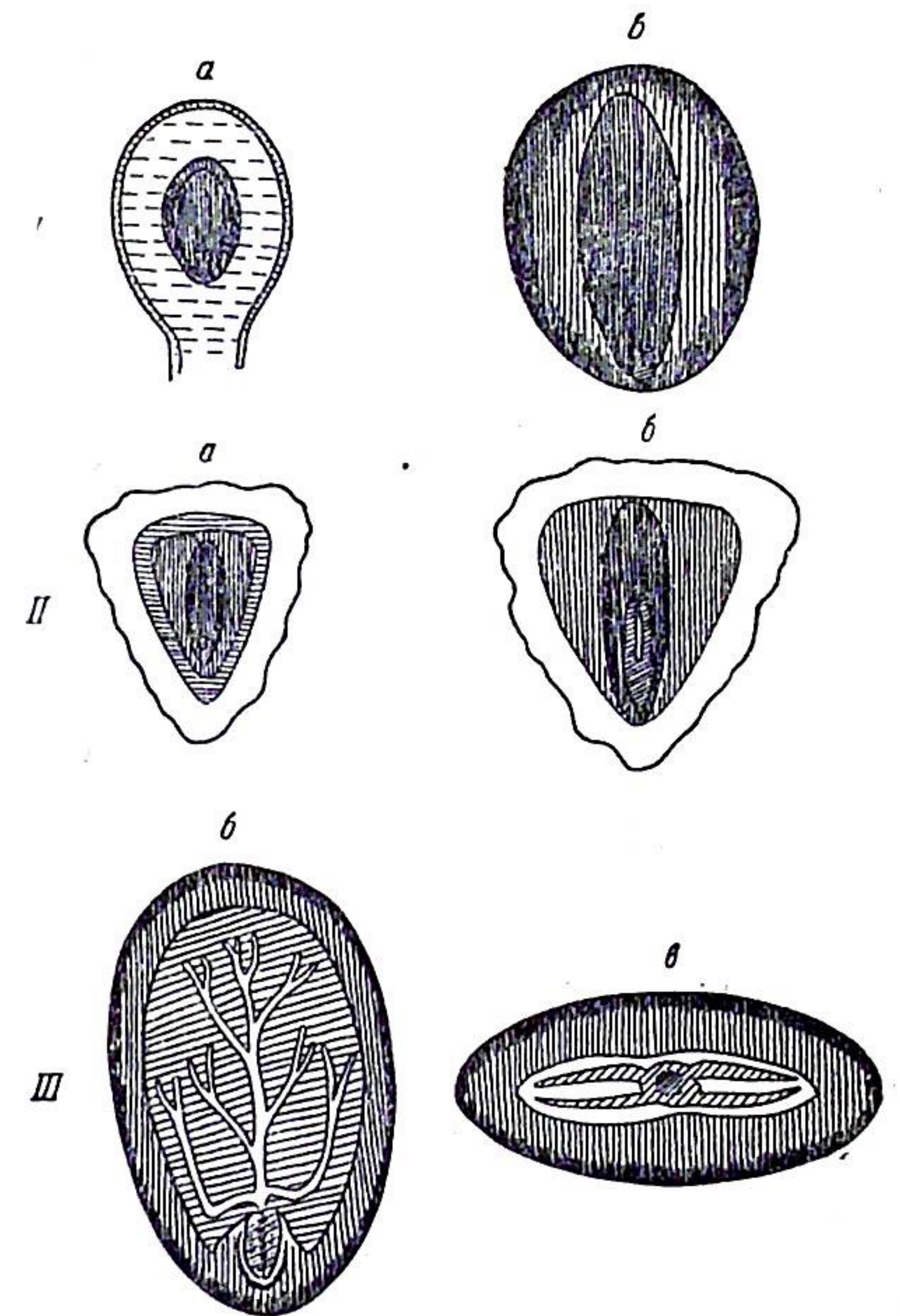


Рис. 15. Распределение в семенах аминокислот. Горизонтальными прерывистыми черточками (рис. Iа — нуцеллус) показана точечная локализация аминокислот.

превращениями органического вещества. Фосфор играет существенную роль в расщеплении полимерных органических молекул, а также в синтезе их.

Из всех частей растения наибольшее количество фосфора содержится в семенах (до 40—50% в составе золы), причем подавляющее количество его представлено органическими соединениями, входящими в состав запасных веществ семян. Фосфор неорганический присутствует в клетках в форме солей, растворенных в вакуолярном соке, и, кроме того, содержится в глобондах алейроновых зерен в виде фосфата кальция и магния.

Семенные покровы, по литературным данным, неорганического фосфора почти не содержат (Molisch, 1923).

Данных о количестве и локализации неорганического фосфора в семенах Ranunculaceae не имеется. В семенах Ricinus найдены следы фосфорной кислоты, обеспечивающей кислую реакцию клеточного сока (Wehmer, 1931).

Реактив — раствор молибденовокислого аммония в азотной кислоте (Molisch, 1923), вызывающий при наличии неорганического фосфора выпадение желтого кристаллического осадка. Реакция неспецифична, так как желтый осадок может образоваться также в присутствии кремневой кислоты и алкалоидов. Однако едва ли можно предполагать наличие в изучаемых семенах кремневой кислоты, алкалоиды же в семенах *Raeonia* и *Delphinium* отсутствуют (Vanderlinden, 1902). Следовательно, серьезных препятствий к гистохимическому определению неорганического фосфора в семенах *Ranunculaceae* не имеется. В семенах *Ricinus* алкалоиды содержатся

(Wehmer, 1931). Кроме того, помехой для реакции является также присутствие белков. Все это необходимо принять во внимание при оценке полученных результатов, которые могут рассматриваться в данном случае лишь как ориентировочные и имеют вполне определенное значение только применительно к жидкости, наполняющей эндоспермальную полость пионов.

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 16—I, a) нуцеллус дает реакцию окраску. Еще слабее реакция эндосперма и зародыша. Семенные покровы приобретают нетипичный для реакции красно-коричневый цвет. В целом реакция получается бледной и нехарактерной.

В жидкости, заполняющей полость семени, быстро и в очень большом количестве выпадают характерные желтые кристаллы, свидетельствующие о высоком содержании здесь неорганического фосфора.

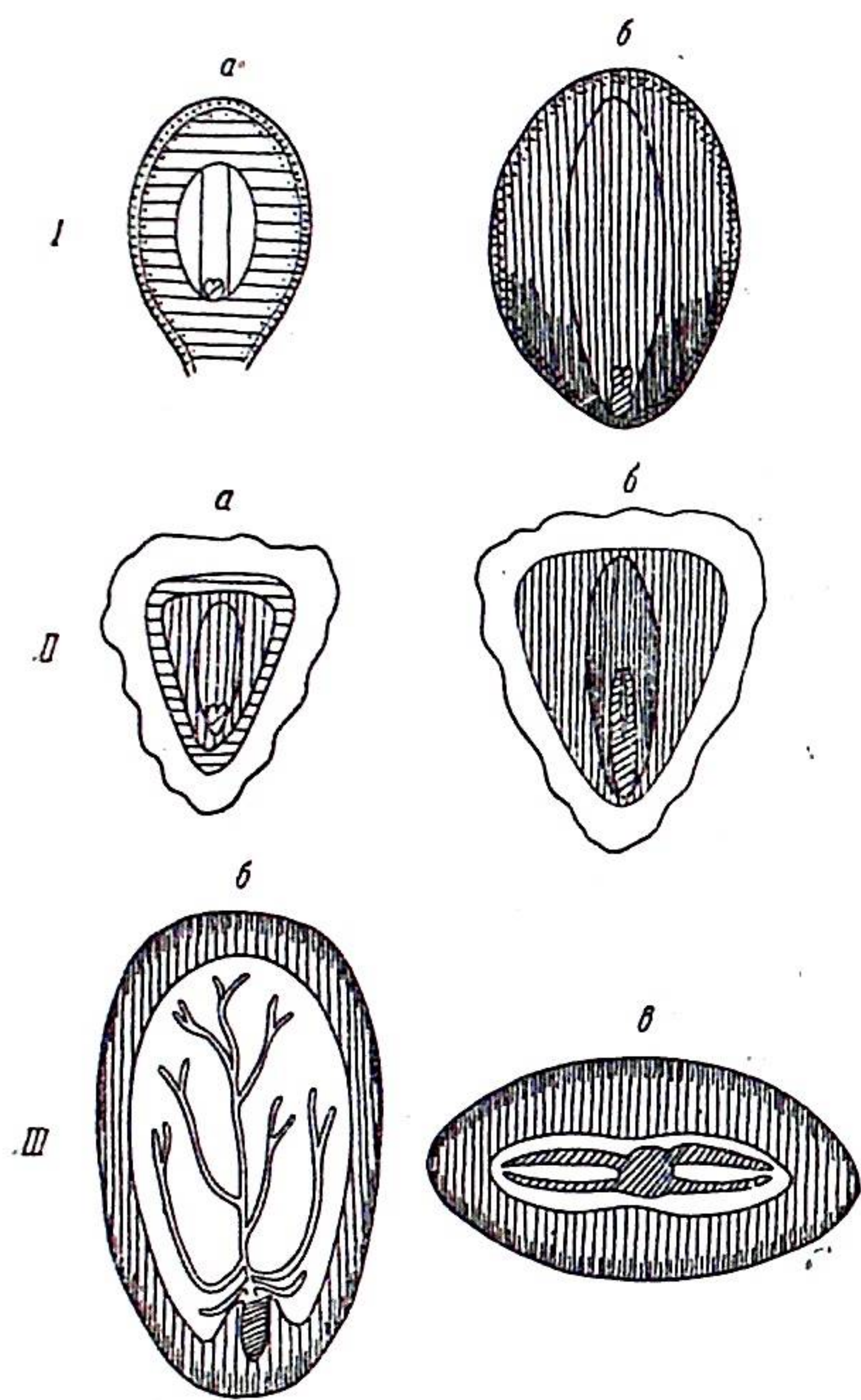


Рис. 16. Распределение в семенах неорганического фосфора

В зрелых семенах *Raeonia* (рис. 16—I, б) реакция более интенсивна, чем в незрелых, причем она охватывает все ткани. Окраска эндосперма сгущается в микропилярной части семени, особенно около корешка зародыша. На периферии эндосперма окраска нехарактерная, коричневатая. Зародыш окрашен несколько светлее эндосперма.

В незрелых семенах *Delphinium* обнаружена равномерная, неяркая желтая окраска всех тканей. Зародыш окрашен слабее эндосперма и нуцеллуса. В семенных покровах реакции нет — они остаются белыми.

В зрелых семенах интенсивность и локализация реакции в основном те же, что в незрелых; тон окраски лишь немного более яркий.

В зрелых семенах *Ricinus* наиболее густо окрашен корешок зародыша. Периферическая часть эндосперма окружена узкой более ярко окрашенной зоной.

Аскорбиновая кислота. Роль, которую аскорбиновая кислота¹ играет в физиологии растений, выяснена лишь частично, и выдвигаемые на этот счет предположения не всегда носят достаточно достоверный характер. Несомненно, однако, что значение витамина С для растения чрезвычайно велико, так как аскорбиновая кислота сопутствует всем важнейшим этапам его жизнедеятельности.

Благодаря своей высокой окислительно-восстановительной лабильности аскорбиновая кислота при соответствующих условиях может входить в качестве компонента в дыхательные системы растительных тканей. С другой стороны, она служит веществом, регулирующим их окислительно-восстановительный потенциал, и тем самым косвенно оказывает влияние на ряд физиологических функций растения, в частности на деятельность ферментов. По некоторым данным, аскорбиновая кислота способна и сама выступать в роли непосредственной участницы ферментативных процессов. Существуют указания на то, что аскорбиновая кислота принимает участие в фотосинтезе и в последующем образовании сахаров из первых продуктов фотосинтеза. Некоторые авторы приписывают аскорбиновой кислоте также роль стимулятора роста.

Зрелые семена, как правило, не содержат аскорбиновой кислоты (Букин, 1941). Среди многочисленных покрытосеменных, исследованных с этой точки зрения, исключение составляют, по данным Жиру, только семена *Capsicum* (паприки) и томатов (Giroud, 1938), но и в этих семенах аскорбиновая кислота присутствует в столь незначительных количествах, что неуловима при помощи гистохимических приемов. По данным Калинина (1950), в незначительном количестве аскорбиновая кислота обнаруживается также в зрелых семенах *Raphanus*. В незрелых семенах аскорбиновая кислота встречается (Кузнецова-Зарудная, 1937), но имеющиеся в литературе указания на этот счет довольно скудны. С другой стороны, многочисленные исследования указывают на то, что прорастание семян сопровождается образованием больших количеств витамина С (Кузнецова-Зарудная, 1937; Рубин и Страичцкий, 1936; Поволоцкая, 1937; Леманн, Айхеле, 1936). Отсутствие аскорбиновой кислоты в зрелых семенах при обильном ее содержании на других этапах жизни семени заставляет многих авторов предполагать, что при созревании семян аскорбиновая кислота не исчезает из них, а лишь временно переходит в иную форму, возможно, связывается в форме комплексных соединений.

Об аскорбиновой кислоте в семенах *Ranunculaceae*, а также в семенах *Ricinus* никаких сведений пока не имеется.

¹ Здесь и в дальнейшем имеется в виду восстановленная аскорбиновая кислота.

Реактив — азотнокислое серебро в растворе уксусной кислоты (Giroud, 1938). В присутствии аскорбиновой кислоты выпадает в осадок восстановленное ею металлическое серебро.

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 17—*I, a* и *a₁*) на очень ранней фазе развития семени, когда основная его масса состоит из нуцеллуса (рис. 17—*I, a*), черный кристаллический осадок металлического серебра появляется под воздействием реактива в покровных тканях и в нуцеллусе, причем особенно густые скопления осадка наблюдаются в халазальной и микропилярной частях нуцеллуса, а также, соответственно, в халазальной и микропилярной частях формирующегося эндосперма. Основная масса клеток эндосперма почти не содержит аскорбиновой кислоты; но слой клеток, граничащих с полостью семени, сплошь усеян черными гранулами металлического серебра. Зародыш, как показывает рис. 17 (*I, a₁*), изображающий более позднюю фазу развития незрелого семени, не выделяется на фоне эндосперма значительным содержанием витамина С.

По мере роста и развития семени аскорбиновой кислоты становится в нем все меньше и меньше, причем позже всего она исчезает из внутренней зоны нуцеллуса, граничащей с эндоспермом (рис. 17—*I, a₁*).

В жидкости, выделенной из полости семени, под влиянием реактива также осаждается металлическое серебро, хотя и в небольшом количестве.

В зрелых семенах *Raeonia* (рис. 17—*I, б*) аскорбиновая кислота почти отсутствует. На срезе семени под воздействием реактива появляются лишь единичные, беспорядочно разбросанные крупинки металлического серебра. Расположение их, по видимому, более или менее случайно.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 17—*II, a*) наиболее густые скопления гранул металлического серебра наблюдаются, как и у *Raeonia*, в халазальном и микропилярном концах нуцеллуса. Почти сплошь черным выглядит на срезе сосудистый пучок рубчика — явное указание на то, что аскорбиновая кислота не образуется самим семенем, а притекает в него из материнского растения. Эндосперм в основной своей части свободен от осадка реактива, но центральная его зона, соответствующая полости пионов, содержит гранулы серебра, хотя и в значительно меньшем количестве, чем прилегающие к ней сверху и снизу участки нуцел-

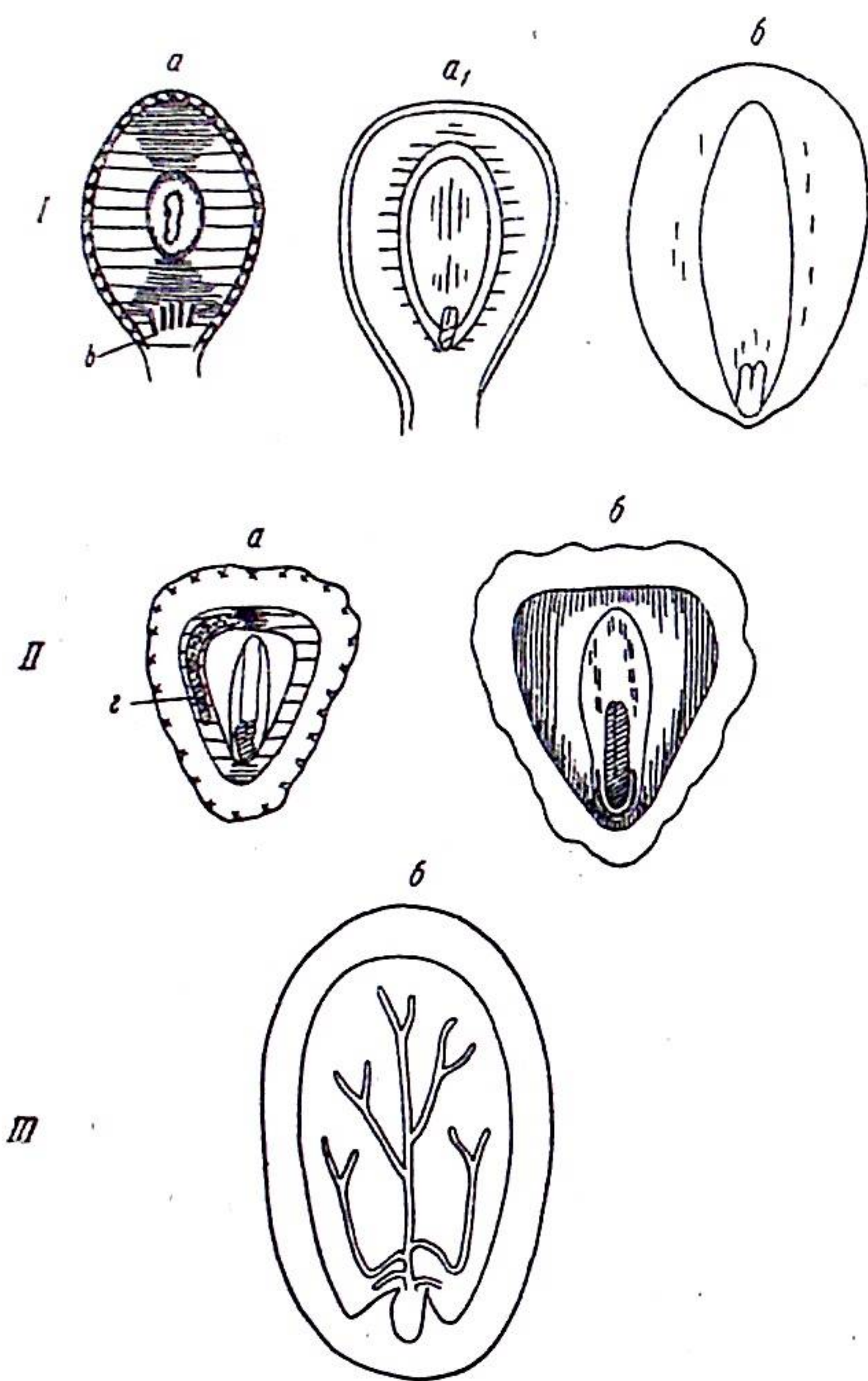


Рис. 17. Распределение в семенах аскорбиновой кислоты:

Ia — семя, занимающее по возрасту промежуточное положение между *Ia* и *Ib*; *Ia₁* — сосудистый пучок, заканчивающийся в халазе; *IIa* — сосудистый пучок, проходящий через рубчик. На рис. *Ib* и *IIb* черточками изображены скопления аскорбиновой кислоты в сосудистых пучках. Остальные обозначения те же, что на рис. 11.

nia, в халазальном и микропилярном концах нуцеллуса. Почти сплошь черным выглядит на срезе сосудистый пучок рубчика — явное указание на то, что аскорбиновая кислота не образуется самим семенем, а притекает в него из материнского растения. Эндосперм в основной своей части свободен от осадка реактива, но центральная его зона, соответствующая полости пионов, содержит гранулы серебра, хотя и в значительно меньшем количестве, чем прилегающие к ней сверху и снизу участки нуцел-

луса. Зародыш густо усеян крупинками металлического серебра. Семенные покровы содержат аскорбиновую кислоту, локализованную, главным образом, в наружном эпидермисе.

Зрелые семена *Delphinium* (рис. 17—*II, б*) содержат довольно много аскорбиновой кислоты, хотя и меньше, чем незрелые. Особенно много ее в зародыше, главным образом в корешке. Интенсивно чернеет периферическая часть эндосперма — по направлению к центру семени количество осадка убывает. Однако в центральной зоне эндосперма крупинки металлического серебра наблюдаются, хотя и не на каждом срезе. В месте прилегания эндосперма к зародышу, вокруг корешка, образуется как бы узкая черная кайма, указывающая на высокое содержание здесь аскорбиновой кислоты. В семенных покровах осадка нет.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 17—*III, б*) осадок металлического серебра отсутствует — аскорбиновой кислоты в семенах нет.

Сульфгидрильные группы. Сульфгидрильные группы (SH), входящие в состав как растворимых соединений (цистеин, глутатион), так и белков протоплазмы, отличаются чрезвычайной лабильностью; они легко переходят из восстановленного состояния в окисленное и обратно — свойство, которое и обуславливает их большое значение в жизненных процессах. По своей восстанавливающей способности глутатион стоит на одном из первых мест среди всех известных в настоящее время редуцирующих веществ.

Сульфгидрильные группы могут участвовать в процессах дыхания растительных тканей. Они способны также регулировать их окислительно-восстановительный потенциал, сдвигая его в сторону восстановительных процессов и тем самым оказывая влияние на широкий круг физиологических явлений, главным образом — на ход ферментативных реакций (Рубин, Арциховская, 1940). Входя в состав многих ферментов, SH-группы регулируют метаболизм белков, углеводов, жиров. Данных о поведении SH-групп в семенах в литературе почти не имеется. Реактив — нитропруссид натрия и ацетат цинка (Giroud et Buillard, 1935), дающие в присутствии сульфгидрильных групп красно-розовую окраску.

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 18—*I, a*) наиболее интенсивной получается окраска нуцеллуса, сгущающаяся к периферии и по направлению к микропиле; к центру темнорозовый цвет ткани бледнеет; на границе с эндоспермом края нуцеллуса становятся белыми, почти прозрачными.

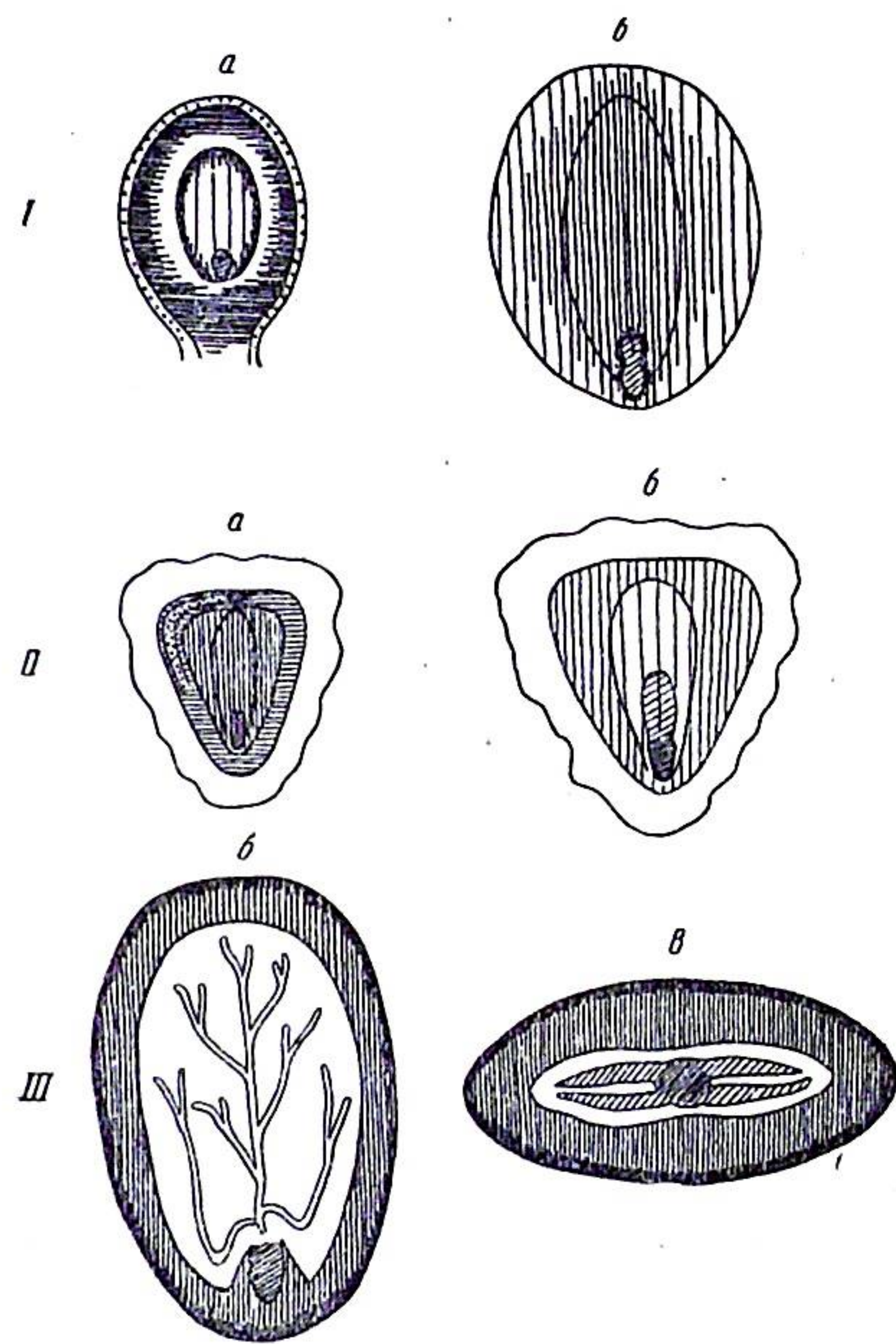


Рис. 18. Распределение в семенах сульфгидрильных групп.

Обозначения те же, что на рис. 11. Пунктиром изображена коричневатая-красная окраска (*Ia* — интегумент) и характерная для реакции темнорозовая окраска в сосудистом пучке рубчика (*II a*)

Они резко контрастируют с узкой яркорозовой полоской в периферической части эндосперма, окаймляющей на срезе эту ткань. Остальная масса клеток эндосперма имеет бледнорозовую окраску. Вся картина в целом дает возможность предполагать, что соединения, содержащие SH-группы, поступают в эндосперм из нуцеллуса. На срезах семян несколько более поздней фазы развития обнаруживается при тщательной промывке дистиллированной водой, что окраска в нуцеллусе распределена не равномерно, а разбросана темнорозовыми пятнами на бледнорозовом фоне. Зародыш окрашен интенсивно и выделяется на светлорозовом эндосперме своим густорозовым цветом. Семенные покровы окрашиваются в коричневатокрасный, не характерный для реакции цвет.

Жидкость из полости семени при смешивании с реактивом остается бесцветной. Чуть заметный розоватый оттенок приобретают лишь взвешенные в ней мелкие частицы, представляющие собой, по видимому, обрывки ткани еще молодого, мягкого эндосперма, частично разрушающегося при разрезании семени и выделении жидкости из полости. Сама жидкость если и содержит SH-группы, то в неуловимо малом количестве.

В зрелых семенах *Raeonia* (рис. 18—I, б) интенсивность реакции меньше, чем в незрелых. Довольно слабая, медленно проступающая окраска сосредоточена, главным образом, во внутренней зоне эндосперма, граничащей с полостью. По направлению к периферии окраска бледнеет — картина, обратная тому, что наблюдается в незрелых семенах. Зародыш окружен яркорозовой каймой эндосперма, указывающей на то, что в непосредственном соседстве с зародышем клетки эндосперма содержат гораздо больше SH-групп, чем в основной своей массе. Сам зародыш окрашен довольно бледно.

У незрелых семян *Delphinium* (рис. 18—II, а) обнаружена яркая характерная окраска во всех тканях семени. На некоторых срезах она несколько сгущается к периферии нуцеллуса. Чрезвычайно густо окрашен сосудистый пучок, идущий через рубчик в халазу, и участок последней, в котором заканчиваются проводящие пути. Это явление указывает на то, что содержащиеся SH-группы соединения входят в число растворимых веществ, притекающих в семя из материнского растения. Семенные покровы SH-групп не содержат.

В зрелых семенах (рис. 18—II, б) реакция наступает значительно медленнее, чем в незрелых, и далеко не достигает такой яркости. Основная ткань эндосперма окрашена бледно, его центральная зона — еще бледнее. В противоположность незрелым семенам зародыш приобретает здесь более яркую окраску, чем эндосперм. Особенно густо окрашен корешок зародыша.

У зрелых семян *Ricinus* (рис. 18—III) окраска ясно выражена во всех тканях семени. Наиболее бледно окрашены семядоли (на продольных срезах они вообще не окрашиваются). Центральная часть эндосперма приобретает окраску средней яркости; к периферии семени окраска сгущается. Очень интенсивно окрашен корешок зародыша.

Г е т е р о а у к с и н. Гетероауксин принадлежит к группе стимуляторов роста. Он найден и химически отождествлен в настоящее время в ряде растений. Роль гетероауксина в обмене веществ еще не может считаться вполне выясненной. Существуют указания на то, что гетероауксин имеет отношение к работе дегидраз, стимулируя их активность. По последним данным (Молотковский, Вологовская, 1950), гетероауксин стимулирует также активность липазы. Установлено, что в семенах пшеницы гетероауксин связан с белками. Об изменении содержания гетероауксина в семенах в процессе их развития данных встретить не удалось; что ка-

сается ауксинов, то, по имеющимся данным, у ржи ауксины присутствуют в большом количестве на ранних фазах формирования семени. Однако по мере созревания концентрация этих веществ в семенах падает, и лишь после того, как она достигнет известного минимума, семена приобретают всхожесть. Попытки стимулировать прорастание посредством предпосевной обработки семян гетероауксином положительных результатов не дали.

В качестве реактива на гетероауксин нами был использован видоизмененный Бояркиным реактив Сальковского, приспособленный им для гистохимических целей. Он представляет собой 0,1%-ный раствор железоаммиачных квасцов в концентрированной серной кислоте. При воздействии этим раствором на растительные ткани, содержащие гетероауксин, через несколько минут на холоде появляется сначала розовая, затем лилово-красная окраска. Реакция значительно ускоряется при подогревании. Реактив Бояркина не может считаться реактивом исключительно на индолилуксусную кислоту. Он реагирует и с другими производными индола, например с индолацетальдегидом, с индолил масляной и индолилпропионово-кислотами, но все эти вещества по своему физиологическому значению близки к индолилуксусной кислоте. С триптофаном раствор железоаммиачных квасцов в серной кислоте реакции не дает.

У незрелых семян *Raeonia* (рис. 19—I, а) в семенных покровах и периферической зоне нуцеллуса цвет реакции нехарактерный: с коричневатожелтым оттенком. Ближе к эндосперму окраска характерная, лиловато-розовая, но неяркая. Еще бледнее окрашена основная масса эндосперма. Но периферические слои клеток эндосперма выделяются своим ярким красно-лиловым цветом. Такую же окраску имеет зародыш.

Жидкость из полости семени дает характерную яркую лилово-розовую окраску.

В зрелых семенах (рис. 19—I, б) окраска тканей семени в целом выражена слабее, чем в незрелых. Наиболее яркую и густую окраску приобретает зародыш. В эндосперме окраска получается интенсивная, но не сплошная: ясно различимы отдельные клетки, заполненные лилово-красным веществом, и разделяющие их неокрашенные промежутки. Судя по окраске, наибольшее количество гетероауксина сосредоточено, с одной стороны, в клетках внутреннего слоя эндосперма, граничащих с полостью,

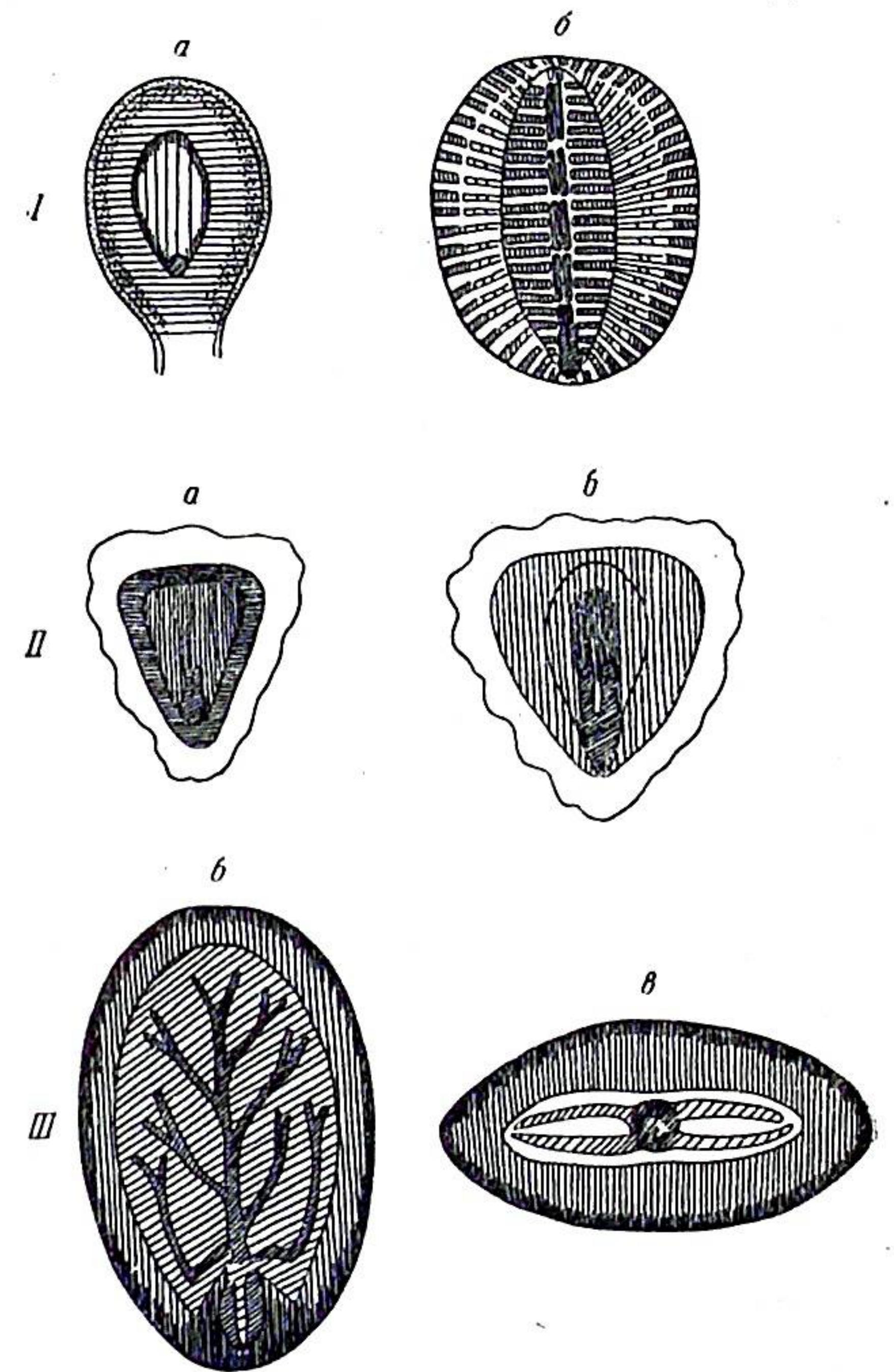


Рис. 19. Распределение в семенах гетероауксина:

А — гетерогенная окраска эндосперма: окрашенные участки разделены неокрашенными промежутками. Остальные обозначения те же, что на рис. 11.

с другой стороны — в периферической зоне эндосперма, прилегающей к семенной кожуре.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 19—II, а) получается очень яркая характерная реакция, более или менее равномерно распределенная в зародыше, эндосперме и нуцеллусе. Только в семенных покровах окраска отсутствует.

В зрелых семенах (рис. 19—II, б) окраска в целом менее интенсивна, чем в незрелых. Центральная зона эндосперма, соответствующая полости пионов, на большинстве срезов окрашена гуще, чем его периферическая часть. Особенно интенсивно окрашен тот участок этой зоны, который прилегает к семядолям. Наиболее темную красно-лиловую окраску приобретает зародыш.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 19—III) обнаруживается яркая характерная реакция, наиболее быстро и интенсивно проявляющаяся в корешке зародыша. Особенно густой красно-лиловый цвет приобретает коровая его часть. Семядоли окрашены в бледнорозоватый цвет, на фоне которого выделяются темнорозовые разветвления жилок. Эндосперм имеет окраску более интенсивную, чем семядоли, причем эта окраска сгущается к периферии эндосперма и в участке, примыкающем к корешку зародыша.

Пероксидаза. Пероксидаза является, как известно, окислительным ферментом, который отщепляет водород от перекисей и передает его окисляемому субстрату. Присутствие пероксидазы в семенах представляет собой широко распространенное явление. Обычно фермент локализуется в зародыше и в семенной кожуре, причем в последней концентрация пероксидазы особенно высока. Активность пероксидазы в процессе развития семени у разных растений очень различна. В частности, при созревании отмечается в одних случаях падение этой активности, а в других даже некоторый ее подъем. Пероксидазе приписывается большая стойкость в течение длительных сроков хранения семян. По данным Баха и Опарина (1937), пероксидаза и другие окислительные ферменты содержатся в покоящихся семенах в значительно большем количестве, чем гидролитические. В связи с тем, что окислительные процессы в покоящихся семенах протекают на чрезвычайно низком уровне, пероксидаза в них, по видимому, не функционирует. При переходе семян к прорастанию имеет место резкое активирование деятельности окислительных ферментов, в частности пероксидазы, причем это активирование пероксидазы совпадает с резким повышением интенсивности дыхания семян. Есть, однако, и обратные указания, а именно, что при прорастании никакого изменения в содержании пероксидазы в семенах не происходит. Таким образом, сведения о поведении пероксидазы в семенах носят разноречивый характер, что, очевидно, объясняется, с одной стороны, индивидуальными особенностями разных растений, а с другой — большой чувствительностью пероксидазы к условиям, в которых протекает прорастание.

Литературных данных о присутствии пероксидазы в семенах *Raeonia* и *Delphinium* встретить не удалось. В вегетативных органах *Raeonia* пероксидаза не обнаружена (Дубровицкая, Кренке, 1950). Относительно семян *Ricinus* имеются указания, что пероксидаза в них отсутствует (Wehmer, 1931).

Реактивы: бензидин с перекисью водорода и гваякол с перекисью водорода (Molisch, 1923). Реакция с бензидином дает синюю, с гваяколом — коричневую окраску.

В незрелых семенах *Raeonia* (рис. 20—I, а и а₁) обнаруживается тем большая активность пероксидазы, чем моложе фаза развития семени: в очень молодых семенах (рис. 20—I, а), на той стадии их развития,

когда основную массу семени составляет нуцеллус, а эндосперм еще не достиг крупных размеров, реакция на пероксидазу интенсивная, причем она локализована исключительно в эндосперме. Следует отметить, что гораздо более яркие, наглядные результаты дает реакция с гваяколом, наступающая мгновенно и четко окрашивающая эндосперм в характерный коричневый цвет. Реакция с бензидином наступает медленно и довольно

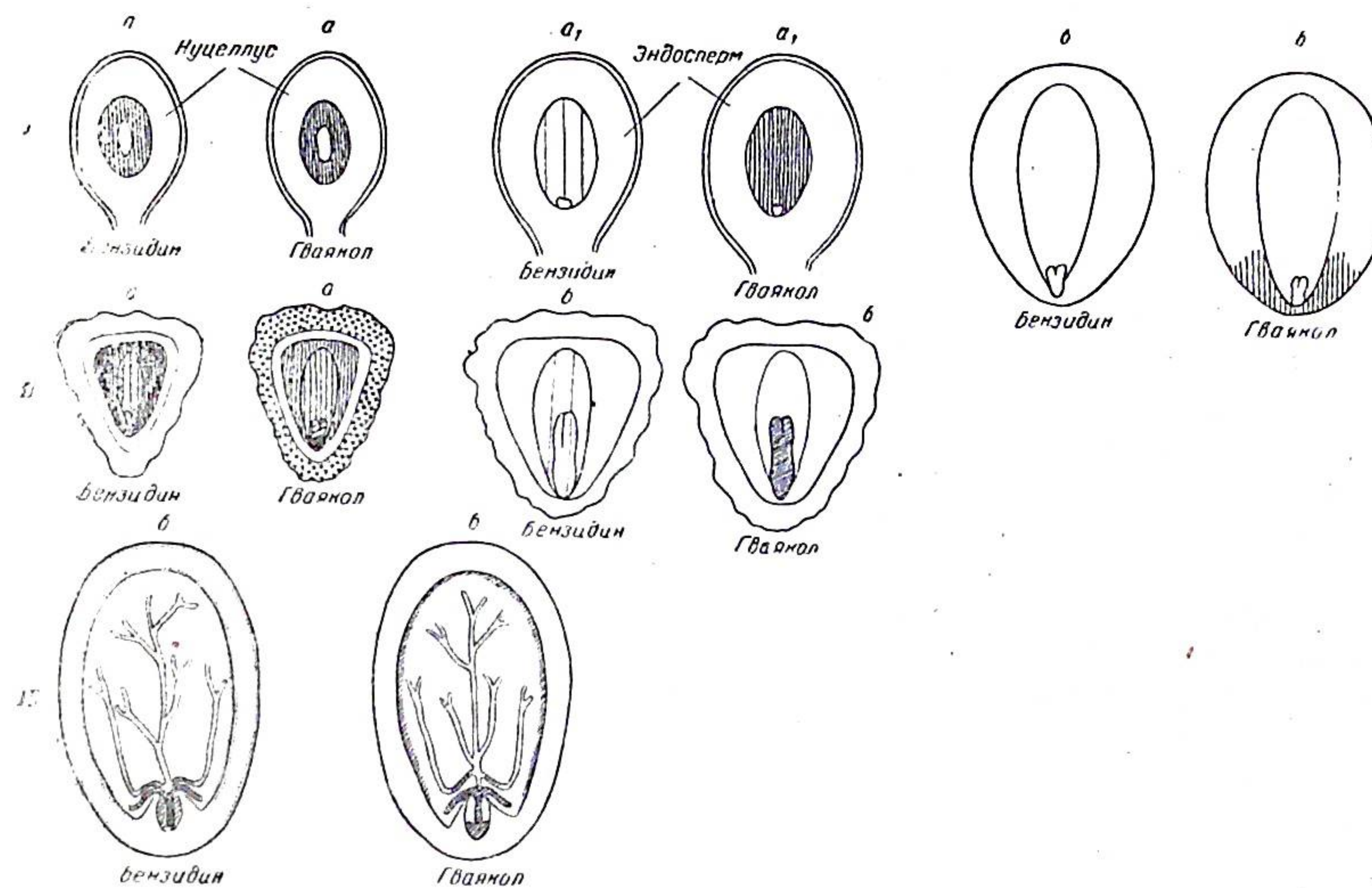


Рис. 20. Распределение в семенах активности пероксидазы:

а₁ — семя, занимающее по возрасту промежуточное положение между Iа и Iб. Остальные обозначения те же, что на рис. 11

быстро исчезает, но все же дает явственную, хотя и не яркую синюю окраску эндосперма. На более поздней фазе развития, когда нуцеллус уже поглощен эндоспермом (рис. 20—I, а₁), реакция с бензидином почти не получается, а реакция с гваяколом уже не захватывает всей ткани эндосперма: она локализуется только во внутреннем его слое, граничащем с полостью. Окрашивания зародыша констатировать не удалось. Семенные покровы окраски не дают.

В зрелых семенах (рис. 20—I, б) реакция с гваяколом наступает весьма медленно: окраска появляется только через час. Она чрезвычайно слаба и узко локализована: коричневое окрашивание заметно в эндосперме только в непосредственном соседстве с зародышем, который сам остается неокрашенным. Реакция с бензидином отрицательная.

В незрелых семенах *Delphinium* (рис. 20—II, а) реакция с гваяколом дает быстрое и яркое окрашивание семенных покровов и менее яркое — эндосперма. Очень четкую густокоричневую окраску получает корешок зародыша, тогда как семядоли остаются почти бесцветными.

Реакция с бензидином не дает окраски в семенных покровах. В эндосперме реакция наступает медленно и не вызывает в нем появления характерной синей окраски: окраска получается с фиолетовым оттенком. Наиболее интенсивную реакцию дает узкая полоска периферической части

эндосперма, граничащая с нуцеллусом. К центру эндосперма окраска убывает. Зародыш реагирует слабее, чем эндосперм. Окраска корешка более интенсивна, чем окраска семядолей.

В зрелых семенах *Delphinium* (рис. 20—II, б) при реакции с гваяколом хорошо выраженная коричневая окраска сосредоточена исключительно в зародыше, причем окрашен не только корешок, но и семядоли. Эндосперм остается белым.

Реакция с бензидином отрицательная; лишь очень слабые следы окраски наблюдаются в центральной зоне эндосперма и в зародыше.

В зрелых семенах *Ricinus* (рис. 20—III) при действии на семена гваяколом и перекисью водорода в корешке быстро появляется четкая желто-коричневая окраска, особенно густая на кончике корешка и в его центральном цилиндре. Кроме того, в коричневый цвет окрашиваются жилки у основания листа и края семядолей.

Реакция с бензидином наступает очень медленно. После продолжительного пребывания среза в реактиве появляется синяя окраска в корешке, наиболее густая в его центральном цилиндре, а также в прилегающих к нему в основании листа жилках. Края семядолей и эндосперма окаймляются полоской не синего, а коричневого цвета.

Протеазы и липаза. Деятельность гидролитических ферментов, как известно, играет при прорастании семян огромную роль. На первых этапах развития проростка, до появления в его тканях хлорофилла, единственным источником пластических и энергетических ресурсов, доступных зародышу, являются высокомолекулярные запасные вещества семени. Таким образом, без участия ферментов, превращающих эти вещества в растворимую, усвояемую для зародыша форму, прорастание было бы вообще невозможно. Поэтому с точки зрения вопроса о причинах, обуславливающих более или менее быстрое прорастание семян, вопрос об активности ферментов, гидролизующих запасные вещества семени, представляет, безусловно, большой интерес. В данной работе была подвергнута исследованию активность протеаз и липазы семян *Paeonia*, *Delphinium* и *Ricinus*.

К протеазам относят все ферменты, которые расщепляют белки на их более простые составные части — аминокислоты. Для определения активности протеаз в изучаемых семенах был применен гистохимический метод, причем в качестве реактива был использован нингидрин, уже применявшийся для гистохимического определения аминокислот в этих семенах. Так как количество аминокислот во всех изучаемых семенах оказалось очень высоким, то судить о деятельности протеаз только по самому факту появления в тканях семян аминокислот не представлялось возможным. В связи с этим для суждения о степени активности протеолитических ферментов в настоящей работе учитывалась скорость, с которой в семенах, подвергнутых определенной предварительной обработке, появляется под влиянием нингидрина синяя окраска.

Определение производилось следующим образом. Разрезанные по продольной оси семена *Paeonia*, *Delphinium* и *Ricinus* погружали на двое суток в эфир. Этим достигалось, с одной стороны, обезжиривание семян, облегчающее проведение реакции, а с другой — умерщвление клеток, ведущее к прекращению реакций обмена и обеспечивающее ферментам возможность свободно проявлять свою активность. Затем на разрезы семян наносилось по капле тимоловой воды, причем принимались все предосторожности для того, чтобы вода не выливалась за пределы разреза, что могло бы привести к вымыванию аминокислот. Для этой цели дно трех широких бюксов было залито слоем парафина, в котором были сделаны углубления, соответствующие форме семян. Разрезанные семена поме-

щались в эти гнезда поверхностью разреза вверх, что придавало им достаточно устойчивое положение, а затем уже, как было указано выше, на каждый разрез наносилась капля воды. Стенки бюксов обкладывались изнутри фильтровальной бумагой, пропитанной тимоловой водой, для поддержания в бюксах влажной атмосферы с целью предупреждения высыхания семян. Семена выдерживались в бюксах в течение двух суток. Затем их осторожно вынимали из их гнезд и размещали на предметных стеклах, причем рядом с обработанными вышеуказанным способом семенами на стекла здесь же помещались для контроля семена, подвергнутые только обезжириванию в эфире, но не увлажнявшиеся тимоловой водой. После этого на все семена одновременно наносили по капле реактива и производили подсчет времени до появления первых признаков синей окраски.

Результаты получились следующие: в семенах, обработанных тимоловой водой, синяя окраска появилась у *Paeonia* через 40—45 минут, в некоторых случаях через 50 минут; у *Delphinium* через 15 минут и у *Ricinus* через 10 минут.

Таким образом, если судить об активности протеаз по времени появления нингидриновой реакции в убитых и выдержанных в тимоловой воде семенах, то наиболее активными оказываются протеолитические ферменты семян *Ricinus* и затем семян *Delphinium*; значительно менее активны они в семенах пиона.

Что касается контрольных семян, обезвоженных в эфире, но не подвергавшихся протеолизу, то у *Delphinium* синяя окраска появлялась в них через 10—15 минут, а у *Ricinus* на 5—10 минут позже, чем в опытных семенах. Совершенно обратную картину дали семена *Paeonia*: у них в контрольных семенах синяя окраска появлялась значительно раньше, чем в опытных, именно через 15—20 минут. Таким образом, условия, способствующие у *Ricinus* и *Delphinium* увеличению количества аминокислот в результате протеолиза, у семян *Paeonia* по неясным сейчас причинам привели к обратным результатам и вызвали, по видимому, уменьшение количества аминокислот в тканях.

Аналогичные данные для семян всех трех видов получились при применении в качестве опытного и контрольного материала не разрезанных, а растертых в кашу семян.

Что касается локализации протеолитической активности в тканях семян, то в этом направлении удалось сделать следующие наблюдения (рис. 21).

В семенах *Paeonia* (рис. 21—I) в первую очередь синее под влиянием нингидрина участок эндосперма, непосредственно примыкающий к зародышу; последний окрашивается позже и еще довольно долго выделяется беловатым, бледносиреневым тельцем на сине-фиолетовом фоне эндосперма. Затем синяя окраска охватывает постепенно все остальные части эндосперма и зародыш.

В семенах *Delphinium* (рис. 21—II) окраска появляется в первую очередь в центральной зоне эндосперма. Несколько позже синее его периферическая часть. Зародыш остается окрашенным бледнее ткани эндосперма.

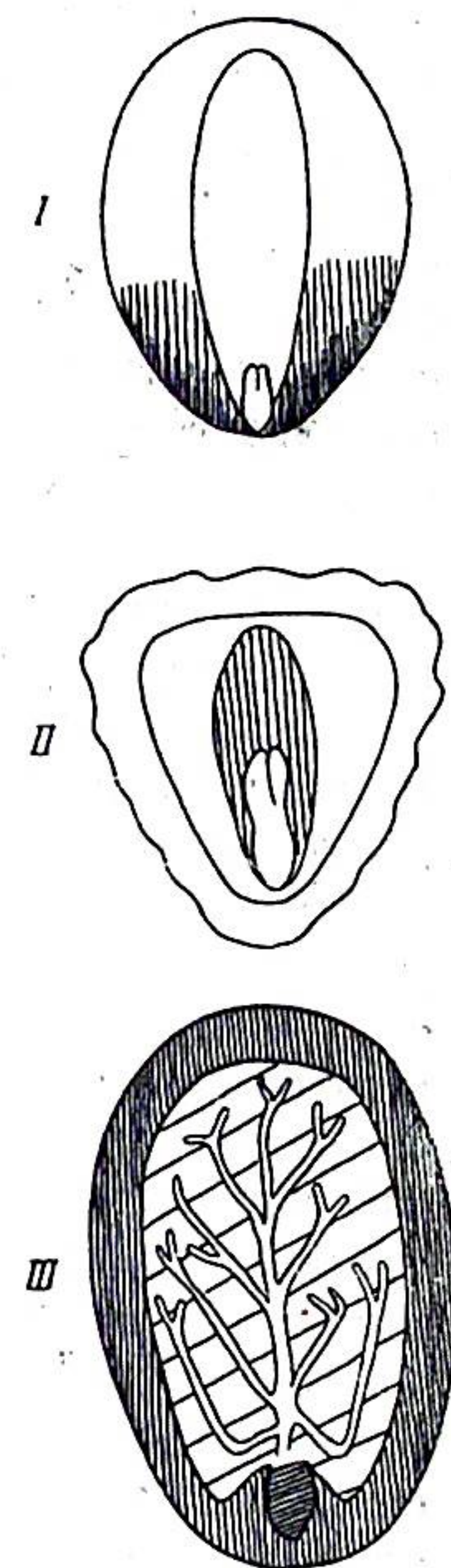


Рис. 21. Распределение активности протеаз в первый момент реакции в зрелых семенах *Paeonia* (I) *Delphinium* (II) и *Ricinus* (III)

Наконец, у семян *Ricinus* (рис. 21—III) наиболее интенсивная окраска появляется сначала в эндосперме, а затем в корешке зародыша, который приобретает густосиний, почти черный оттенок, тогда как семядоли остаются бледно-голубыми, а жилки — белыми.

По прошествии более или менее длительного времени у всех семян поверхность разреза становится сплошь черно-синей.

Определение активности протеаз описанным методом было проведено также для незрелых семян *Raeonia* и *Delphinium*, причем оказалось, что в незрелых семенах, подвергнутых обработке тимоловой водой, реакция наступает несколько позже и протекает менее интенсивно, чем в зрелых семенах. Соотношение между скоростью реакции у незрелых семян *Raeonia* и *Delphinium* сохранилось то же, что и для зрелых семян, т. е. у *Raeonia* реакция наступала значительно позже. Более медленное течение нингидриновой реакции в незрелых семенах указывает на то, что в них содержится меньшее количество ферментов, обладающих способностью к протеолитической активности, чем в семенах, уже достигших зрелости.

Липазы представляют собой ферменты, которые расщепляют триглицериды жирных кислот (жиры и масла). Относительно липаз с полной достоверностью доказано, что они могут не только гидролизовать, но и синтезировать жиры из жирных кислот и глицерина. Липазы широко распространены в семенах растений. Особенно богаты липазой, наряду с другими ферментами, семена *Ricinus communis*. Активную липазу содержат семена сои, *Linaria*, *Chelidonium*, *Helianthus*, *Arachis* и др. С другой стороны, во многих маслосодержащих семенах констатирована весьма низкая активность этого фермента. Таковы семена конопли, арбуза, тыквы. Среди *Ranunculaceae* липаза обнаружена в семенах *Aquilegia vulgaris* и *Aconitum lycoctonum*. Из всех, добытых до настоящего времени из растительного материала липаз, наиболее активна рициновая липаза. Имеются литературные указания на то, что липаза сосредоточена в эндосперме семян и что зародыши не содержат липазы (Klein, 1933). По последним данным, липаза семян активизируется гетероауксином (Молотковский, Волотовская, 1950).

Липаза определялась по Вальдшмидт-Лейтцу (см. Рона, 1930). Только что приготовленные (контрольные) пробы титровались спиртовым раствором NaOH. Такие же пробы сохранялись в течение определенных промежутков времени в присутствии антисептика и затем, в свою очередь, подвергались титрованию. Сравнение кислотности контрольных и опытных проб служило критерием для суждения об активности липазы семян. В качестве субстрата применялось касторовое масло. Ввиду низкой активности фермента у *Raeonia*, что обнаружилось при первых же опытах, титрование производилось без буфера.

Определения липолитической активности были проведены для зрелых воздушно-сухих, зрелых набухших и свежих незрелых семян *Raeonia*. В отношении *Delphinium* эти данные были пополнены определением активности липазы в прорастающих семенах. Кроме того, была определена активность липазы для зрелых семян *Ricinus*. Последняя величина служила в качестве эталона для сравнительного суждения о характере липолитической активности семян *Ranunculaceae*.

В связи с этим, изложение полученных результатов должно быть начато с семян *Ricinus* (табл. 7).

Как видно из табл. 7, кислотность реагирующей смеси увеличилась на 3-й день на 37,5%, а на 10-й — приблизительно на 263%.

Результаты определения активности липазы в семенах *Delphinium* даны в табл. 8.

Таблица 7

Активность липазы зрелых семян *Ricinus communis*
(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

Контрольные пробы	Опытные пробы		
	через сутки	через трое суток	через десять суток
8,8	11,1	12,2	23,3

Таблица 8

Активность липазы зрелых семян *Delphinium*
(два сорта с разной всхожестью)
(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

Всхожесть сорта (в %)	Контрольные пробы	Опытные пробы		
		через трое суток	через десять суток	через месяц
86	6,0	7,0	14,0	18,0
56	5,0	7,0	11,0	14,0

Из табл. 8 следует, что липаза семян *Delphinium* обладает довольно высокой активностью: через 10 суток кислотность раствора увеличилась у одного сорта на 133, у другого на 120%, а через месяц соответственно на 200 и на 180%; более высокая всхожесть у семян *Delphinium* соответствует и более высокой активности липазы.

Для того, чтобы выяснить, повышается ли активность липазы семян *Delphinium* в процессе набухания и прорастания, семена со всхожестью, равной 86%, были помещены в закрытые чашки Петри на влажную фильтровальную бумагу. Через 5 дней вес их увеличился в результате набухания приблизительно на 100% (перед взвешиванием семена обсушивались с поверхности влажной фильтровальной бумагой); затем эти набухшие семена были растерты и смешаны с касторовым маслом, после чего было произведено определение активности липазы в них (табл. 9).

Таблица 9

Активность липазы набухших семян *Delphinium*
(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г семян в воздушно-сухом состоянии)

Контрольные пробы	Опытные пробы		
	через трое суток	через десять суток	через месяц
7,0	11,0	11,0	19,0

При сравнении полученных данных с цифрами предыдущей таблицы для того же сорта (всхожесть 86%) становится ясным, что процесс набухания не оказывает на липазу семян *Delphinium* активирующего действия. Аналогичный опыт был проделан также с проросшими семенами; он дал совершенно такие же результаты. Следовательно, при набухании и прорастании семян *Delphinium* повышения активности липазы, по сравнению с липазой воздушно-сухих семян, не происходит.

Поведение липазы в семенах *Paeonia* отражено в табл. 10.

Таблица 10

Активность липазы в семенах *Paeonia*

(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

Исследуемый материал	Контрольные пробы	Опытные пробы			Примечание
		через трое суток	через 10 суток	через 2 месяца	
Воздушно-сухие семена <i>Paeonia anomala</i> . . .	8,8	8,8	7,7	7,7	Сохранявшиеся в течение 2 месяцев пробы были вполне доброкачественными
Набухшие семена <i>P. anomala</i>	7,7	8,8	8,8	6,6	
Незрелые семена <i>P. anomala</i>	7,7	7,7	7,7	7,7	
Незрелые семена <i>P. triternata</i>	7,7	7,7	7,7	7,7	
Незрелые семена смеси культурных сортов <i>Paeonia</i> (очень ранняя фаза развития) .	6,6	6,6	6,6	—	

Из табл. 10 видно, что в течение 2 месяцев липаза семян *Paeonia* не проявила никакой активности. Набухание семян не оказало стимулирующего действия на активность фермента.

Кроме определения активности липазы для семян в целом, была сделана попытка выяснить поведение фермента в эндосперме и в зародыше *Paeonia* отдельно. Определение было проведено как для зрелых, так и для незрелых семян. С этой целью из зрелых семян было выделено и взвешено на аналитических весах 30 зародышей. Вес их оказался равным 0,0041 г. Ткань эндоспермов была разделена на две фракции: часть, непосредственно прилегающую к полости семени, и основную, периферическую часть. Активность липазы определялась для этих двух фракций отдельно. Что касается незрелых семян, то выделить из них зародыши ввиду их крайне маленьких размеров и полужидкой консистенции не удалось. Поэтому для ориентировочного хотя бы определения активности зародыша от незрелых семян отрезали микропилярную часть, содержащую не только зародыш, но и прилегающие к нему непосредственно ткани эндосперма. Эндосперм, который в незрелом семени еще недоразвит и имеет маленький объем, здесь не дробили на две фракции, а брали в определение как единую ткань. Титрование производилось при помощи микробюретки. Результаты изложены в табл. 11.

Данные этой таблицы свидетельствуют о том, что эндосперм и зародыш *Paeonia*, как в зрелых, так и в незрелых семенах, с точки зрения липо-

литической активности ничем не отличаются друг от друга (если только допустить предположение, что липаза в зародышах *Paeonia* вообще содержится, так как, согласно вышеупомянутым литературным данным, липаза семян может быть сконцентрирована исключительно в эндосперме). Таким образом, как в эндосперме, так и в зародыше *Paeonia* липолитическая активность отсутствует.

Абсолютная кислотность зародыша, как видно из табл. 11, больше кислотности эндосперма.

Таблица 11

Активность липазы в зародыше и эндосперме *Paeonia*

(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

Исследуемый материал	Контрольные пробы	Опытные пробы через 7—8 дней
Зародыши зрелых семян . .	0,11	0,11
Эндоспермы зрелых семян:		
1-я фракция	0,016	0,012
2-я фракция	0,017	0,016
Микропилярная часть незрелых семян, содержащая зародыш	0,044	0,033
Эндоспермы незрелых семян	0,044	0,044

Данные, приведенные в двух предыдущих таблицах, указывают на полное отсутствие активной липазы в семенах *Paeonia*. В связи с этим возникло предположение, что в этих семенах, возможно, содержатся вещества, тормозящие деятельность липолитических ферментов. Для проверки этого предположения было решено испытать, какое влияние будет оказывать паста из растертых семян *Paeonia* на активность рициновой липазы, которая была экстрагирована из семян *Ricinus* по методу Иванова (1935). Параллельно были испробованы и другие комбинации, а именно влияние на рициновую липазу такой же пасты из семян *Delphinium* и из семян *Ricinus*. В качестве контроля служило чистое касторовое масло, в которое добавлялся в соответственном количестве препарат липазы.

Пасты из растертых семян с касторовым маслом были приготовлены в соответствии с методикой Вальдшмидт-Лейтца, как и для описанных выше определений активности липазы семян *Paeonia*, *Delphinium* и *Ricinus* (2 г растертых вместе с кожурой семян + 20 г касторового масла). К полученным таким образом для каждого вида семян 22 г пасты было добавлено по 2 г экстракта рициновой липазы. Необходимая для появления липолитической активности вода добавлялась к пробам в следующем количестве: для первой серии опытов 2—3 капли, а для второй — 5 мл. Такая большая доза воды была применена для более яркого выявления поведения рициновой липазы в чуждой ей обстановке — в смеси с растертыми семенами других видов растений: липаза обычно проявляет интенсивную гидролитическую активность только в смесях с высоким содержанием воды, тогда как при недостатке воды она направляет свое действие в синтетическую сторону (Иванов, 1935).

Чтобы дать ферменту достаточно времени для проявления активности, все приготовленные пасты после контрольного титрования были оставлены стоять на довольно длительный срок: первая серия опытных проб (с небольшим количеством воды) была оттитрована через месяц, а вторая (с повышенным количеством воды) — через две недели. Параллельно для дополнительного контроля было повторено определение активности липазы семян *Raeonia* и *Delphinium* без добавления экстракта рициновой липазы¹ (табл. 12).

Таблица 12

Влияние семян *Raeonia* и *Delphinium* на активность рициновой липазы
(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

А. Первая серия опытов

Исследуемый материал	Контрольные пробы	Опытные пробы через месяц
Касторовое масло + экстракт липазы	4,70	7,10
Паста из семян <i>Raeonia</i> + экстракт липазы . .	6,25	15,00
Паста из семян <i>Delphinium</i> + экстракт липазы	10,00	18,75
Паста из семян <i>Raeonia</i> без экстракта липазы .	7,77	6,66
Паста из семян <i>Delphinium</i> без экстракта липазы	7,77	9,99

Б. Вторая серия опытов

Исследуемый материал	Контрольные пробы	Опытные пробы через 2 недели
Касторовое масло + экстракт липазы	5,90	31,86
Паста из семян <i>Raeonia</i> + экстракт липазы . .	7,50	40,00
Паста из семян <i>Ricinus</i> + экстракт липазы . .	15,00	108,75
Паста из семян <i>Ricinus</i> без экстракта липазы .	8,88	68,88
Паста из семян <i>Raeonia</i> без экстракта липазы .	7,77	6,66

Как видно из табл. 12, А и Б, повышенное количество воды способствует более энергичной деятельности липазы во всех вариантах опыта.

Из приведенных данных следует, что вещества, содержащиеся в семенах *Raeonia*, не оказывают тормозящего действия на активность рициновой липазы; липаза проявляет в смеси с пастой из семян *Raeonia* даже более энергичную деятельность. В связи с этим следует упомянуть о существующем в литературе указании (Wehmer, 1931), что в семенах *Ricinus*, помимо липазы, содержится еще другой, водорастворимый фермент, ускоряющий расщепление жиров.

¹ Необходимость такого контроля была вызвана тем, что и эти и предыдущие определения велись не в стандартных температурных условиях, а при комнатной температуре. Данные всех предыдущих таблиц были получены летом, тогда как данные табл. 12 — поздней осенью, при более низкой температуре, чем и объясняется пониженная активность липазы в пасте *Delphinium*.

В дополнение к изложенным опытам была сделана попытка выяснить взаимовлияние липолитических ферментов различных семян. Для этой цели были смешаны в равных пропорциях: паста из семян *Raeonia* + паста из семян *Delphinium* и паста из семян *Raeonia* + паста из семян *Ricinus*. Определение активности липазы для первой смеси было включено в первую серию опытов, т. е. проводилось с добавлением небольшого количества воды. Определение активности липазы в пасте *Raeonia* + *Ricinus* производилось с добавлением 5 мл воды, т. е. в условиях второй серии опытов (табл. 13).

Таблица 13

Взаимовлияние липолитических ферментов семян *Raeonia*, *Delphinium* и *Ricinus*
(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

Исследуемый материал	Контрольные пробы	Опытные пробы
Смесь пасты из семян <i>Raeonia</i> с пастой из семян <i>Delphinium</i>	5,55	14,44
Смесь пасты из семян <i>Raeonia</i> с пастой из семян <i>Ricinus</i>	8,88	88,88

Таким образом, в обоих вариантах опыта, приведенных в табл. 13, присутствие пасты *Raeonia* не послужило препятствием к проявлению реагирующей смесью высокой липолитической активности. При этом в комбинации *Raeonia* + *Delphinium* полученная цифра оказалась значительно выше, чем для чистой пасты *Delphinium* (ср. с табл. 12, А). В комбинации же *Raeonia* + *Ricinus* увеличение кислотности оказалось настолько большим, что превысило цифры, полученные для всех испытанных проб, за исключением пасты из семян *Ricinus* + рициновая липаза (табл. 12, Б).

Данные только что приведенной таблицы еще раз подтверждают предположение, что семена *Raeonia* не содержат веществ, способных затормаживать активность липазы, по крайней мере, липазы других семян. С другой стороны, полученные данные указывают на то, что смешивание паст разных семян, приводящее к совмещению физиологических факторов, присущих семенам разных растений, может каким-то образом вести к активированию их липолитических ферментов. Этот вопрос нуждается в более детальном исследовании.

Таким образом, опыты по исследованию поведения липазы в семенах *Raeonia* не обнаружили в них ни следа активности этого фермента; вместе с тем не удалось констатировать и присутствия в семенах пионов каких-либо веществ, тормозящих деятельность липазы. Такие результаты заставляют предполагать полное отсутствие или, по крайней мере, крайнюю дефицитность в зрелых семенах пионов активной липазы. В таком случае пришлось бы допустить, что активная липаза, являющаяся одним из важных факторов прорастания, в естественных условиях возникает в зрелых семенах пионов лишь после длительного пребывания их в набухшем состоянии.

Однако дальнейший ход работы показал, что это не так. После проведенных опытов в лаборатории продолжала сохраняться паста, приго-

товленная летом из воздушно-сухих, а также из набухших семян пионов. По истечении полугодия этот материал все еще оставался вполне доброкачественным: паста была прозрачной и не обнаруживала ни малейших признаков повреждения микроорганизмами. Эта паста была подвергнута титрованию, причем были получены следующие результаты (табл. 14).

Таблица 14

Активность липазы воздушно-сухих и намоченных семян *Raeonia anemala* по истечении полугодичного срока хранения опытных проб
(в мл 0,01 н. NaOH, рассчитанного на 1 г воздушно-сухих семян)

Исходное состояние семян	Контрольные пробы	Опытные пробы через 6 месяцев
Воздушно-сухие семена . . .	7,77	15,55
Набухшие семена	7,77	20,00

Таким образом, через весьма длительный срок липаза семян *Raeonia* все же проявила активность, которая выразилась для сухих семян в увеличении кислотности смеси на 100%, а для намоченных семян — на 157%.

Совершенно очевидно, что липаза, проявившая так поздно свою активность, присутствовала и раньше в зрелых семенах *Raeonia*; она не могла, конечно, образоваться заново в разрушенных при приготовлении проб тканях. Но активность фермента так низка (или так мало его количество), что и через 2 месяца (см. табл. 10) она не в состоянии обеспечить хотя бы малейший сдвиг в кислотности титруемого материала в сторону понижения pH. К сожалению, не удалось проверить состояние материала через 3 месяца после приготовления пасты, т. е. через тот срок, по истечении которого начинается прорастание семян. Возможно, что начало проявления активности липазы и в условиях опыта совпало бы с этим моментом. Так или иначе, приходится констатировать, что липаза семян пионов работает гораздо медленнее, чем липолитические ферменты хорошо прорастающих видов *Delphinium* и *Ricinus*.

ОБЗОР ПОЛУЧЕННЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ДАННЫХ. ВЛИЯНИЕ ОБНАРУЖЕННЫХ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ СЕМЯН НА ИХ ПРОРАСТАНИЕ

Физиологические наблюдения, проведенные на фоне анатомических исследований, дают возможность представить себе ряд деталей физиологии семян, деталей, выясняющих роль и значение отдельных тканей семени в тех или других физиологических процессах, а также функциональные взаимоотношения между этими тканями.

Ниже в кратком, обобщенном виде излагаются результаты проведенной работы.

Семена всех трех исследованных видов содержат в качестве высокомолекулярных запасных материалов белки и жиры. Гистохимическая методика дает возможность заметить некоторые различия между ними в этом отношении: судя по интенсивности окраски, семена *Ricinus* наиболее богаты запасными белками и жирами, семена *Raeonia* наиболее бедны ими. Семена *Delphinium*, занимая промежуточное положение, все же значи-

тельно ближе по содержанию этих веществ к семенам *Raeonia*, чем *Ricinus*. Имеющиеся в литературе количественные данные подтверждают эти наблюдения.

Интересной деталью является повышенная концентрация белков в периферической зоне зрелого эндосперма *Raeonia*, соответствующей по своему положению алейроновому слою злаков.

Зрелый эндосперм *Raeonia*, *Delphinium* и *Ricinus*, помимо жиров и белков, содержит в довольно большом количестве аминокислоты и сахара. Кроме того, в незначительном количестве там обнаруживаются неорганический фосфор, а также сульфгидрильные соединения и гетероауксин. Любопытно, что гетероауксин, который, по имеющимся данным, связан в семенах пшеницы с белками и содержится в максимальном количестве в алейроновом слое, дает и в алейроновом слое пионов более интенсивную реакцию, чем в остальной массе эндосперма. Аскорбиновая кислота в зрелом эндосперме *Delphinium* представлена обильно, тогда как в эндосперме *Raeonia* наблюдаются лишь ничтожные следы этой кислоты; в эндосперме *Ricinus* она совсем отсутствует.

Зародыши *Raeonia*, *Delphinium* и *Ricinus*, помимо жиров и белков, содержат сахара, аминокислоты, сульфгидрильные группы, гетероауксин, а также небольшое количество неорганического фосфора. Кроме того, в зародыше *Delphinium* сконцентрировано довольно значительное количество аскорбиновой кислоты, которой нет у *Raeonia* и *Ricinus*.

Корешок зародыша является тем органом его, который наиболее обильно снабжен сахарами, аминокислотами, неорганическим фосфором, сульфгидрильными соединениями, аскорбиновой кислотой (у *Delphinium* и гетероауксином), а также ферментами — пероксидазой и протеазами. Большинство перечисленных веществ чрезвычайно наглядно обнаруживается в корешке зародыша *Ricinus*. Корешок особенно богат всеми этими жизненно необходимыми для растения веществами в связи с тем, что он, по видимому, первым приступает к активному образу жизни — к росту и делению клеток при прорастании.

Тенденция к преимущественному снабжению корешка необходимыми для роста и развития материалами проявляется и тогда, когда сам корешок этих веществ не содержит или содержит их в недостаточном количестве. В таком случае многие из них открываются в ослизненной зоне эндосперма, прилегающей к корешку. Гистохимические реакции выявляют повышенную концентрацию этих веществ в указанной зоне (аскорбиновая кислота у *Delphinium*, неорганический фосфор, гетероауксин, сульфгидрильные группы и протеазы у *Raeonia*).

Полость в семенах *Raeonia* представляет собой просвет зародышевого мешка, не заполненный клетками эндосперма. В период развития семени в нем скапливается жидкость, содержащая питательные вещества, поступающие из материнского растения. В этой жидкости найдены редуцирующие сахара, аминокислоты, большое количество неорганического фосфора, аскорбиновая кислота, гетероауксин (из других веществ, обнаруженных в самом семени, в этой жидкости отсутствуют соединения, содержащие сульфгидрильные группы, а также пероксидаза). Питательные вещества полости усваиваются растущим эндоспермом и зародышем. По мере созревания семян жидкость из полости исчезает, но часть веществ, растворенных в ней, сохраняется в форме осадка, впитываясь в ткань, выстилающую полость. При набухании семени эти вещества, очевидно, снова переходят в раствор и усваиваются прорастающим зародышем.

Центральная зона эндосперма *Delphinium*, соответствующая по своему положению в семени полости пионов, заполнена клетками, отличающимися по своему строению от остальной ткани эндосперма (более тонкие оболочки, меньшее количество запасных жиров). В незрелых семенах продольно вытянутые клетки этой полости служат транспортным руслом, по которому из халазы в глубь семени передаются питательные вещества, что сближает эту зону эндосперма *Delphinium* в функциональном отношении с полостью пионов. В центральной зоне эндосперма *Delphinium* обнаружено повышенное, сравнительно с остальными тканями, количество аминокислот, гетероауксина, протеаз. Ток аскорбиновой кислоты, идущий из халазы, также проходит через эту зону. Наоборот, сахара обнаруживаются здесь в пониженном количестве или совсем не обнаруживаются; очевидно, они передаются из халазы непосредственно в нуцеллус.

Гистохимические картины дают наглядное представление о движении изучаемых веществ из материнского растения в семя и из одной ткани семени в другую. В частности, присутствие в проводящем пучке семени *Delphinium* значительных количеств аскорбиновой кислоты и соединений, содержащих сульфгидрильные группы, свидетельствует о том, что эти вещества не образуются внутри самого семени, а доставляются к нему извне. У *Raeonia* сульфгидрильные группы в полостной жидкости не обнаруживаются, но в большом количестве содержатся в нуцеллусе, из которого усваиваются эндоспермом. Это соображение подтверждается тем, что внутренняя зона нуцеллуса, как видно из схематического рис. 18 (1, а), опустошена относительно сульфгидрильных групп, тогда как в эндосперме они скапливаются в его поверхностном слое — как раз в непосредственном соседстве с нуцеллусом.

Отсутствие ясно выраженной фиолетовой окраски нуцеллуса незрелых семян *Raeonia* при биуретовой пробе указывает на то, что, во-первых, количество белков в этой питательной ткани невелико (так как она не содержит запасных протеинов) и что, во-вторых, наличные белки здесь подвергаются гидролизу, превращаясь в усвояемые для эндосперма низкомолекулярные соединения. Высокая концентрация неорганического фосфора в жидкости, заполняющей полость пионов, при сопоставлении с бледной и нехарактерной реакцией тканей семени говорит за то, что фосфаты, притекающие из растения, весьма быстро утилизируются клетками на построение органических фосфорсодержащих соединений. На это же указывает и слабая реакция на сахара в тканях молодого семени *Raeonia*: жидкость из полости и внутренний слой клеток эндосперма содержат в это время очень большое количество сахаров, и бледная окраска остальных тканей в условиях реакции является доказательством быстрого их усвоения и переработки. То же самое относится и к семенам *Delphinium*.

Количественные колебания в содержании отдельных веществ во времени — в течение хода развития семени — также в значительной степени выясняются при помощи гистохимических реакций. Этим методом удается наблюдать увеличение запасных белков в семенах по мере их созревания, а также заметить, что процесс постепенного накопления жира в эндосперме и зародыше у *Delphinium* идет более быстрым темпом, чем у *Raeonia*. Следует напомнить, что большей быстроте синтеза жиров у *Delphinium* соответствует и большая быстрота их гидролиза, связанная с более высокой гидролитической активностью липазы *Delphinium*.

Что касается крахмала, то из всех исследованных случаев он присутствует только в незрелых семенах *Raeonia*, где он в большом количестве скапливается в нуцеллусе, являясь основным запасным веществом этой

временной питательной ткани. В зрелых семенах *Raeonia* (а также *Delphinium* и *Ricinus*) крахмал не содержится.

Гистохимическая картина динамики сахаров и аминокислот в семенах *Raeonia* и *Delphinium* кажется несколько парадоксальной: зрелые семена дают более яркую реакцию, чем молодые, формирующиеся семена. Однако высокая концентрация сахаров и аминокислот в полостной жидкости *Raeonia*, указывающая на обильный приток этих веществ из растения, дает возможность объяснить эти явления, как уже было указано выше, быстрым использованием их на энергетические и строительные нужды именно в молодых, растущих семенах. Подобными же соображениями может быть объяснена, повидимому, и более яркая реакция в зрелых семенах на неорганический фосфор.

Что касается аскорбиновой кислоты, то семена и *Raeonia* и *Delphinium* проявляют одну и ту же тенденцию, свойственную всем семенам вообще, именно тенденцию к снижению содержания аскорбиновой кислоты по мере развития и созревания. Однако исчезновение аскорбиновой кислоты из зрелых семян у пионов и особенно у дельфиниумов, в противоположность семенам громадного большинства растений, не является полным. Эту своеобразную черту метаболизма аскорбиновой кислоты у изучаемых *Ranunculaceae*, может быть, следовало бы рассматривать как проявление известной примитивности физиологии этих растений: высокая лабильность аскорбиновой кислоты делает, повидимому, ненужным присутствие ее в покоящихся семенах, вследствие чего здесь и происходит временное связывание или переход ее в форму каких-то других соединений. Поэтому наличие аскорбиновой кислоты в зрелых семенах может с известным правом рассматриваться как результат некоторого физиологического несовершенства.

Физиологическая роль аскорбиновой кислоты в семенах не выяснена, но усиленный приток ее в семена на ранних фазах роста и постепенное исчезновение по мере созревания подсказывают два весьма вероятных предположения: или аскорбиновая кислота каким-то образом участвует в дыхании семян, наиболее энергичном, как правило, именно в начальный период их развития, или она выполняет здесь функции стимулятора роста.

Обилие сульфгидрильных соединений, отмечаемое на ранних фазах развития семян *Raeonia* и *Delphinium*, также может быть предположительно истолковано в том смысле, что SH-группы являются компонентами дыхательной системы семян; молодым, быстро растущим органам свойственна высокая энергия окислительных процессов, и едва ли можно предполагать, что интенсивная реакция на сульфгидрильные группы служит здесь признаком низкого окислительно-восстановительного потенциала.

Можно допустить, наконец, что аскорбиновая кислота и сульфгидрильные соединения, как вещества, обладающие высокой окислительно-восстановительной лабильностью, участвуют в усилении энзиматической активности семян, стимулируя некоторые реакции пластического обмена.

Окидывая взглядом представленную здесь картину распределения и движения в семенах пластических, минеральных и физиологически активных веществ, мы вынуждены признать, что между семенами *Raeonia*, с одной стороны, и семенами *Delphinium* и *Ricinus* — с другой, нет в этом отношении таких различий, которые могли бы удовлетворительно объяснить затрудненное прорастание пионов. Во всех трех видах семян встречаются все подвергнутые здесь исследованию вещества, причем динамика их в процессе развития семени у *Raeonia* и *Delphinium* в общих чертах

одинакова. Некоторые различия в деталях поведения этих веществ в тканях семени (например, отсутствие сахаров в центральной зоне эндосперма *Delphinium* при наличии большого количества их в полости Раеониа или отсутствие в этой полости SH-групп при наличии их в центральной зоне эндосперма *Delphinium*) едва ли могут быть связаны с темпами прорастания, которыми эти семена резко отличаются друг от друга.

Одна только особенность семян Раеониа по сравнению с семенами *Delphinium* и особенно *Ricinus* может быть истолкована в качестве фактора, влияющего на прорастание, а именно низкая процентная концентрация основных питательных веществ: белков и жиров. Учитывая миниатюрность зародышей пионов и относительно огромные размеры их эндосперма (неговоря уже про вялую ферментативную активность, о которой речь будет ниже), легко представить себе, что сравнительно низкая общая калорийность предоставленной в распоряжение зародыша пищи может оказать на ход прорастания тормозящее влияние. Это в особенности относится к фосфорсодержащим белкам, играющим важную роль в процессе роста и деления клеток (Кедровский, 1942).

Обзор данных, касающихся ферментативной деятельности изучаемых семян, приближает нас к уяснению причины трудного прорастания семян пионов: эта причина заключается в чрезвычайно низкой активности (или в недостаточном количестве) их ферментов.

Начнем с пероксидазы. Пионы и дельфиниумы принадлежат к группе «оксидазных» растений (Благовещенский, 1934; Деятини, 1944; Дубровицкая, Кренке, 1950) — биохимическими определениями не улавливается присутствие в них пероксидазы. Равным образом, как об этом уже упоминалось выше, не обнаружена пероксидаза и в семенах *Ricinus* (Wehmer, 1931). Между тем гистохимическая реакция открывает в этих семенах присутствие пероксидазы. При этом оказывается, что количество фермента относительно всей массы семени здесь столь минимально, что, естественно, не может быть выявлено посредством биохимической методики. Тем не менее, вполне вероятно, что физиологическая значимость этих ничтожно малых запасов пероксидазы очень велика. В пользу этого говорит, с одной стороны, высокая активность пероксидазы, нормально обнаруживаемая в проростках на первых этапах их жизни, а с другой стороны — сама локализация этого фермента: в молодых, растущих семенах Раеониа и *Delphinium* пероксидаза сосредоточена главным образом в эндосперме — наиболее интенсивно растущем органе семени. В зрелых семенах она локализована у *Delphinium* и *Ricinus* в зародыше, т. е., по видимому, имеет какое-то близкое отношение к начальным этапам прорастания. В литературе имеются указания на совпадение между всхожестью семян и активностью их пероксидазы, причем в последнее время делаются попытки использовать это совпадение для разработки метода определения всхожести (Brücher, 1948).

Если достаточное содержание в зародыше пероксидазы является необходимым условием прорастания, то семена Раеониа невыгодно отличаются в этом отношении от семян *Delphinium* и *Ricinus*, так как зародыш Раеониа или совсем не содержит пероксидазы или содержит ее в ничтожно малых, почти неуловимых количествах. Очень бедный наличный запас пероксидазы в пионах сосредоточен в микропилярной части эндосперма, в непосредственном соседстве с зародышем. Таким образом, зародыш Раеониа, приступая к прорастанию, должен или заново создавать себе необходимое количество фермента или усваивать пероксидазу из окружающих клеток эндосперма. Затрата времени на осуществление этих процес-

сов, безусловно, может служить одной из причин, затягивающих начало прорастания.

Гистохимическое исследование поведения протеаз с достаточной четкостью выявило значительно большую активность протеолитических ферментов у хорошо всходящих семян *Ricinus* и *Delphinium* по сравнению с семенами Раеониа. При этом у всех трех видов наиболее быстро реагирующим на нингидрин участком эндосперма оказалась зона, расположенная по соседству с зародышем. Однако семена *Ricinus*, обладающие по сравнению с *Delphinium* и Раеониа наиболее высокой энергией прорастания, выгодно отличаются от них тем, что содержат высокоактивные протеазы, в противоположность Раеониа, в корешке самого зародыша, а не только в окружающих его тканях. Все приведенные наблюдения говорят в пользу того, что низкая активность протеаз, а отчасти их менее благоприятная локализация являются факторами, затрудняющими прорастание пионов.

Определения активности липазы, проведенные макрометодом, также подтверждают предположение относительно тесной связи между всхожестью изучаемых семян и степенью активности их ферментов. За это говорит и совпадение хорошей всхожести семян *Ricinus* с высокой активностью их липазы, и присутствие более активного фермента в семенах того сорта *Delphinium*, который отличается лучшей всхожестью, и, наконец, чрезвычайно медлительная работа липазы в медленно прорастающих семенах пионов. Тормозящих липазу веществ в семенах Раеониа обнаружено не было. То обстоятельство, что при смешивании паст Раеониа и *Delphinium* титруемая кислотность смеси возросла на 160% (см. табл. 13), тогда как при тех же условиях кислотность чистой пасты *Delphinium* увеличилась лишь на 45% (табл. 12, А), скорее может служить основанием для предположения относительно недостатка у пионов каких-то веществ, благоприятствующих интенсивному проявлению липолитической активности, веществ, которые были привнесены в смесь с семенами *Delphinium*.

ВЫВОДЫ

1. Семенная кожура Раеониа, хорошо пропускающая воду, не является причиной затрудненного прорастания семян: нарушение целостности семенной кожуры или удаление ее не только не может ускорить прорастание, но, наоборот, приводит к гибели растения, так как семядоли пионов, в связи с их своеобразной биологией, лишены достаточно развитых покровных тканей.
2. Твердая консистенция эндосперма не препятствует набуханию семян и, следовательно, также не может считаться фактором, замедляющим прорастание.
3. Зародыш Раеониа сравнительно хорошо дифференцирован, но величина его весьма мала относительно размеров эндосперма. А так как он лишен каких бы то ни было специфических приспособлений, которые помогали бы ему (как это наблюдается у многих однодольных) быстро усваивать огромное количество находящегося вне его питательного материала, то это соотношение размеров зародыша и эндосперма должно быть признано одной из причин, препятствующих быстрому прорастанию.
4. Насколько можно по гистохимическим реакциям судить о содержании, локализации и динамике в тканях семян сахаров, аминокислот, неорганического фосфора, аскорбиновой кислоты, сульфгидрильных групп и гетероауксина, — между семенами Раеониа, с одной стороны, и семенами *Delphinium* и *Ricinus* — с другой, не наблюдается в этом отношении

таких различий, которые могли бы объяснить медленное прорастание пионов по сравнению с *Delphinium* и *Ricinus*.

5. Низкое по сравнению с рядом других семян процентное содержание важнейших питательных веществ (белков и жира) в эндосперме *Raeonia* является одним из факторов, замедляющих развитие зародыша и тем самым затягивающих прорастание.

6. Основной причиной медленного прорастания семян является их энзиматическая недостаточность: отсутствие пероксидазы в зародыше и чрезвычайно низкая активность протеаз и липазы (а также, возможно, и других ферментов) являются главными предпосылками, которые, в комплексе с другими факторами второстепенного значения, обуславливают затяжной характер процесса прорастания пионов. Тормозящих липазу веществ семена пионов не содержат.

Исследование вопроса о причинах затрудненного прорастания продолжается.

ЛИТЕРАТУРА

- Бах А. Н., Опарин А. И. Образование ферментов в прорастающих зернах.— «Сб. избр. тр. акад. А. Н. Баха», 1937.
- Благовещенский А. В. Биохимия растений. Госхимтехиздат, 1934.
- Благовещенский А. В. Новые перспективы сравнительной физиологии процессов синтеза у растений.— «Сб. раб. по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева». Изд. АН СССР, 1941.
- Буклин В. Н. Витамины. Пищепромиздат, 1941.
- Девятин В. А. К вопросу о закономерности в распределении аскорбиновой кислоты в растительном мире.— «III Всесоюзн. витам. конф.». Тезисы докл. и сообщ., 1944.
- Дубровицкая Н. И., Кренке А. Н. Размножение пионов стеблевыми черенками.— «Бюлл. Главн. бот. сада», 1950, № 5.
- Иванов С. Л. Учение о растительных маслах, 1935.
- Калинин Ф. Л. Некоторые закономерности развития зародыша редьки *Raphanus sativus* на материнском растении.— «Докл. АН СССР», 1950, т. LXXI, № 5.
- Кедровский Б. В. Нуклеиновые кислоты клеточной протоплазмы, их значение для роста и развития и их роль в заживлении ран.— «Усп. совр. биол.», 1942, т. XV, вып. 3.
- Кузнецова-Зарудная Т. И. Динамика превращения витамина С у гороха и роль света в образовании витамина С.— «Проблема витаминов», сб. второй, 1937.
- Лемани Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. Сельхозгиз, 1936.
- Лысенко Т. Д. О положении в биологической науке. Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ, 1948.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. 1948.
- Мичурин И. В. Сочинения. Т. I, 1948.
- Молотковский Г. Х., Вологовская Н. И. Активирование липазы некоторыми стимуляторами роста.— «Докл. АН СССР», 1950, т. LXX, № 1.
- Нассонов В. А. Анатомическое строение масличных семян. Пищепромиздат, 1940.
- Поволоцкая К. Л. Витамин С в прорастающих семенах.— «Проблема витаминов», сб. второй, 1937.
- Родионов В. М. Синтез алифатических аминокислот и их важнейшие превращения.— «Изв. АН СССР», 1945, № 3.
- Рона П. Практикум по физиологической химии. Научное химико-техн. изд. НТУ ВСНХ СССР, 1930.
- Рубин Б. А., Страцицкий К. Н. К вопросу о биологической роли витамина С в растении.— «Биохимия», 1936, т. I, вып. 3.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В. О значении окислительно-восстановительных процессов для направленности действия инвертазы в растительной клетке.— «Докл. АН СССР», 1940, т. XXVII, № 1.
- Тимирязев К. А. Дарвинизм и селекция. 1937.
- Ярцева Н. Г. О биотине.— «Успехи химии», 1946, т. 15, вып. 2.
- Wgüschner H. Eine Schnellmethode zur Bestimmung der Keimfähigkeit der Samen.— «Physiologia plantarum», 1948, Bd. I, Fasc. 4.

- Giroud A. et Buillard H. Les substances à fonction sulfhydryle dans l'épiderme.— «Arch. d'anatomie microscopique», 1935, t. 31.
- Giroud A. L'acide ascorbique dans la cellule et les tissus.— «Protoplasma Monographien», Berlin, 1938.
- Hirsch W. Untersuchungen über die Frage, welche Einrichtungen bestehen behufs Überführung der im Speichergewebe der Samen niedergelegten Reservestoffe in dem Embryo bei der Keimung.— «Diss. Erlangen. Ausg.», Berlin, 1890.
- Klein G. Handbuch der Pflanzenanalyse. 1933, Bd. 4, Hefte I, III.
- Melin E. and Norkrans B. Amino-acids and growth of *Lacterius deliciosus* (L.) Fr.— «Physiologia plantarum», 1948, vol. I, fasc. 2.
- Molisch H. Mikrochemie der Pflanze. III Aufl. Jena, 1923.
- Netolitzky F. Anatomie der Angiospermensamen.— «Handbuch der Pflanzenanatomie», под ред. Linsbauer'a. 1926, Bd. X.
- Sterckx R. Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées.— «Mémoires de la société Royale des sciences de Liège», III Série, 1900, t. II.
- Stiles I. E. Relation of water to the germination of corn and cotton seeds.— «Plant physiology», 1948, vol. 23, № 2.
- Vanderlinde E. Recherches microchimiques sur la présence des alcaloides et des glycosides dans la famille des Renonculacées.— «Recueil de l'Institut botanique», 1902, t. V.
- Wehmer C. Die Pflanzenstoffe.— 2-e Aufl., Bd. 2, Jena, Fischer, 1931.
- Wiesner I. Die Rohstoffe des Pflanzenreichs. 4-e Aufl., 1927.

О КАЧЕСТВЕ ФЕРМЕНТОВ ЛИСТЬЕВ

Е. В. КОЛОБКОВА, Н. А. КУДРЯШЕВА

Обмен веществ у растений тесно связан с высотой энергетического уровня, на котором протекают ферментные реакции.

Определение энергетического уровня отдельных ферментов Благовещенский (1939) предлагает производить путем измерения способности ферментов снижать энергию активации катализируемых ими реакций. Хотя в таких случаях и невозможно получить абсолютные величины, так как неизвестны энергии активации реакций, протекающих в живых организмах, но все же можно иметь сравнительные данные для ферментов различного происхождения, катализирующих одну и ту же реакцию.

Известно, что роль катализатора той или иной реакции состоит в уменьшении количества тепловой энергии, необходимой для осуществления реакции, т. е. в снижении энергии активации этой реакции. Это снижение энергии активации выражается уменьшением значений коэффициента μ в уравнении Аррениуса:

$$\mu = R \ln \frac{K_2}{K_1} \cdot \frac{T_1 \cdot T_2}{T_2 - T_1},$$

где R — газовая константа уравнения Клапейрона, равная 1,986 г-кал, T_1 — более низкая абсолютная температура и T_2 — более высокая абсолютная температура реакции, K_1 — константа скорости мономолекулярной реакции при низшей температуре и K_2 — константа скорости реакции при высшей температуре.

Константа скорости мономолекулярной реакции выражается следующим уравнением:

$$K = \frac{1}{t} \ln \frac{a}{a-x},$$

где t — время в секундах, a — полное количество субстрата, разлагаемое ферментом к концу реакции, x — количество субстрата, разложенное за время t .

Для осуществления одной и той же реакции различные катализаторы требуют различных количеств энергии извне. Катализаторы, требующие меньших количеств энергии извне, качественно выше катализаторов, требующих больших количеств энергии.

Ферменты — активные белки протоплазмы, являющиеся органическими катализаторами, обладают способностью снижать энергию активации значительно сильнее, чем неорганические катализаторы. Известно, что ферментные реакции энергично протекают при 20—35° С, в то время как тот же эффект с неорганическими катализаторами может быть достигнут лишь при значительно более высокой температуре и в более длительный срок. Например, тростниковый сахар расщепляется инвертазой очень быстро на холоде, в то время как соляной кислотой — только при нагре-

вании. Благодаря этой способности ферментов снижать энергию активации, катализируемые ими реакции могут протекать с меньшей затратой энергии, получаемой извне и необходимой для перехода молекул в активное состояние.

Работами ряда авторов было показано, что ферменты одного наименования, но различного происхождения обладают различной способностью снижать энергию активации катализируемых ими реакций, т. е. обнаруживают качественные различия. Качество ферментов Благовещенский (1936) выражает температурным коэффициентом Вант-Гоффа $Q_{10} = \frac{K_2}{K_1}$ (где K_1 и K_2 — константы скорости мономолекулярной реакции соответственно при более низкой и более высокой температуре) и коэффициентом Аррениуса μ . Температурный интервал берется обычно равным 10°.

Благовещенский (1936, 1937) показал, что качество катализаторов листьев растений (так же как и качество катализаторов крови и тканевых протеиназ животных), относящихся к различным систематическим группам, имеет большие различия. У представителей сем. Leguminosae, филогенетически молодого, порядок величины Q_{10} значительно ниже, чем у представителей филогенетически старых форм. Например, у *Robinia pseudacacia* $Q_{10} = 1,34$, а у *Magnolia grandiflora* $Q_{10} = 2,21$.

Подобные же данные были получены Страчицким (1938) для инвертаз различного происхождения. Так, Q_{10} для инвертазы дрожжей в интервале 20—30° равняется 1,66, тогда как для энзима из пшеницы он достигает величины 1,92.

Для реакции гидролиза крахмала амилазой поджелудочной железы, по данным Кенделя и Шермана (Kendall and Sherman, 1910) μ было равно 12 700 г-кал, а для той же реакции, но катализируемой амилазой солода, Люерс и Васмунд (Lüers, Wasmund, 1921—1922) нашли $\mu = 9700$ г-кал.

Работами Благовещенского, Кониковой и Вадовой (1938), Цепковой и Благовещенского (1945), Семихатовой и Благовещенского (1945) было показано, что качество ферментов, выражаемое коэффициентами Q_{10} и μ , не остается постоянным в течение жизни организма, но снижается по мере его старения. Снижение качества ферментов, отражаясь на характере катализируемых ими реакций, понижает энергетический уровень организма, что и сказывается на обмене веществ.

Синтез белковой молекулы, относящийся к эндотермическим реакциям обмена веществ у растений, требует больших количеств энергии, которая может быть получена от окислительно-восстановительных процессов, протекающих в растении. Снижение энергии активации синтеза белковой молекулы осуществляется протеолитическими ферментами. При низком качестве ферментов происходит незначительное снижение энергии активации, поэтому необходим большой приток внешней энергии как для преодоления активационного порога, так и для осуществления эндотермической реакции синтеза. Создаются условия, затрудняющие синтез белковых веществ, вследствие чего получают преобладание экзотермические процессы, ведущие в ряде растений к образованию продуктов специализированного обмена типа алкалоидов, циклических терпенов, каучука и т. п.

Такое увеличивающееся с возрастом накопление продуктов специализированного обмена, в частности алкалоидов, было показано еще работами Кревса (1916), наблюдавшего накопление никотина в листьях табака. Смирнов (1933) проследил в течение трех месяцев накопление никотинового азота в табаке и нашел, что непрерывно возрастающее количество никотинового азота сопровождается падением белкового азота.

Увеличение содержания каучука в зависимости от возраста растения было отмечено в 1935 г. Прокофьев в своей монографии «Локализация, образование и состояние каучука в растениях» (1948) подчеркивает, что в молодых тканях преобладает синтез низкомолекулярных восстановленных соединений; по мере старения тканей усиливается синтез каучука и уменьшается синтез низкомолекулярных терпенов.

Такое накопление стойких продуктов специализированного обмена, очевидно, связано с понижением энергетического уровня организма, с понижением качества его ферментов, с изменением температурных коэффициентов Q_{10} и μ .

Было интересно проследить изменение этих показателей для протеиназы и каталазы листьев различных растений в разные фазы вегетации и установить зависимость качества ферментов от индивидуального развития растения.

Работа проводилась нами летом 1949 г. в горах Тянь-Шаня, в районе заповедника Аксу-Джебоглы в полевых условиях. Были прослежены изменения температурных коэффициентов Q_{10} и μ для протеиназы и каталазы листьев, а также содержание общего азота и азота свободных аминных групп в фазы цветения и плодоношения у различных представителей семейств Leguminosae и Ranunculaceae.

Методика определения протеиназ была следующая. 2,5 г листьев (средняя проба) растирали в ступке с 2,5 мл ацетатного буфера (рН = 5,1). Для активирования фермента к полученной болтушке прибавляли сернистый натр с таким расчетом, чтобы его конечная концентрация была 0,1%, и смесь оставляли при комнатной температуре на 1 час. Таким образом готовились две параллельные пробы. Затем из каждой колбы пипеткой брали три пробы по 10 мл и переносили в толстостенные пробирки на 50 мл. В каждую пробирку прибавляли по 5 мл раствора желатинзы, приготовленной на ацетатном буфере рН = 5,1 (2,4 г желатинзы на 100 мл буфера).

Таким образом, концентрация желатинзы в опытном растворе была равна 0,8%. Две пробы ставили при температуре 13°, две другие при 23°, а оставшиеся пробы немедленно исследовались как контрольные. Аминный азот определялся по методу Попа и Стивенса (Pope, Stevens, 1939) в модификации Трэсси (Tracy, 1948).

Из полученных данных вычислялись константы скорости мономолекулярной реакции для 24- и 48-часовой экспозиций. Активность выражалась средней константой мономолекулярной реакции, перечисленной на 1 г сухого вещества. При вычислении констант скорости время выражалось в часах.

Определение общего азота производилось уже в Москве, на сухом материале по методу Кьельдаля.

Полученные данные сведены в табл. 1.

В табл. 1 для выражения качества ферментов, помимо температурных коэффициентов Q_{10} и μ , приводится количественный показатель $pN_{акт}$, предложенный Благовещенским (1950).

А. В. Благовещенский, исходя из того, что выражение качества ферментов в значениях Q_{10} и μ часто приводит к недоразумениям, так как повышение качества соединяется с уменьшением значений Q_{10} и μ , дал иное выражение качества в определенных количественных показателях. Принимая, что качество ферментов определяется тем количеством молекул в грамм-молекуле вещества, участвующего в катализируемой реакции, которое переводится данным ферментом в активированное состояние,

Таблица 1

Качество протеолитических ферментов листьев в фазы цветения и плодоношения

Название растений	Высота местности (в м)	Фаза развития	K_{13}	K_{23}	Q_{10}	μ	$pN_{акт}$	Общий азот в мг на 1 г сухого вещества	Аминный азот в мг на 1 г сухого вещества	Амнио-индекс
Сем. Leguminosae										
<i>Astragalus ugamicus</i>	1800	Цветение Плодоношение	0,002235 0,001546	0,002508 0,004557	1,12 3,08	1900 18900	22,34 9,98	40,90 28,49	1,68 3,02	24 9
✓ <i>A. tibetanus</i>	1800	Цветение Плоды зеленые	0,004308 0,001955	0,004928 0,003827	1,14 1,96	2200 11300	22,11 15,22	46,28 40,18	1,60 2,10	23 19
<i>A. andaulgensis</i>	1800	Цветение Плодоношение	0,003217 0,001244	0,005397 0,004032	1,68 3,24	8700 19800	17,18 9,12	41,16 32,16	0,84 5,04	49 6
✓ <i>Oxytropis trichocalycina</i>	1800	Цветение Плодоношение	0,004758 0,001838	0,006601 0,004933	1,39 2,68	5500 16600	19,58 11,24	26,66 14,99	0,97 3,15	28 5
<i>O. auliatensis</i>	1800	Цветение Плодоношение	0,004074 0,001055	0,007068 0,002538	1,73 2,40	9200 14700	16,81 12,65	29,51 15,04	0,86 5,09	34 3
✓ <i>Hedysarum</i> sp.	1800	Цветение Плодоношение	0,003059 0,001484	0,004935 0,003932	1,61 2,65	8000 16400	17,49 11,38	30,84 18,69	0,72 2,63	43 7
<i>Hedysarum taschkenticum</i>	1800	Цветение Плоды зеленые	0,002094 0,000532	0,003446 0,001219	1,65 2,29	8400 13900	17,41 13,41	27,10 22,36	0,68 0,74	40 30
Среднее		Для цветения Для плодоношен.			1,47 2,61	6290 15900	17,56 11,86	34,67 24,56	1,05 3,05	34 11
Сем. Ranunculaceae										
<i>Anemone protracta</i>	3000	Цветение Плоды зеленые	0,001691 0,000688	0,002469 0,001323	1,47 1,92	6500 11000	18,88 15,48	30,36 22,02	0,63 0,95	48 23
<i>A. protracta</i>	1800	Цветение Плоды зеленые	0,000575 0,000405	0,001294 0,001164	2,25 2,87	13600 17700	13,47 10,37	26,63 22,57	1,05 1,71	25 13
Среднее		Для цветения Для плодоношен.			1,86 2,40	10000 14400	16,18 12,93	28,50 22,30	0,84 1,33	37 18

можно видеть, что качество ферментов определяется той или иной величиной коэффициента Аррениуса μ в уравнении

$$N_{акт} = Ne^{-\frac{\mu}{RT}},$$

показывающем зависимость количества активированных молекул $N_{акт}$ от общего числа молекул в грамм-молекуле (N — число Авогадро, равное $6,06 \cdot 10^{23}$), абсолютной температуры T и газовой константы R .

При высшем качестве ферментов, т. е. при низком значении μ , значения $N_{акт}$ очень велики и поэтому лучше пользоваться их логарифмами, введя обозначение $pN_{акт}$.

Приведенные данные показывают, что по мере старения растений как в сем. Leguminosae, так и в сем. Ranunculaceae температурные коэффициенты протеиназы резко увеличиваются, что свидетельствует о понижении качества ферментов. Количественный же показатель $pN_{акт}$, наоборот, уменьшается с понижением качества ферментов.

Особенно резкое снижение качества протеиназ наблюдается у *Astragalus ugamicus*, где Q_{10} изменяется с 1,12 в фазе цветения до 3,08 в фазе плодоношения, и у *Astragalus andaulgensis*, где Q_{10} изменяется с 1,68 до 3,24. Подобные же высокие температурные коэффициенты в стадии плодоношения были получены летом 1948 г. у трех представителей рода *Astragalus*, а именно у *Astragalus Severzovii*, *A. Sieversianus* и *A. vicarius*, которые дали очень высокие значения Q_{10} , в среднем около 3,0 (Колобкова, 1949). Если вычислить среднее значение Q_{10} для всех представителей сем. Leguminosae как в стадии цветения, так и в стадии плодоношения, то увидим, что в первом случае Q_{10} будет равно 1,47, а во втором — 2,61, т. е. у растений в стадии плодоношения Q_{10} почти в два раза больше, чем у растений в период цветения.

То же самое можно сказать и о растениях из сем. Ranunculaceae. В этом семействе для исследования была взята *Anemone protracta* из двух различных мест произрастания: первая была взята с высоты около 3000 м, а вторая — с высоты около 1800 м. Температурный коэффициент Q_{10} верхней *Анемоне*, давшей ясное увеличение его в фазе плодоношения (с 1,47 до 1,92), был ниже, чем у нижней *Анемоне*, также давшей увеличение температурного коэффициента в фазе плодоношения с 2,25 до 2,87.

Содержание общего азота в листьях у всех исследованных растений уменьшается к концу вегетации. Так, среднее содержание общего азота у представителей сем. Leguminosae в фазе цветения равно 34,67 мг на 1 г сухого вещества листьев, в фазе же плодоношения оно уменьшается до 24,56 мг. Наряду с этим наблюдается резкое увеличение содержания азота свободных аминных групп — с 1,05 мг на 1 г сухого вещества в фазе цветения до 3,05 мг в фазе плодоношения. Соотношение между содержанием общего и аминного азота легко проследить по аминоксуду, представляющему отношение общего азота к аминному. В период цветения, когда в молодом организме существуют условия, благоприятствующие синтетическим процессам в листьях, аминоксуд высок, наибольшее значение его 49 — у *Astragalus andaulgensis*. По мере созревания семян он падает, и у растений со зрелыми семенами доходит до очень незначительных величин, например у *Oxytropis aulieatensis* равен 3.

Метод определения каталазы сводился к следующему. Навеску листьев от 250 мг до 1 г (в зависимости от активности каталазы) растирали со 100 мл фосфатного буфера (рН = 6,98). На каждое определение брали 10 мл полученной суспензии и 3 мл 1%-ной перекиси водорода. Определе-

ние активности каталазы, выражаемой константой мономолекулярной реакции, производили газометрическим методом при температурах 15 и 25°, в течение 3,5 мин.; причем константы скорости вычислялись через каждые полминуты (табл. 2).

Таблица 2

Активность и качество каталазы листьев в фазы цветения и плодоношения,

Наименование растений и фазы	Константы скорости реакции на 1 г сухого вещества		Q_{10}	μ	$pN_{акт}$
	15°	25°			
Сем. Leguminosae					
<i>Astragalus ugamicus</i> :					
цветение	0,19116	0,24359	1,27	4 100	20,74
плодоношение	0,03850	0,05673	1,47	6 600	18,91
<i>Hedysarum</i> sp.:					
цветение	0,05261	0,08724	1,66	8 700	17,37
плодоношение	0,02788	0,05035	1,81	10 100	16,25
<i>Oxytropis trichocalycina</i> :					
цветение	0,16653	0,20819	1,25	3 800	20,95
плодоношение	0,04685	0,07452	1,59	7 900	17,89
<i>Astragalus andaulgensis</i> :					
цветение	0,31900	0,40030	1,25	3 800	20,95
плодоношение	0,22773	0,30199	1,33	4 900	20,15
<i>Oxytropis aulieatensis</i> :					
цветение	0,31047	0,39547	1,27	4 100	20,74
плодоношение	0,05589	0,08405	1,50	6 900	18,63
Среднее:					
для фазы цветения			1,34	4 900	20,15
для фазы плодоношения			1,54	7 200	18,37
Сем. Ranunculaceae					
<i>Anemone protracta</i> :					
цветение	0,02487	0,04475	1,80	10 000	16,32
плодоношение	0,00497	0,01183	2,38	14 800	12,77

Данные, полученные при исследовании листьев на каталазу, сведенные в табл. 2, показывают, что все представители сем. Leguminosae в фазе цветения обладают почти одним и тем же высоким качеством каталазы, выражаемым низким температурным коэффициентом (Q_{10} равно 1,26). Исключение представляет *Hedysarum* sp., каталаза которого проявляет более низкое качество: ее температурный коэффициент Q_{10} равен 1,66, т. е. превышает температурные коэффициенты всех других растений из сем. Leguminosae, находящихся не только в фазе цветения, но даже и в фазе плодоношения.

В фазе плодоношения качество каталазы листьев снижается, хотя и не так сильно, как у протеолитических ферментов. Снижение качества каталазы в фазу плодоношения сопровождается резким снижением и ее активности, которая в среднем падает более чем в два раза.

Приведенные данные по изменению качества протеиназ и каталазы листьев растений в разные фазы вегетации показывают, что при индивидуальном развитии растительного организма по мере старения повышаются температурные коэффициенты ферментных реакций и снижается энергетический уровень как ферментов, так и всего организма. В связи с этим эндотермические реакции синтезов белков, требующие для своего осуществления больших количеств энергии, получаемой из сопряженных реакций окисления, ослабевают (на что указывает и падение аминокислотных индексов) и, по видимому, получают преобладание экзотермические реакции, ведущие к процессам вторичного характера.

Согласно воззрениям Благовещенского (1937), соотношение между энергетическим уровнем растения и характером обмена веществ, отмеченное при индивидуальном развитии растения, сохраняется и при филогенезе. Растения, принадлежащие к филогенетически более молодым группам, обладают более высоким энергетическим уровнем, более высоким качеством ферментов. Растения, принадлежащие к филогенетически более старым группам, обладают и более низким качеством ферментов, энергетически более низким уровнем, что отражается в их склонности к образованию продуктов специализированного обмена (подобных алкалоидам, сложным полициклическим соединениям и т. п.), накапливающимся в процессе обмена. Такая связь между характером обмена веществ и высотой энергетического уровня может быть обнаружена при сопоставлении биохимических исследований, проведенных в хорошо установленных рядах развития отдельных групп растений, с исследованиями качества ферментов этих же групп.

Цветковые растения, наиболее изученные в биохимическом отношении, развивались различными путями. По Гроссгейму (1945), у них можно отличить 11 основных стволов, или рядов, этого развития. Все они или отходят непосредственно от примитивной группы *Batrachiophyta*, или имеют общие с ней корни. Одни ветви этих стволов заканчиваются быстро небольшими группами ныне живущих растений, другие, наоборот, весьма многоформенны, имеют сложную систему ветвления и играют значительную роль в современной флоре. Эволюция одних групп цветковых растений совершалась быстрыми темпами, и уже среди древнейших известных ископаемых их остатков находятся формы высокого совершенства. Другие группы развивались медленными темпами, что и позволило им дожить до наших дней не только во вторичных, производных, но и в примитивных, коренных формах, например *Anonales*, *Ranales* и др.

Для установления связи между систематическим положением растения, характером обмена веществ и его энергетическим уровнем, который может быть охарактеризован качеством ферментов, нами определялось качество протеиназ и каталазы листьев у представителей трех семейств, принадлежащих к двум различным стволам развития — *Batrachiophyta* и *Melophyta* и находящихся на различных ступенях развития, а именно семейств *Ranunculaceae*, *Rosaceae* и *Leguminosae*.

Сем. *Ranunculaceae* относится к *Ranales*, второму порядку ствола *Batrachiophyta*, насчитывающему в своих рядах много примитивных форм. В то же время отдельные семейства этого порядка хорошо приспособлены к современным геологическим условиям и отличаются усиленным видообразованием.

Порядок *Ranales* очень близок по своим морфологическим признакам к порядку *Anonales*, наиболее древнему и архаичному из *Batrachiophyta*. Архаическое строение цветка и ряд других признаков, сближающих *Ranales* с *Anonales* и обуславливающих их место среди *Batrachio-*

phyta, находятся в полном соответствии с их биохимическими особенностями.

Почти во всех семействах *Ranales* в большом количестве обнаружены алкалоиды (Орехов, 1938), свидетельствующие об ярко выраженных явлениях специализированного обмена. Взятые нами для исследования сем. *Ranunculaceae* чрезвычайно богаты алкалоидами. Наиболее известен алкалоид из различных видов *Aconitum* — аконитин. Также богат различными алкалоидами род *Delphinium* и др. Представители сем. *Ranunculaceae*, помимо алкалоидов, способны образовывать гликозиды и различные полициклические соединения (Wehmer, 1929—1935).

Ствол *Melophyta*, к которому относятся *Rosales* и *Leguminosales*, по Гроссгейму (1945), является самым большим и самым многоформенным из всех рядов развития цветковых растений. Начинаясь порядком *Rosales*, в пределах которого происходит быстрый переход с низшей стадии развития на среднюю, ствол этот дает много ветвей, сосредоточенных главным образом в пределах второй ступени развития.

Сем. *Rosaceae*, относящееся к порядку *Rosales*, должно быть признано, несомненно, относительно молодым, хотя в нем и имеются архаичные формы, например представители *Prunoideae*.

В сем. *Rosaceae* преобладают процессы неспециализированного обмена, на что указывает отсутствие в этом семействе циклических терпенов и алкалоидов.

Кудряшевой (1949) было показано, что растения, принадлежащие к сем. *Rosaceae*, обладают довольно высоким энергетическим уровнем. Так, для каталазы листьев 10 представителей сем. *Rosaceae* даже в период плодоношения дали среднее значение температурного коэффициента Q_{10} , равное 1,47. *Cerasus prostrata*, представитель *Prunoideae*, относящийся к древнейшим в этом семействе, дал наибольший коэффициент Q_{10} , равный 2,10.

Таким образом, сем. *Rosaceae* по биохимическим признакам, так же как и по морфологическим, является, несомненно, процветающим семейством, характеризующимся неспециализированным обменом, отсутствием алкалоидов (Wehmer, 1929—1935), высоким энергетическим уровнем.

К этому же стволу *Melophyta* относится и порядок *Leguminosales*, включающий одно большое семейство *Leguminosae*, часто разделяемое на три самостоятельных семейства — *Mimosaceae*, *Caesalpinaceae* и *Papilionaceae* и насчитывающий свыше 12 000 видов. *Leguminosae* — молодая группа, энергично прогрессирующая, хотя и содержащая архаичные формы (Гроссгейм, 1948). В сем. *Leguminosae* продукты специализированного обмена типа алкалоидов и т. п. встречаются главным образом у представителей древних архаических форм.

Определения качества каталазы и протеиназы листьев растений семейств *Leguminosae*, *Rosaceae* и *Ranunculaceae*, проведенные нами в 1948 г., также показали, что качество этих ферментов выше всего в сем. *Leguminosae*; для каталазы $Q_{10} = 1,59$, для протеиназы $Q_{10} = 1,64$. Среднее положение занимает сем. *Rosaceae*: для каталазы $Q_{10} = 1,74$, для протеиназы данные не были получены, так как этот фермент листьев сем. *Rosaceae* не проявил активности в наших условиях опыта. Самое низкое качество ферментов наблюдалось в сем. *Ranunculaceae*, где для каталазы $Q_{10} = 2,14$, для протеиназы $Q_{10} = 2,18$, что находится в полном соответствии с занимаемым этими семействами положением в филогенетической системе.

Было интересно проверить полученные результаты на большем количестве видов растений, с точным учетом фаз развития растений, отражаю-

щихся на качестве ферментов, и установить, насколько постоянным является качество ферментов для различных видов одного и того же семейства в относительно одинаковых условиях произрастания и в одной и той же фазе, а именно в фазе цветения. В 1948 г. мы не могли произвести подобного исследования с разграничением фаз развития, потому что большинство растений семейств Leguminosae и Rosaceae находились или в конце цветения или даже в стадии плодоношения.

В табл. 3 и 4 приводятся данные по качеству протеиназ и каталазы листьев, полученные нами в 1949 г. для семейств Leguminosae и Ranunculaceae в фазу цветения.

Как показали результаты определений, у представителей сем. Leguminosae Q_{10} протеиназы листьев колеблется в пределах от 1,12 у *Astragalus ugamicus* до 1,86 у *Oxytropis* sp. Среднее значение $Q_{10} = 1,54$.

У представителей сем. Ranunculaceae температурный коэффициент Q_{10} протеиназ в среднем значительно выше, чем у сем. Leguminosae, и равен 2,09. Наименьшее значение Q_{10} было получено у высокогорной *Anemone protracta*, $Q_{10} = 1,47$. Наибольшее значение наблюдалось у *Aquilegia Karelinii*, $Q_{10} = 2,55$.

Таблица 3

Активность и качество протеиназ листьев семейств Leguminosae и Ranunculaceae

Наименование растений	Константы скорости реакции на 1 г сухого вещества		Q_{10}	μ	$pN_{\text{акт}}$
	13°	23°			
Сем. Leguminosae					
<i>Astragalus andaulgensis</i>	0,003217	0,005397	1,68	8 700	17,18
<i>A. inaequalifolius</i>	0,001188	0,001972	1,66	8 500	17,33
<i>A. tibetanus</i>	0,004308	0,004928	1,14	2 200	22,11
<i>A. ugamicus</i>	0,002235	0,002508	1,12	1 900	22,34
<i>Cicer songoricum</i>	0,004066	0,005974	1,47	6 500	18,88
<i>Oxytropis</i> sp.	0,003022	0,005622	1,86	10 200	15,88
<i>Hedysarum</i> sp.	0,003059	0,004935	1,61	8 000	17,49
<i>H. taschkenticum</i>	0,002094	0,003446	1,65	8 400	17,41
<i>Oxytropis aulieatensis</i> (1800 м над ур. м.)	0,004074	0,007068	1,73	9 200	16,81
<i>O. aulieatensis</i> (3000 м над ур. м.)	0,005062	0,008681	1,71	9 000	16,96
<i>O. trichocalycina</i>	0,004758	0,006601	1,39	5 500	19,59
<i>Trigonella pamirica</i>	0,005399	0,008364	1,55	7 400	18,21
Среднее	0,003540	0,005458	1,54	7 100	18,35
Сем. Ranunculaceae					
<i>Anemone protracta</i> (3000 м над ур. м.)	0,001691	0,002469	1,47	6 500	18,68
<i>A. protracta</i> (1800 м над ур. м.)	0,000575	0,001294	2,25	13 600	13,47
<i>Aquilegia Karelinii</i>	0,000573	0,001461	2,55	15 700	11,90
<i>Aquilegia lactiflora</i>	0,000973	0,001871	1,92	11 000	15,48
<i>Delphinium iliense</i>	0,001964	0,004843	2,46	15 100	12,33
<i>Thalictrum isopyroides</i>	0,001944	0,003696	1,90	10 800	15,61
Среднее	0,001287	0,002606	2,09	12 100	14,40

Таблица 4
Активность и качество каталазы листьев семейств Leguminosae и Ranunculaceae

Наименование растений	Константы скорости реакции на 1 г сухого вещества		Q_{10}	μ	$pN_{\text{акт}}$
	15°	25°			
Сем. Leguminosae					
<i>Astragalus ugamicus</i>	0,19116	0,24359	1,27	4 100	20,74
<i>Hedysarum</i> sp.	0,05261	0,08724	1,66	8 700	17,37
<i>Oxytropis trichocalycina</i>	0,16659	0,20819	1,25	3 800	20,95
<i>Astragalus inaequalifolius</i>	0,13380	0,17459	1,30	4 500	20,42
<i>A. andaulgensis</i>	0,31900	0,40030	1,25	3 800	20,95
»	0,27502	0,40191	1,46	6 400	18,87
<i>Oxytropis</i> sp.	0,23549	0,32900	1,40	5 700	19,52
<i>O. aulieatensis</i> (1800 м над ур. м.)	0,31047	0,39547	1,27	4 100	20,74
<i>Trigonella pamirica</i>	0,48878	0,55226	1,12	1 900	22,37
<i>Oxytropis aulieatensis</i> (3000 м над ур. м.)	0,12005	0,15231	1,27	4 100	20,74
<i>Astragalus</i> sp.	0,19942	0,30323	1,52	7 100	18,47
<i>Cicer songoricum</i>	0,23649	0,32011	1,35	5 100	19,97
Среднее	0,22741	0,29735	1,34	4 900	20,09
Сем. Ranunculaceae					
<i>Anemone protracta</i> (3000 м над ур. м.)	0,02487	0,04475	1,80	10 000	16,32
<i>A. protracta</i> (1800 м над ур. м.)	0,01860	0,03761	2,02	12 000	14,80
<i>Thalictrum isopyroides</i>	0,04610	0,08078	1,75	9 500	16,70
<i>Aquilegia Karelinii</i>	0,02033	0,06707	3,30	20 300	8,69
<i>A. lactiflora</i>	0,00219	0,00822	3,75	22 500	7,11
<i>Delphinium iliense</i>	0,02508	0,06570	2,62	16 400	11,53
<i>Clematis orientalis</i>	0,00567	0,01392	2,46	15 300	12,35
<i>Aconitum talassicum</i>	0,15839	0,26160	1,70	9 000	17,07
<i>Clematis songorica</i>	0,00909	0,02081	2,29	14 100	13,25
Среднее	0,03448	0,06672	2,41	14 300	13,09

Из табл. 4 видно, что температурные коэффициенты каталазы у растений из сем. Leguminosae значительно ниже, чем у растений из сем. Ranunculaceae. Наивысший коэффициент Q_{10} у представителей сем. Leguminosae, равный 1,66 у *Hedysarum* sp., ниже наименьшего Q_{10} из сем. Ranunculaceae, равного 1,70 у *Aconitum talassicum*. Среднее значение Q_{10} и μ для сем. Leguminosae, равное 1,34 и 4900, полностью совпадает со средним значением этих коэффициентов, приведенным Благовещенским (личное сообщение) для представителей того же семейства.

Изучение качества ферментов в сем. Ranunculaceae, проведенное нами впервые летом 1948 г. для 8 представителей этого семейства, дало среднее значение Q_{10} для каталазы листьев, равное 2,14. В 1949 г. для 9 представителей того же семейства нами было получено среднее значение $Q_{10} = 2,41$. Из исследованных 8 представителей 1948 г. 5 принадлежавших к числу высокогорных форм (3000 м над ур. м.) дали наиболее низкое значение Q_{10} . Из 9 представителей, исследованных в 1949 г., 8 принадлежало

к обитателям более низкой зоны (1800 м над ур. м.), и только одно растение — *Anemone protracta* было взято и с высоты 3000 м, и с высоты 1800 м. Высокогорная *Anemone protracta* дала температурный коэффициент $Q_{10} = 1,80$; *A. protracta* с высоты 1800 м дала $Q_{10} = 2,02$.

Повышение качества ферментов у высокогорных растений показано Благовещенским (1950). Согласно его взглядам, растения, поставленные в крайние условия существования, например в условия резкой смены температур, влажности и т. д., приспособляются к данным условиям, приобретая более высокий энергетический уровень, дающий возможность их ферментам осуществлять катализируемые ими реакции при неблагоприятных температурных режимах. Температурные коэффициенты у растений, приобретших более высокий энергетический уровень под влиянием внешних условий, должны быть ниже, чем у растений, произрастающих

Таблица 5
Содержание общего азота в листьях в фазу цветения

Наименование растений	Высота (в м)	В мг на 1 г сухого вещества
Сем. Leguminosae		
<i>Astragalus ugamicus</i>	1800	40,90
<i>Hedysarum</i> sp.	1800	30,84
<i>Oxytropis trichocalycina</i>	1800	26,66
<i>Astragalus inaequalifolius</i>	1800	19,89
<i>A. andaulgensis</i>	1800	41,16
»	2400	50,75
<i>Oxytropis</i> sp.	2200	26,52
<i>Trigonella pamirica</i>	1800	39,13
<i>Oxytropis aulieatensis</i>	1800	29,51
<i>Astragalus ugamicus</i>	3000	26,68
<i>A.</i> sp.	1700	39,39
<i>A. tibetanus</i>	1700	46,28
<i>Cicer songoricum</i>	2000	48,64
<i>Trifolium repens</i>	1800	34,60
<i>Hedysarum taschkenticum</i>	1800	27,10
<i>Hedysarum Semenovii</i>		44,48
Среднее		35,78
Сем. Ranunculaceae		
<i>Anemone protracta</i>	3000	30,36
»	1800	26,63
<i>Thalictrum isopyroides</i>	1800	20,36
<i>Aquilegia Karelinii</i>	2400	24,16
<i>Delphinium iliense</i>	2000	16,66
<i>Clematis orientalis</i>	1700	21,54
<i>Aquilegia lactiflora</i>	2400	16,94
<i>Aconitum talassicum</i>	2500	17,89
<i>Clematis songorica</i>	1700	23,85
Среднее		22,04

в условиях с менее резко выраженными колебаниями. Таким образом, полученные нами пониженные температурные коэффициенты указанных растений, очевидно, могут быть объяснены способностью растений приспособляться к различным условиям.

Данные для протейназы и каталазы, помещенные в таблицах 3 и 4, указывают на резкие различия в качестве ферментов листьев растений, принадлежащих к двум различным семействам. Растения филогенетически более молодого сем. Leguminosae обладают более высоким качеством ферментов, чем растения сем. Ranunculaceae, филогенетически более старого. Таким образом, изменению качества ферментов в сторону снижения по мере старения растений, отмеченному в онтогенезе, соответствует изменение качества ферментов и в филогенезе: более древние формы обладают низшим качеством по сравнению с формами, филогенетически более молодыми.

Помимо изучения качества ферментов, было произведено также определение общего азота в листьях исследованных растений (табл. 5).

Листья растений сем. Leguminosae отличаются высоким содержанием общего азота, что указывает на большое содержание белка в листьях этого семейства. Листья же растений сем. Ranunculaceae, судя по общему количеству азота, содержат белка значительно меньше, что можно поставить в связь с их пониженным энергетическим уровнем и с наличием процессов специализированного обмена. Следовательно, и по этому признаку данные семейства также отличаются друг от друга, как и по другим биохимическим и морфологическим признакам.

ВЫВОДЫ

1. При индивидуальном развитии растительного организма по мере старения повышаются температурные коэффициенты ферментных реакций (протейназы и каталазы), что указывает на снижение качества ферментов и энергетического уровня.

2. Содержание общего азота в листьях уменьшается к концу вегетации; количество же свободного аминного азота сильно увеличивается. Аминоиндекс, высокий у растений в фазе цветения, уменьшается ко времени созревания семян.

3. Изменение качества ферментов (снижение его по мере старения растений), отмеченное в онтогенезе, наблюдается также и в филогенезе: более старые формы (сем. Ranunculaceae) обладают более низким качеством, чем формы, филогенетически более молодые (сем. Leguminosae).

4. Листья исследованных растений сем. Leguminosae содержат общего азота значительно больше, чем листья растений из сем. Ranunculaceae.

Выражаем глубокую благодарность проф. А. В. Благовещенскому за ценные советы и внимание к работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Благовещенский А. В. О зависимости энергии активации от происхождения фермента. — «Бюлл. эксп. биол. и мед.», 1936, т. II, вып. 5.
 Благовещенский А. В. О различии ферментов одного наименования в зависимости от их происхождения. — «Биохимия», 1937, т. II, вып. 2.
 Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция растений в связи с изменением качества ферментов. — «Усп. совр. биол.», 1939, т. 11, вып. 2.
 Благовещенский А. В. Сравнительно-биохимические заметки о некоторых растениях Средней Азии. — «Юб. сб. В. Л. Комарову», 1940.
 Благовещенский А. В. Количественное выражение качества ферментов. — «Докл. АН СССР», 1950, т. 70, № 1.
 Благовещенский А. В., Коцикова А. С., Вадова А. В. Изменение ферментов при развитии злокачественных новообразований. — «Архив биол. наук», 1938, т. 51, вып. 3.

- Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. — «Сов. ботаника», 1945, т. 13, № 3.
- Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении характера эволюции на филогенетических схемах. — «Бот. журн. СССР», 1948, т. 33, вып. 4.
- Колобкова Е. В. Протеолитические ферменты листьев филогенетически удаленных форм растений. — «Докл. АН СССР», 1949, т. 68, № 1.
- Кревс К. Об изменении химического состава табачного растения во время роста. — «Оп. агрономия», 1916, т. 17, кн. 4.
- Кудряшева Н. А. О каталазе листьев представителей семейств бобовых розовцветных и лютиковых. — «Докл. АН СССР», 1949, т. 68, № 1.
- Орехов А. П. Химия алкалоидов. М., 1938.
- Прокофьев А. А. Локализация, образование и состояние каучука в растениях. М., 1948.
- Семихатова О. А., Благовещенский А. В. Качество каталазы у растений Пампра. — «Бюлл. САГУ», 1945, № 23.
- Смирнов А. И. Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья. Краснодар, 1933.
- Страцицкий К. И. Температурный коэффициент инвертинов различного происхождения. — «Бюлл. эксп. биол. и мед.», 1938, т. 5, вып. 5—6.
- Цепкова Г. А., Благовещенский А. В. Активность и качество каталазы при развитии *Aspergillus flavus*. — «Бюлл. САГУ», 1945, № 23.
- Kendall E. C., Sherman N. Amylase II Action of pancreatic amylase. — «Journ. Amer. Chem. Soc.», 1910, 32.
- Lüers H., Wasmund W. Über die Wirkungsweise der Amylase. — «Fermentforsch.», 5, 1921—1922.
- Pope C. G., Stevense M. F. The determination of aminonitrogen using a copper method. — «Biochem. Journ.», 1939, 33, № 7.
- Trasey M. V. Leaf protease of tobacco and other plants. — «Biochem. Journ.», 1948, v. 42, № 2.
- Werner C. Die Pflanzenstoffe. Jena, 1929—1935, Bd. I und Ergänzungsband.

КСЕРОФИТИЗАЦИЯ ШИПОВНИКОВ В КОПЕТ-ДАГЕ

М. В. КУЛЬТИАСОВ

Копет-Даг — очень своеобразный в физико-географическом отношении хребет, выделяющийся рядом особенностей среди южных нагорий Средней Азии.

Его небольшая, сравнительно, высота (самая высокая точка 2940 м) исключает возможность развития ледников, снежников. Отсюда — слабое развитие гидрографической сети и периодичность ее действия в зависимости от выпадающих осадков, и часто порывистость действия, в связи с развитием сильных потоков во время обильных дождей.

Малое количество выпадающих осадков, высокая летняя температура, сухость воздуха, слабое снегообразование сказались в очень сильной степени на облике Копет-Дага, способствуя развитию сухих, жестких денудированных каменистых склонов, изрезанных глубокими долинами, часто очень узкими, в виде тесных и глубоких ущелий. В большинстве случаев эти ущелья сухи, и только в Западном Копет-Даге некоторые из них обводнены.

Все это в очень сильной степени сказалось на характере растительности. Она носит глубокий отпечаток пустынности. Склоны голы, почти совсем лишены деревьев и кустарников, на них растет только арча. Лесов в Копет-Даге нет, и только на дне глубоких ущелий (преимущественно в Западном Копет-Даге), когда они в той или иной мере обводнены, можно встретить заросли разнообразных деревьев и кустарников, которые как бы спрятаны в эти влажные ущелья, скрыты от палящего зноя и сухости воздуха. Тогда мы видим здесь своеобразные лесосады, богатое по систематическому составу собрание лиственных пород, из которых многие свойственны только Копет-Дагу и не встречаются в других горных системах Средней Азии: грецкий орех (*Juglans regia*), чинар (*Platanus orientalis*), миндаль (*Amygdalus communis*), груша (*Pirus Boissieriana*), сумах (*Rhus coriaria*), гранат (*Punica granatum*), джида (*Elaeagnus angustifolia*), унаби (*Ziziphus sativus*), клен (*Acer turcomanicum*), алыча (*Prunus divaricata*), виноград (*Vitis vinifera*), витекс (*Vitex agnus-castus*), жасмин (*Jasminum fruticans*), бархатный бересклет (*Evonymus velutina*), мушмула (*Mespilus germanica*), инжир (*Ficus carica*), боярышники (*Crataegus turcomanica*, *C. ambigua*, *C. pseudoazarolus*, *C. pseudomelanocarpa* и др.), жимолости (*Lonicera Olgae*, *L. Korolkowii*), ежевика (*Rubus karakalensis*), карагача (*Ulmus campestris*), яблоня (*Malus turkmenorum*), шиповник (*Rosa corymbifera*, *R. canina*, *R. karakalensis*), кизильник (*Cornus australis*), иудино дерево (*Cercis Griffithii*), крушина (*Rhamnus Pallasii*), айва (*Cydonia oblonga*), ирга (*Cotoneaster nummularia*), колютея (*Colutea persica*), барбарис (*Berberis integerrima*) и др.

На каменистых открытых склонах ущелий располагаются ксерофитизированные древесно-кустарниковые породы: фисташка (*Pistacia vera*),

держидерево (*Paliurus spina-Christi*), шиповники (*Rosa iberica*, *R. Bungeana*), миндальник безлистный (*Amygdalus scoparia*), гименократер (*Hymenocrater bituminosus*), атрафаксис (*Atraphaxis spinosa*, *A. turcomanica*), парнолистник (*Zygophyllum atriplicoides*), кузьмичева трава (*Ephedra equisetina*) и др. Преобладающей породой на этих сухих склонах является арча (*Juniperus turcomanica*).

Более открытые скалистые и каменистые склоны кажутся совсем голыми, мелкоземистые пятна по склонам оживлены зеленью только весной, а летом они сухи и безжизненны, покрыты высохшей желтой травянистой растительностью.

Флора этих ксерических местообитаний включает ряд биоморф с ярко выраженными чертами типичных ксерофитов: трагаканты (*Tragacantha pileoclada*, *T. turkmenorum*, *T. densissima*), подушковидная песчанка (*Arenaria insignis*), качим (*Gypsophila aretioides*), акантолимоны подушковидные (*Acantholimon Raddeanum*, *A. roseum*, *A. Faustii*), эспарцет подушковидный (*Onobrychis cornuta*), дионизия (*Dionysia tapetodes*), колючелистник (*Acanthophyllum microcephalum*, *A. sordidum*), кузиния (*Cousinia hypopolia*, *C. turcomanica*) и др.

Таким образом, в Копет-Даге, особенно в западной его части, в условиях сухого теплого климата субтропического типа, мы наблюдаем исключительное по каменистым склонам разнообразие местообитаний — от теплых и влажных до сухих, знойных и жарких.

В верхних поясах местообитаний сухого типа формируются степные ассоциации. В Копет-Даге нет условий для развития мезофитной флоры бореального типа, нет лесных ценозов. Высокогорные луга и альпийские лужайки как тип здесь почти исключены. Всюду развиты ковыльно-типчачковые степи в сочетании с ксерофитными элементами. По открытым незадерненным сухим склонам расположены формации фриганы и гариги с их типичными жизненными формами, часто с крайним выражением ксерических приспособлений.

Несомненно, что мезофильные местообитания и свойственная им растительность находятся в состоянии редукции. Мезофитная растительность свойственна лишь увлажненным ущельям, она находится в укрытиях и не показывается на открытых склонах, где господствует ксерофитный тип растительности.

Это усиление ксерических типов местообитаний и редукция влажных мезофильных сказались на ландшафте растительности и, несомненно, способствовали выработке ксероморфных черт в приспособлениях отдельных групп растений. С этой стороны представляет интерес исследование групп родственных форм, распространенных по разным местообитаниям — от мезофильных до крайне пустынных, сухих и знойных.

В качестве примера нами взята группа шиповников Копет-Дага вместе с хультеией, т. е. вместе с родом, несомненно близким к шиповникам и связанным в Копет-Даге с теми родственными формами, которые С. В. Юзепчук считает результатом гибридогенного процесса.

Шиповники широко распространены в Копет-Даге. Мы встречаем их в мезофильных условиях ущелий Копет-Дага, в степях по открытым склонам, среди кустарниковых зарослей и в подгорной пустыне (хультеия).

По видовому составу флора шиповников Копет-Дага¹ довольно богата. Здесь на небольшой сравнительно площади насчитывается десять видов,

¹ См. мою работу «Шиповники Копет-Дага», «Труды Туркменского филиала АН СССР», 1942.

отличающихся исключительным разнообразием форм большего или меньшего таксономического значения.

Секция *Cinnamomeae* DC. представлена тремя видами (цикла *Beggerianae* Juz.):

Rosa Beggeriana Schrenk — ущелье Арваз;

R. fertilis M. Kult. — верховья ущелья Бабазо;

R. lacerans Boiss. et Buhse — по влажным ущельям по всему Копет-Дагу, кроме крайнего запада.

Секция *Luteae* DC. — желтоцветных шиповников — представлена тремя видами:

Rosa Bungeana Boiss. et Buhse — по степным склонам Центрального и Западного Копет-Дага;

R. Blinovskiyana M. Kult. — известна из влажных ущелий Хирз-дере и Чорлох;

R. kopetdaghensis Meffert — по сухим каменистым склонам ущелий Роберговское, Чорлох и Мергенъ-улья.

Секция *Caninae* Gréer. Наиболее богато представлена в Копет-Даге по количеству видов и разнообразию форм:

Rosa iberica Stev. Часто встречается по более сухим местообитаниям ущелий, главным образом Западного Копет-Дага, реже — в Центральном Копет-Даге. Иногда выходит и на более открытые склоны;

R. canina L. Встречается довольно часто по влажным ущельям Центрального Копет-Дага: Кельте-Чинар, Роберговское, Чорлох; в Западном Копет-Даге реже (ущелье Иол-дере);

R. corymbifera Borkh. Широко распространена и чаще других видов встречается по ущельям Центрального и Западного Копет-Дага;

R. karakalensis M. Kult. Распространена в Кара-Калинском районе в более сухих местообитаниях по сравнению с *R. corymbifera* и *R. canina*. Отличается кожистыми листьями и узкими дольками внешних чашелистников.

Эндемичные виды шиповников Копет-Дага очень тесно связаны родством с видами, более или менее широко распространенными в Копет-Даге. К эндемичным относятся два вида из желтоцветных шиповников: *R. Blinovskiyana* и *R. kopetdaghensis*.

Первый из них, обитатель влажных ущелий, непосредственно связан с *R. Bungeana* — степным видом, от которого отличается более крупными листьями с железистыми листочками. Второй вид — *R. kopetdaghensis* — также тесно связан с *R. Bungeana*, от которой отличается прежде всего тем, что распространен в более пустынных условиях местообитания и, кроме того, обладает более мелкими листочками, меньшим числом их пар, сильно развитыми расходящимися прилистниками, иногда более или менее срастающимися с нижними листочками. Главным образом этот признак Юзепчук считает связующим *R. kopetdaghensis* с *Hulthemia persica*, относящейся к роду, не имеющему прилистников у листьев с цельной пластинкой.

Hulthemia persica обитает в крайне пустынных условиях. Юзепчук выделяет *R. kopetdaghensis* вместе с памиро-алайским видом *R. gizarica* в особый род гибридогенного происхождения — *Hulthemosa*, промежуточный между *Rosa* и *Hulthemia*.

Исключительная по своей ясности и определенности морфологических черт связь появляется у группы видов секции *Caninae*.

Rosa canina не указана во «Флоре СССР» для Копет-Дага. Однако сюда, несомненно, относятся экземпляры шиповников с голыми листочками. Она встречается по наиболее влажным местообитаниям. Одновременно

здесь же встречается *R. corymbifera*, отделяемая лишь формально от *R. canina* из-за опушенности листочков.

Уклонения *R. canina* в Западном Копет-Даге по ряду признаков приводят к группе форм, которую мы выделили в особый вид *R. karakalensis*. Этот вид отличается длинной цветоножкой, плодами округлой формы, чашелистиками без желез; они не листообразны, и рассеченные чередуются с цельными листочками, кожистыми, иногда опушенными.

В общую связь с *R. canina*, *R. corymbifera* и *R. karakalensis* вовлекается четвертый вид секции *Caninae* — *Rosa iberica*, обитающий в Средней Азии только в Копет-Даге. В своей типичной форме *R. iberica* распространена в Кара-Калипском районе. В Центральном Копет-Даге распространена форма, связывающая *R. iberica* с *R. corymbifera*. Если типичная форма имеет отчетливо выраженную железистость листочков с обеих сторон и сложную зубчатость края листа, то промежуточные формы Центрального Копет-Дага теряют эти признаки, сближаясь с *R. corymbifera*, видом более мезофитным, нежели *R. iberica*.

Таким образом, мы можем построить ряд в соответствии с усилением ксерофитных признаков у копетдагских шиповников:

Секция *Caninae*: *Rosa canina* — *R. corymbifera* — *R. karakalensis* — *R. iberica*.

Секция *Luteae*: *R. Blinovskiyana* — *R. Bungeana* — *R. kopetdaghensis* (*Hulthemosa kopetdaghensis*).

Степень ксерофитизации этого ряда секции усиливается у *Hulthemia* (*Rosa*) *persica* (Michx.) Bogn. Усиление ксерофитного характера мы можем усмотреть в анатомическом строении листа ряда видов секции *Luteae*.

Заленский полагает, что признаками ксерофитного строения листа должно считать:

- 1) удлинение сосудисто-волокнистых пучков на единицу поверхности;
- 2) увеличение числа устьиц на единицу поверхности и количества волосков;
- 3) уменьшение размеров клеток мезофила и покровных тканей;
- 4) увеличение толщины наружной оболочки эпидермиса (и колленхимы);
- 5) сильное развитие типичной палисадной ткани;
- 6) слабое развитие губчатой паренхимы и межклетников;
- 7) меньшую извилистость боковых стенок клеток эпидермиса.

Анатомический анализ листа шиповников по нашей просьбе был выполнен В. К. Василевской. По ее мнению, при экологической характеристике растения недостаточно механического подсчитывания признаков, а надо сочетать эти признаки с представлением о процессе возникновения ксероморфной структуры и об условиях протекания этого процесса. При формировании наиболее существенных для засухоустойчивости признаков листа решающее значение имеют процессы деления и дифференциации тканей еще в почке, при заложении листа, и в первые дни его роста, при распускании почки. При таком подходе к оценке признака, когда учитывается процесс его формирования и условия, при которых оно идет, можно делать вывод о типе ксероморфной структуры и пользоваться этим методом для экологической характеристики растения.

В. К. Василевская считает, что наиболее существенным признаком засухоустойчивости структуры является плотность тканей листа, которая часто сочетается с их мелкоклетчатостью.

Плотная мелкоклетчатая ткань неизбежно образуется при быстрой дифференциации тканей из меристематической, которая всегда сложена плотно сомкнутыми мелкими клетками. В пустыне засуха и яркий сол-

нечный свет являются именно теми условиями, при которых остановка клеточных делений и дифференциация тканей наступают в ранней фазе развития листа. Малое количество клеточных делений и быстрая дифференциация тканей, естественно, приводят к редукции площади листа. Таким образом, микрофиллия является показателем того, что растение идет по пути ксерофитизации. У многих пустынных растений листья мелкие, с плотной тканью; обычно сокращение ассимилирующей поверхности компенсируется развитием многослойной хлорофиллоносной ткани. Этот признак следует рассматривать как один из важных приспособительных к условиям засухи. Большое количество ассимиляционной ткани — одно из условий, определяющих интенсивную ассимиляцию, но расположенные слоями клетки выполняют свою функцию, не увеличивая транспирационной поверхности листа.

Как реакция на плотную сомкнутость тканей в листе такого типа возникает для облегчения газообмена большое количество устьиц на одной или обеих поверхностях листа.

В связи с большой толщиной в листьях такого типа сильно развита обслуживающая хлоренхиму сеть проводящей системы. Водоносных элементов в проводящих пучках растений при очень скудном водном режиме мало, и они имеют очень малый диаметр.

Надо иметь в виду, что мезофильное строение листа, проявляющееся в наличии рыхлой ткани, может быть и у пустынных растений, когда дифференциация клеток происходит в почке, и еще в почке закладывается губчатая ткань. Но под влиянием знойного солнца клетки быстро останавливаются в росте, остаются мелкими, лист развивается маленький, но дорзивентральный. Тогда мелкоклетчатость и микрофиллия являются признаками ксероморфного строения.

Из анализов листа шиповников, выполненных В. К. Василевской, мы возьмем для иллюстрации наших положений о ксерофитизации шиповников в Копет-Даге данные, относящиеся к видам шиповников секции *Luteae*, расположив их в ряд по степени нарастания ксерофитизации.

Rosa Blinovskiyana (Чорлох). Листочки средние по величине. Столбчатая ткань представлена двумя рядами, губчатая — четырьмя-пятью. Губчатая ткань более рыхлая, нежели у следующего вида. Устьица только на нижней поверхности.

R. Bungeana (Сухая балка). Это микрофилл. Устьица на обеих поверхностях. Клетки ассимиляционной ткани мелкие, плотно сомкнутые, образуют пять рядов. Клетки верхнего и нижнего эпидермиса более крупные, нежели ассимиляционные, со слизистым содержимым (рис. 1).

R. kopetdaghensis (склоны выше поселка Роберговского). Отличается от *R. Bungeana* большим развитием ассимиляционной ткани (до шести рядов), а также намечающимся и на нижней стороне листа развитием палисадной ткани. Устьица на обеих сторонах листочка.

Hulthemia persica (Чорлох). Сильное развитие палисадной ткани с обеих сторон листа. Ассимиляционная ткань из восьми рядов плотно сомкнутых клеток. В остальном сходен с предыдущим (рис. 2).

Строение листа *Hulthemia* (*Rosa*) *persica* впервые было описано Б. А. Келлером по материалам, собранным в Чимкентском районе. Результаты анатомического исследования показывают, что у *H. persica* длина жилок на 1 см² равна 3128 мм. Устьиц на 1 мм² на верхней стороне — 154, на нижней стороне — 174. Оценивая данные анатомического анализа, Б. А. Келлер указывает, что в них поражают огромные цифры длины жилок на единицу площади. У *H. persica* эта длина достигает 3 м на 1 см² (эта длина наибольшая, которая до сих пор вообще наблюдалась).

У *H. persica* обращает на себя внимание следующее свойство ее кожицы. Стенки последней — наружная и внутренняя — очень толсты. Они неясно отграничены от полости и, видимо, богаты слизью. Вероятно, мы

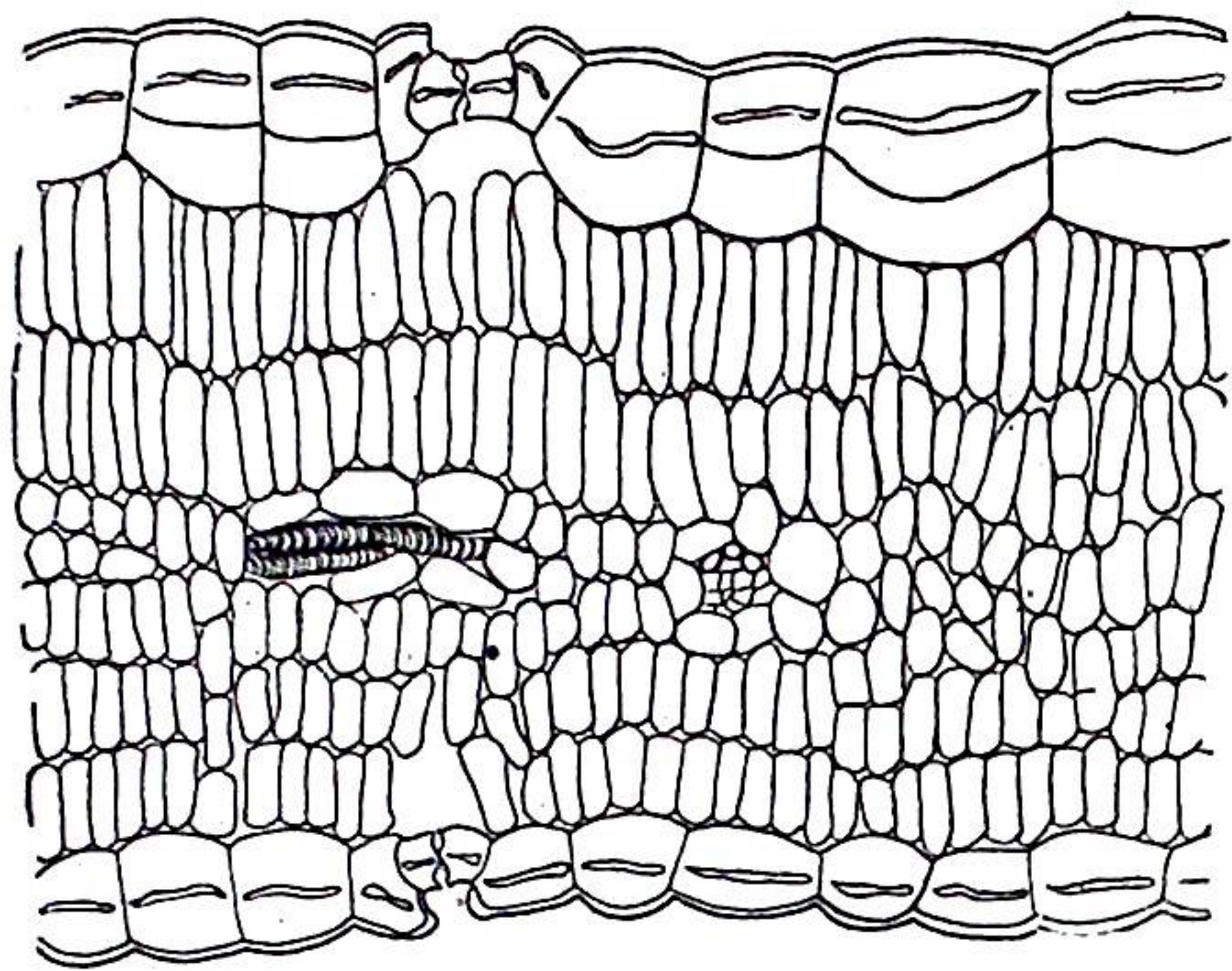


Рис. 1. Поперечный разрез листочка *Rosa Bungeana*

имеем здесь дело с гидрофильными коллоидами, которые способны очень сильно удерживать воду. Таким образом, весь мезофилл листа у розы

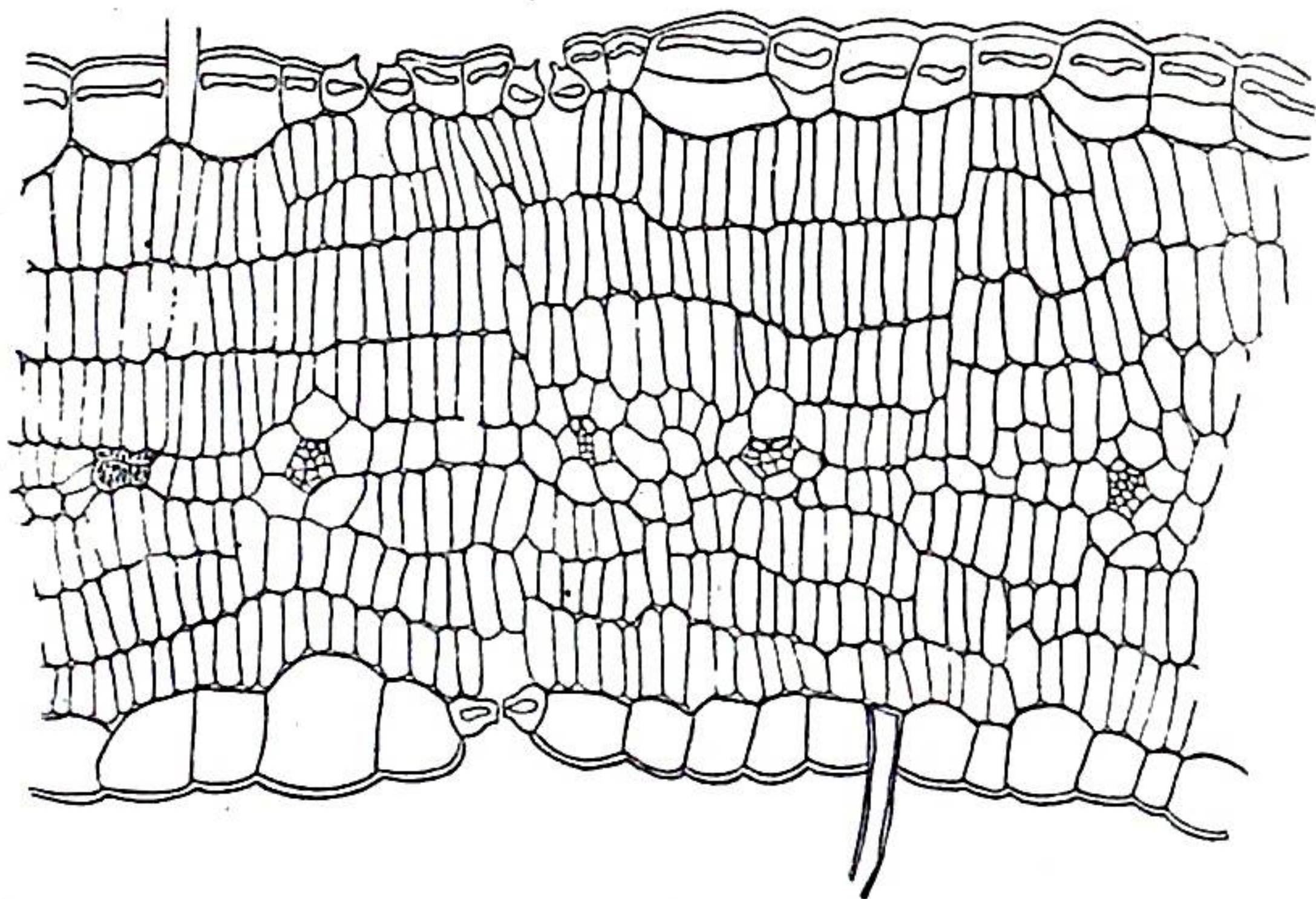


Рис. 2. Поперечный разрез листочка *Hulthemia persica*

кругом как бы обернут тканью, богатой водой и хорошо ее удерживающей. Устьица ясно погружены. Толщина кожицы на поперечном разрезе составляет большой процент от толщины всего листа. Лист очень плотного строения, с типичной палисадной тканью с обеих его сторон.

Отметим, что такая покровная ткань из клеток, содержащих гидрофильные коллоиды, свойственна *R. kopetdaghensis* и *R. Bungeana*, обитающим в наиболее ксерофильных условиях. Более мезофитный вид из этого ряда — *R. Blinovskiana* такой ткани не имеет; этот вид отличается более мезофитным строением и по ряду других признаков.

Из видов шиповников секции *Caninae* наиболее широко распространена и часто встречается в Копет-Даге *Rosa corymbifera*. Этот вид довольно обычен по ущельям и встречается чаще, нежели *R. canina*. Он отличается от *R. canina* лишь опушенностью листочков и черешка. Тесная связь

между этими двумя видами очень хорошо иллюстрируется анализом материалов, собранных в Кельте-Чинаре. По дну ущелья в тени деревьев здесь встречается типичная *R. canina* с голыми листочками. *R. corymbifera* распространена на открытых местах по дну ущелья и по склонам. По материалам, собранным в Копет-Даге, между этими видами устанавливается тесная связь наличием постепенных переходов.

В Западном Копет-Даге отклонения от *R. canina*, обычного в мезофильных условиях, так же как и от *R. corymbifera*, идут дальше. Изменения касаются формы плода, чашелистиков и консистенции листа, который становится кожистым.

Нами эта форма выделена в особый вид *R. karakalensis*. Для нее характерны кожистые листочки, узкие дольки чашелистиков. Этот шиповник распространен в Западном Копет-Даге, где дает ряд форм: листья голые, без опушения; листья с железками; листья опушены волосками и покрыты железками.

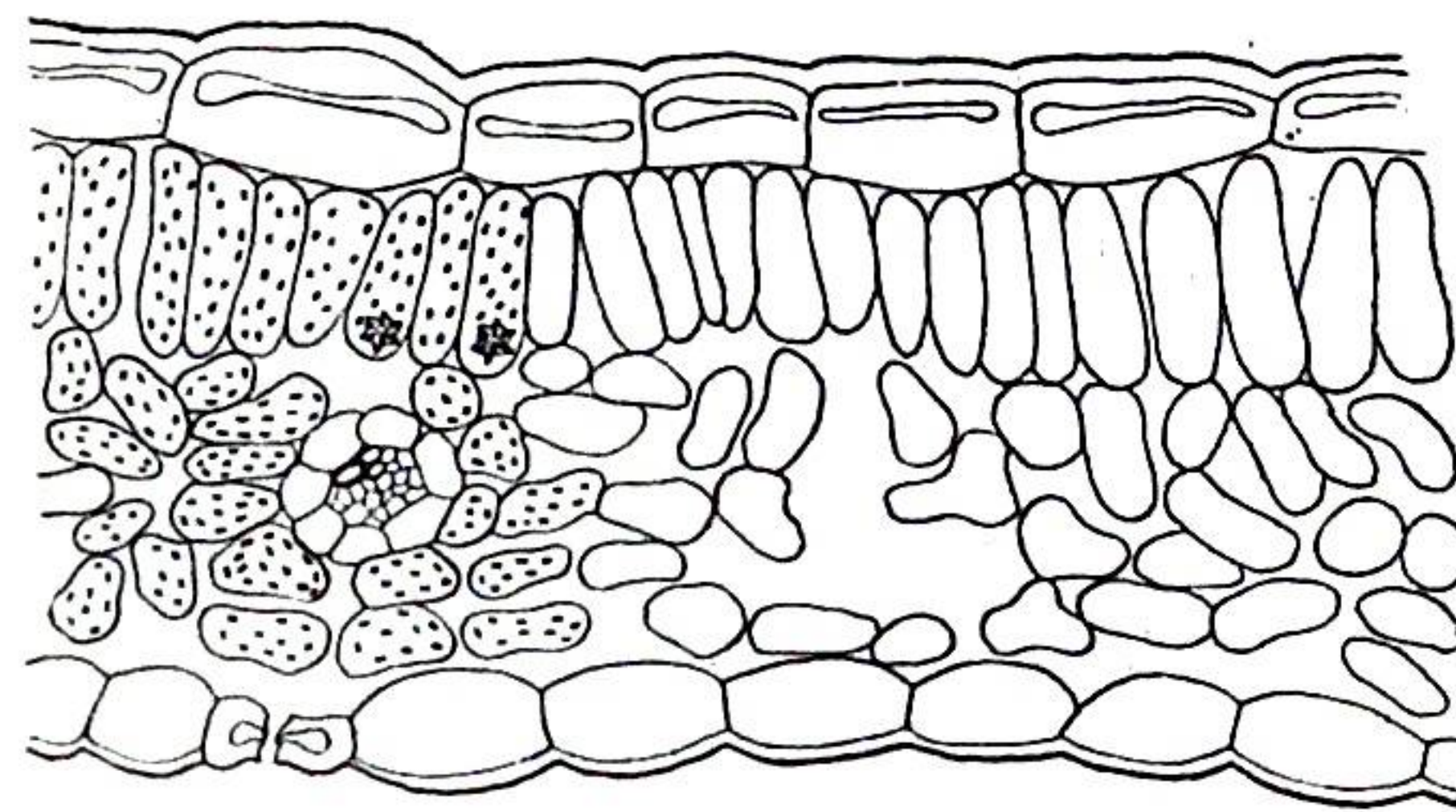


Рис. 3. Поперечный разрез листочка *Rosa canina*

В Фирюзе (Центральный Копет-Даг) К. В. Блиновским собран шиповник, который формально должен быть отнесен к *R. corymbifera* из-за опушенности листочков, но плотная кожистая консистенция листа и ряд других признаков обособляют эту форму. В Центральном Копет-Даге, конечно, также идет процесс дифференциации в секции *Caninae* в сторону ксерофитизации и выделения новых форм.

Ареал *R. karakalensis*, возможно, более широк и выходит из пределов Кара-Калинского района, о чем мы еще не можем высказать суждение, но более вероятным будет предположение, что эта особая форма, заслуживающая выделения в особый вид, выработалась и распространена в Центральном Копет-Даге. Это предположение возникает особенно при сравнительном анализе анатомического строения листочков шиповников секции *Caninae*.

Так же, как и для видов секции *Luteae*, но менее ярко, у видов секции *Caninae* мы видим в картине поперечных срезов листочков постепенное усиление ксерофитных признаков, что подтверждает наши данные об усилении ксерофитных черт шиповников Копет-Дага под влиянием ксерических местообитаний; это определяет их эколого-морфологическую дифференциацию.

Анализ анатомического строения листочков шиповников секции *Caninae*, выполненные В. К. Василевской, дают возможность иллюстрировать это положение.

На поперечном срезе листа *R. canina* — экземпляра, собранного в мезофильных условиях ущелья Кельте-Чинар (Центральный Копет-Даг) 22 мая 1940 г., виден всего один ряд столбчатой довольно рыхлой

паренхимы, ниже которой расположено до четырех рядов губчатой паренхимы (рис. 3). Устьица на нижней поверхности. Проводящие пучки крупные. У той же *R. canina* в более сухих местообитаниях развиваются два слоя рыхлой столбчатой паренхимы.

У *R. corymbifera* наблюдаем два ряда столбчатой ткани и до пяти рядов губчатой. И та и другая более уплотнены.

У *R. karakalensis* (рис. 4) развивается два ряда столбчатой паренхимы. Далее следуют три-четыре ряда губчатой паренхимы, рыхло расположенной. Устьица только на нижней поверхности.

Наконец, у шиповника, собранного в Фирюзе, развитие губчатой ткани усиливается до пяти рядов; клетки ее более мелкие и плотнее расположены. Клетки трех рядов столбчатой паренхимы плотно сомкнуты. Устьица на нижней поверхности.

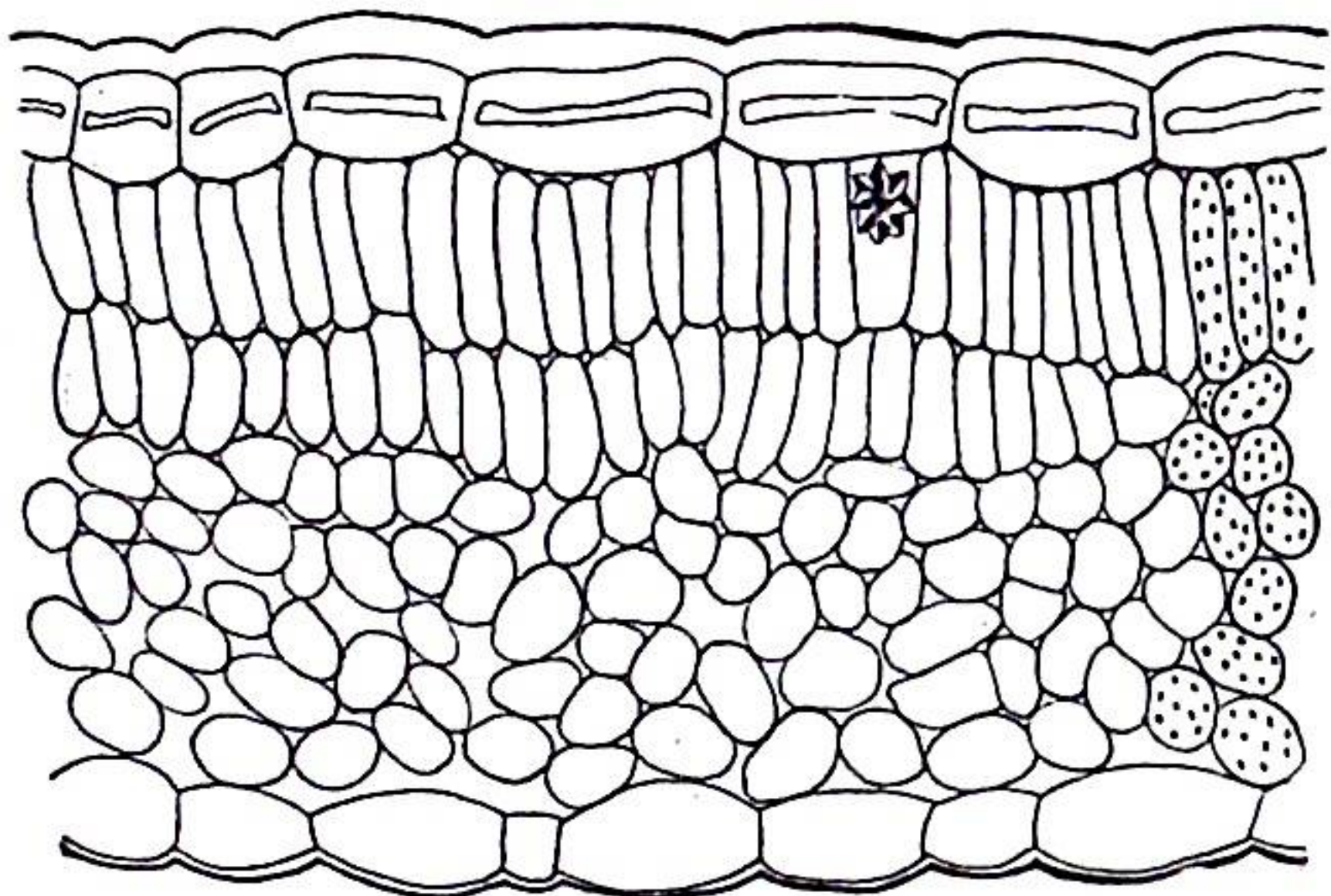


Рис. 4. Поперечный разрез листочка *Rosa karakalensis*

Морфолого-систематический и анатомический анализы неоспоримо доказывают следующее:

1) между шиповниками Копет-Дага как в группе *Caninae*, так и в группе *Luteae* существует близко родственная связь, что затрудняет решение задачи формального определения растений, т. е. возможность отнести их к тому или другому виду, дать растению видовое название; 2) дифференциация среди шиповников — процесс недавнего времени, продолжающийся и теперь; 3) процесс дифференциации идет по линии выработки ксерофитных форм, т. е. по линии ксерофитизации под влиянием господствующих ныне физико-географических условий, в отличие от прежних мезофильных условий существования.

Связь между видами шиповников Копет-Дага устанавливается через промежуточные формы и обилие мелких, еще не отчленившихся форм. Она свидетельствует о молодости процесса дифференциации и выработке новых форм. Эндемы Копет-Дага — не реликтового значения, а результат текущего процесса изменчивости видов, пришельцев Армяно-Иранского нагорья и Кавказа. Они заселили и продолжают расселяться в его части, которая дольше других оставалась погруженной в морской бассейн. Она совсем недавно освободилась от моря: здесь осадочные породы акчагыльского яруса, сильно дислоцированные, венчают горные поднятия. Западный Копет-Даг отличается большей влажностью. В отличие от Центрального Копет-Дага, мезофильные условия существования в значительной мере сохранились здесь и донныне: это тенистые, прохладные, часто изобилующие водой, полные жизни, нигде не повторяющиеся более

в Копет-Даге ущелья Гюэн, Ай-дере, Иол-дере, Бахчи, в которых нашли себе приют и спасение от иссушающего воздуха и палящего зноя разнообразные древесные и кустарниковые виды растений и многие травянистые. Эти растения являются молчаливыми свидетелями иных времен, иной жизни в нагорьях Западного Копет-Дага, когда, в недалеком прошлом, дыхание теплых западных ветров гнало сюда дождевые облака. Дожди обильно орошали землю и вызывали к жизни богатую флору субтропиков. И теперь мезофитные типы шиповника секции *Caninae* распространены главным образом в Западном Копет-Даге, тогда как желтоцветные ксерофитные шиповники секции *Luteae* встречаются преимущественно в более сухой центральной и восточной частях Копет-Дага.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ОБРАЗОВАНИЯ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ У РАСТЕНИЙ

Е. А. БАРАНОВА

Одной из практических задач ботанических садов является нахождение путей наиболее быстрого размножения интродуцируемых растений.

Наряду с семенным размножением растений в практике ботанических садов должен быть широко использован метод вегетативного размножения. Особенно ценен этот метод при размножении многолетних древесных и кустарниковых, а также редких видов оранжерейных растений.

Между тем способность к вегетативному размножению проявляется у отдельных видов растений неодинаково. Даже в пределах одного рода можно встретить виды, легко поддающиеся черенкованию, и виды, трудно укореняющиеся при черенковании (Вехов, 1932; Правдин, 1938).

В литературе по вопросу о причинах различной укореняемости растений при черенковании существуют различные точки зрения.

Некоторые авторы считают, что укоренение при черенковании находится в непосредственной зависимости от наличия в растении ростовых веществ (Went, 1929; Соопер, 1938). Другие связывают способность к укоренению с обилием в растении углеводов. Так, например, по мнению Карлсона (Carlson, 1929), более легкая укореняемость при черенковании розы сорта Dorothy Perkins может быть объяснена большим содержанием крахмала по сравнению с другим сортом, American Pillar, трудно поддающимся укоренению.

Иногда способность корнеобразования у черенкуемых растений связывается с их анатомической структурой. Так, по Клебсу, наличие перидермы препятствует процессу укоренения. Луговой (1937) высказал предположение о наличии коррелятивной связи между способностью растений к черенкованию и анатомическим строением чечевичек. По Гравенитц и Ван-дер-Леку, легкая укореняемость некоторых древесных и кустарниковых растений обуславливается наличием в их стеблях особых корневых зачатков (Правдин, 1938).

Комиссаров (1946), критикуя приведенные точки зрения, указывает на их ограниченность и считает, что нельзя ставить способность растения к укоренению при черенковании в зависимость от отдельных физиологических или анатомических факторов. По его мнению, способность того или другого вида к укоренению определяется, вероятно, всей совокупностью внутренних биологических свойств, обусловленных прошлой историей вида и современными экологическими условиями, в которых развивается растение и черенкуется. Эта точка зрения заслуживает определенного внимания.

Однако выдвинутое Комиссаровым положение не было подтверждено самим автором фактическим материалом и остается поэтому только предположением, которое требует проверки и проведения тщательного биоло-

гического анализа. Кроме того, им не было учтено чрезвычайно важное положение И. В. Мичурина, показавшего, что даже у видов, которым в настоящее время не свойственна способность укореняться при черенковании, можно, путем подбора соответствующих условий, развить эту способность (Мичурин, 1948).

В нашей работе мы попытались подойти к разрешению вопроса о вегетативном размножении путем привлечения большого фактического материала, показывающего определенные закономерности образования у растений придаточных корней в различных естественных условиях, так как легкость укоренения черенков в первую очередь зависит именно от способности растения формировать придаточные корни.

На эту сторону вопроса до сих пор очень мало обращали внимания, между тем как познание таких закономерностей, несомненно, должно помочь правильному разрешению многих практических задач вегетативного размножения растений. С этой целью нами была сделана попытка выяснить, как широко распространено в природе явление адвентивного корнеобразования, в каких семействах оно чаще встречается, каким биологическим формам растений оно наиболее свойственно и в каких условиях среды чаще всего проявляется.

Материал для этой работы собирался на территории Главного ботанического сада Академии Наук СССР в естественных ассоциациях растений, в посевах и посадках интродуцируемых видов и в оранжереях (тропические виды). Кроме того, использовался литературный материал.

Многие из наблюдаемых нами видов подвергались анатомическому анализу. В процессе собственных исследований и на основании литературных источников нами было зарегистрировано наличие адвентивных корней у представителей 70 различных семейств растений.

На основании проведенной работы мы можем сказать, что явление образования адвентивных корней широко распространено в природе и присуще как папоротникообразным растениям (папоротники, плауны, хвощи), так и различным семействам голосеменных и покрытосеменных, стоящих на разных ступенях филогенетического развития.

В одних семействах адвентивные корни встречаются у всех или почти у всех видов, как это имеет место у Gramineae, Cyperaceae, Liliaceae, Amaryllidaceae, Iridaceae, Orchidaceae и Piperaceae. У других же семейств, наоборот, встречаемость видов с адвентивными корнями значительно более редкая, например у Pinaceae, Betulaceae, Ranunculaceae, Lauraceae, Rosaceae, Umbelliferae и многих других.

Широкое распространение придаточных корней у современных папоротникообразных растений¹ заставляет предполагать, что способность к адвентивному корнеобразованию является древним признаком. Это подтверждается палеоботаническими данными.

Известно, что возникновение настоящих корней у растений закрепило их переход от водного образа жизни к наземному (Комаров, 1933; Мейер, 1946). Первые выходцы на сушу — псилофиты имели подземные корневища с ризоидами, но не имели корней. У появившихся в нижнем девоне примитивных папоротников уже были корневища с типичными корнями. По своему происхождению эти корни были адвентивными, поскольку они образовывались вдоль осевого органа стеблевого происхождения. О наличии

¹ Всем представителям папоротникообразных свойственно образование придаточных корней на корневищах. Кроме того, известно свыше 70 видов папоротников, у которых происходит образование придаточных корней в связи с формированием выводковых почек на вайях (Mc. Veigh, 1937).

адвентивных корней на стеблях древовидных семенных папоротников свидетельствует реставрация *Lyginodendron Oldhamium* (рис. 1) (Кузнецов, 1936).

Работы Залесского свидетельствуют о широком распространении адвентивных корней у растений, создавших толщи каменного угля. Согласно Залесскому, в каменноугольном периоде заиливание стволов происходило медленно, и деревья продолжали жить, выпуская новые придаточные корни на более высоких своих частях. Залесский доказал, что леса, давшие начало толщам каменного угля, росли на илистых осадках, покрытых водой. Это были болотные леса, подобные лесам болотного кипариса или таксодия, растущим еще и сейчас на разливах рек Миссисипи и Миссури (Залесский, 1915).

Таким образом, образование адвентивных корней у древесных растений каменноугольного периода, обитавших в условиях периодического заиливания, равно как и возникновение придаточных корней у древних примитивных папоротников, имело несомненное приспособительное значение. Уже это положение с неоспоримой ясностью показывает, что изучение закономерностей образования придаточных корней у растений не может проводиться в отрыве от условий среды, в которой они развиваются. Только таким путем можно понять, почему этот древний признак — придаточный корень — в настоящее время далеко не одинаково широко распространен в различных систематических группах растений. Непрерывное изменение условий среды на поверхности суши, выразившееся в появлении различных климатов, почвенных условий и т. д., привело к появлению разнообразных биологических форм растений (деревья, кустарники, лианы, однолетние и многолетние травы, суккуленты и многие другие).

Наряду с возникновением новых жизненных форм, в процессе приспособления растений к окружающей среде выработались и закрепились естественным отбором различные функции и у придаточных корней.

У деревьев, произрастающих на мангровых болотах, придаточные корни развились в многочисленные корни-подпорки, спускающиеся с ветвей деревьев и укореняющиеся в зыбкой илистой почве. Такие корни-подпорки поддерживают огромные кроны *Rhizophora conjugata*, *Acanthus ilicifolius*, *Cecropia* и *Bruquiera*. Разнообразие функций придаточных корней хорошо видно на примере эпифитов. Одни эпифиты при помощи придаточных корней прикрепляются к стволу какого-либо дерева и добывают питательные вещества из отмерших частей его коры (*Pothos celatocaulis*). В других случаях воздушные корни эпифитов образуют густое сплетение, в котором накапливается влажный гумус, являющийся основным источником минерального питания этих растений. Нередко корни эпифитов участвуют и в снабжении растения углекислотой. Корням многих орхидных растений присуща функция ассимиляции. Придаточные корни

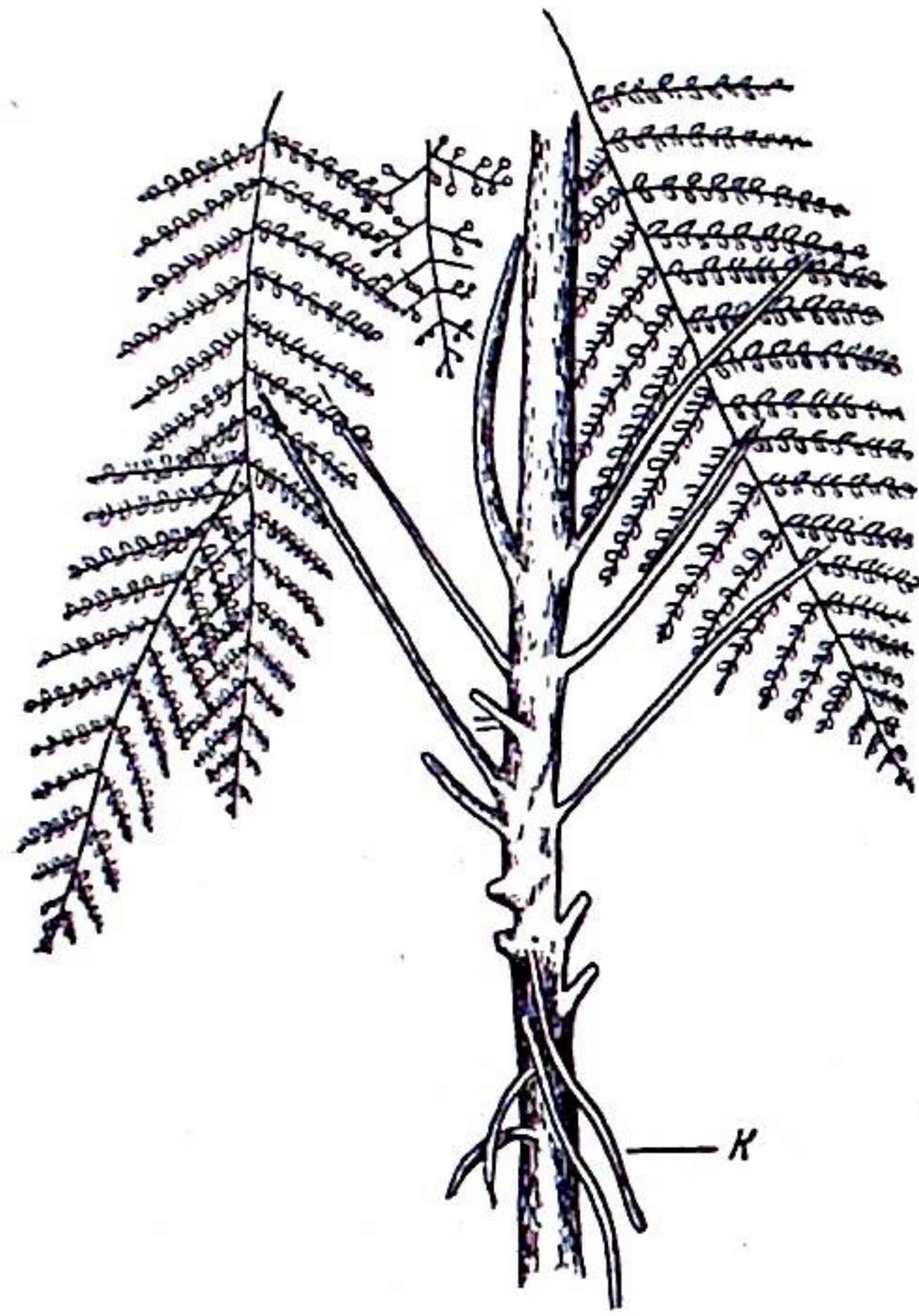


Рис. 1. Реставрация *Lyginodendron Oldhamium* (по Скотту):

к — придаточные корни

эпифитов могут по-разному выполнять главную функцию корня — водоснабжение.

Conchophyllum imbricatum, *Chlorophyllum comosum* и *Campelia zanoniana* улавливают влагу корневыми волосками придаточных корней непосредственно из воздуха, а *Dischidia Kattelisiana*, благодаря своим придаточным корням, добывает влагу из специальных кувшинчиков, образовавшихся из листьев. Иногда воздушные корни эпифитов достигают земли, укореняются и начинают функционировать как обычные корни — *Vanda suavis* и *V. tricolor*. Многие растения тропических лесов, благодаря развитию цепляющихся придаточных корней, приспособились подниматься на большую высоту по стволам деревьев и, таким образом, выносить свои ветки на свет из тени тропического леса (*Marcgravia umbellata* и *M. dubia*). Иногда лазящие растения, подобно *Hoya carnosa*, *Tecoma radicans* и *Ficus repens*, способны своими корнями цепляться даже за ровную стену. У некоторых лазящих растений, как, например, *Hedera helix*, *Bignonia Tweedyana* и др., корни, цепляясь за какую-либо опору, закручиваются подобно усикам.

Весьма характерна роль адвентивных корней у растений, приспособившихся к обитанию на подвижных песках. В этом случае у типичных псаммофитов придаточные корни могут появляться на засыпанных песком частях стебля. При сильном засыпании песком первичная корневая система, оказавшаяся глубоко погребенной в песке, отмирает. В результате питание растения осуществляется только придаточными корнями, как это имеет место у *Aristida Karelinii*, *Jurinea derderioides*, *Acanthophyllum clatius* и др. (Коровин, 1934; Петров, 1933).

Часто многочисленные придаточные корни образуются на стеблях стелющихся по земле растений — *Lysimachia nummularia*, *Galeobdolon luteum*, *Lycopodium clavatum*. Укоренение стелющихся по земле побегов может происходить также и у древесно-кустарниковых растений, как *Solanum dulcamara*, стелющиеся ивы и яблони (Дарвин). Эти корни, с одной стороны, являются средством прикрепления к субстрату, а с другой — дают дополнительное питание растению.

Нередко можно наблюдать образование придаточных корней на нижней части стебля молодых растений березы, дуба, осины, ели и рябины (рис. 2). Известно, что у этих древесных пород во взрослом состоянии придаточные корни образуются с большим трудом (опыты с черенкованием). Необходимо подчеркнуть, что образование адвентивных корней у указанных видов наблюдается только в определенных условиях, а именно при произрастании их во влажных лесах на почве, покрытой мхом. Более сильное развитие придаточных корней на нижних частях стебля наблюдается у вересковых полукустарничков.

Развитие придаточных корней на стеблях характерно для растений, обитающих в водоемах (*Elodea canadensis*, *Myriophyllum spicatum*, *Ludwigia palustris* и др.).

Придаточные корни играют очень важную роль при вегетативном размножении в естественных условиях. В процессе эволюции у растений выработалось много различных способов вегетативного размножения, причем для каждого из них характерен свой способ образования адвентивных корней. В широко распространенной группе растений, размножающихся корневищами, придаточные корни легко образуются на любой части корневища.

Яркий пример приспособления к окружающей среде показывает своеобразный способ вегетативного размножения у суккулентов, таких, как кактусы, клейнии, *Crassula* и др. Эти мясистые, сочные растения,

произрастающие в крайне суровых условиях пустынь, приспособились к вегетативному размножению путем формирования придаточных корней на легко обламывающихся побегах, из которых при благоприятных условиях вырастает новое растение (рис. 3, 4). Среди вегетативно размножающихся большое место занимают растения из сем. Liliaceae и сем. Amargyridaceae, размножающиеся луковицами. Как известно, луковица имеет

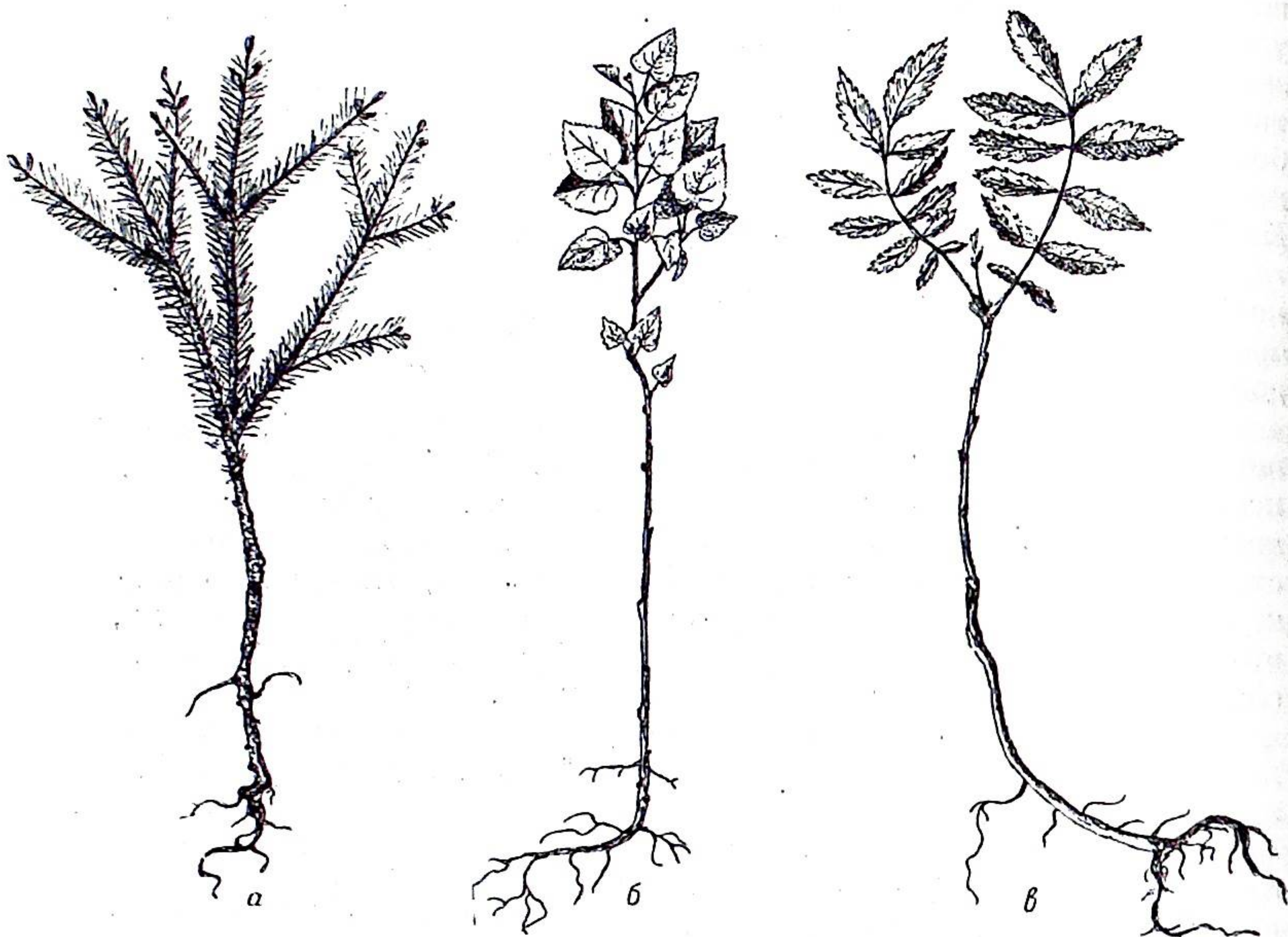


Рис. 2. Придаточные корни на стеблях молодых древесных растений:
а — ель; б — береза; в — рябина

сильно укороченный побег; междоузлия ее стебля сведены до минимума. Придаточные корни закладываются в стебле около каждого пучка листового следа.

В группе растений, размножающихся клубнями, заложение адвентивных корней может протекать различно. В одних случаях, как, например, у бегонии, гloxинии и цикламена, адвентивные корни возникают непосредственно на клубне, тогда как у картофеля придаточные корни развиваются только на стеблях и закладываются в тот момент, когда стебель еще не развился и находится в состоянии покояющейся почки.

У растений, размножающихся ползучими побегами, образование придаточного корня связано с появлением почки на специализированных однолетних побегах, отмирающих после сформирования молодого растения (*Fragaria vesca*, *Potentilla anserina*, *P. reptans*, *Ranunculus reptans*, *Glechoma hederacea*, *Saxifraga flagellaris*).

В группе древесных и кустарниковых растений, размножающихся отводками, наблюдаются различные способы укоренения. В одних случаях (скумпия, липа, бересклет, жимолость, сибирская пихта и др.) придаточные корни образуются на нижних ветвях в местах соприкосновения с почвой, особенно часто при засыпании их землей (Высоцкий, 1907;

Корш, 1907). В других случаях, как, например, у некоторых видов ежевик, образование придаточных корней происходит только на концах побега близ точки роста, также при условии соприкосновения растения с почвой (Вехов, 1948).

Весьма специфичен способ вегетативного размножения у растений путем образования выводковых почек.

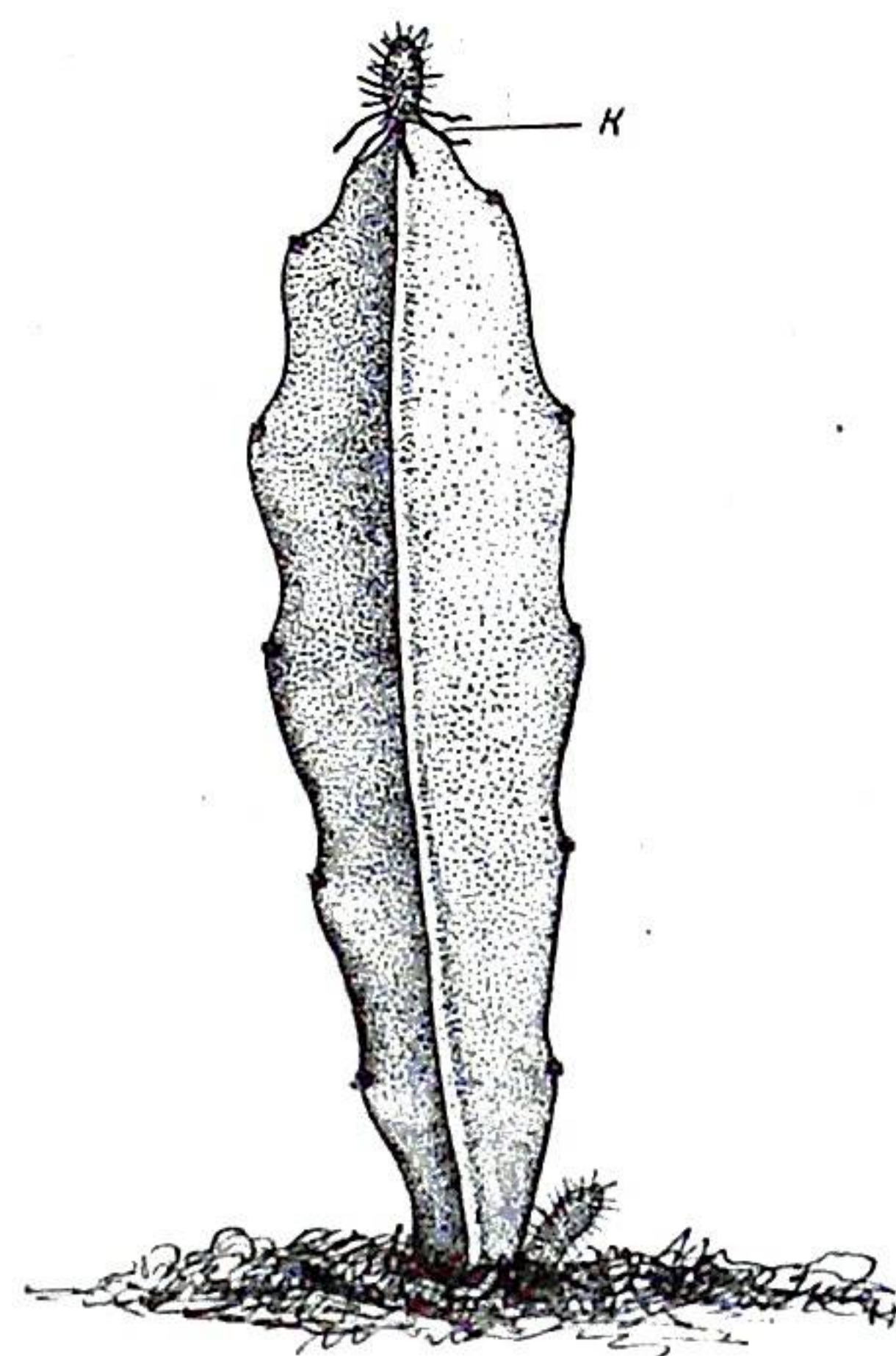


Рис. 3. *Phyllocactus hybrida*:
к — придаточные корни у основания молодого побега



Рис. 4. *Kleinia articulata*. Вегетативное размножение члениками стебля (по Кернеру):
к — корни

Выводковые почки могут формироваться или в пазухах листьев (*Den-taria bulbifera*, *Lilium tigrinum*, *Gagea bulbifera*, *G. persica*), или в соцветиях (*Poa bulbosa*, *Allium oleraceum*, *Polygonum viviparum*, *Crassula multicaeva* и др.). В этих случаях происходит формирование «вегетативных зародышей», которые имеют зачаточные листочки, корешки и точку роста стебля и легко отделяются от материнского растения.

Вегетативное размножение выводковыми почками особенно широко распространено у водных растений. *Utricularia*, *Aldrovanda*, *Hottonia* и др. образуют специальные плети, на концах которых закладываются выводковые почки. С наступлением осени почки отделяются от плети, опускаются на дно водоема и перезимовывают. Весной они прорастают и поднимаются вверх. Выводковые почки рдестов (*Potamogeton crispus* и др.) после зимовки прорастают на дне и образуют стебли, которые выходят на поверхность водоема.

Во всех приведенных примерах выводковые почки развиваются в самостоятельный организм только после отделения их от материнского растения. Известны случаи формирования выводковых почек внутри пластинки листа, как это имеет место у различных видов *Bryophyllum* (Naylor, 1932; Jarbrough, 1934; Мейер, 1925) и *Camptosorus rhizophyllus* (Jarbrough, 1936).

Такие листовые почки, находясь внутри ткани листа, могут оставаться некоторое время в покоящемся состоянии. По выходе из покоя листовые почки в процессе своего развития формируют маленькие

растеньица — детки, которые располагаются на поверхности листа. Интересный случай образования листовой почки наблюдается у *Crasula multicaeva* (Mc. Veigh, 1938). Здесь формирование почки происходит из клеток верхнего эпидермиса листа. Таким образом, сформированная почка оказывается лежащей на поверхности листа.

Иногда, как, например, у *Byrnesia Weinbergii* (Stoudt, 1934), в листьях имеются участки покоящейся недифференцированной меристемы, из которой в определенные периоды формируются побеговые почки и связанные с ними корешки. У *Tolmiea Menziesii* побеговые почки закладываются вблизи соединения пластинки листа с черешком, а корешки — в черешке листа, на некотором расстоянии от почки. Связь между почкой и корешком осуществляется позднее, в процессе их развития (Jarbrough, 1936). Следовательно, в данном случае развитие молодого растения на листе не связано с формированием «зародыша». Особенно широко в природе распространено образование деток на листьях папоротников. Купером было описано 45 видов папоротников, которые развивают на вайях почки.

Даже из такого далеко не полного описания основных типов адвентивных корней не трудно видеть, насколько широко развито в природе явление образования придаточных корней, как на стеблевых органах, так и на листьях, у растений, относящихся к разным систематическим группам. Способность к формированию растениями адвентивных корней различных типов стоит в связи с приспособлением к различным условиям существования. В зависимости от характера этих условий адвентивные корни могут выполнять различные функции.

Анализ вышеприведенных примеров различного функционального значения придаточного корня у разных растений показывает, что изменение функций этого органа в процессе эволюции протекало в основном по двум направлениям. Можно говорить о двух принципах филогенетического изменения адвентивных корней — принципе физиологической субституции и принципе смены функций (Северцов, 1939).

Первый может быть иллюстрирован на примере злаков, у которых уже в ранний период формирования растения адвентивные корни выполняют функцию главного корня. Принцип смены функций хорошо демонстрируется на таких примерах, как преобразование придаточных корней в корни-подпорки, в цепляющиеся органы у лазящих растений или в ассимилирующие корни.

Адвентивные корни у некоторых растений могут развиваться в определенные периоды жизни из ранее заложенных в стебле корневых меристем. Гравенитц и Ван-дер-Лек, работая с легко укореняющимися древесными и кустарниковыми растениями, обнаружили в их стеблях корневые меристемы и описали их под названием «корневые зачатки». Термин «корневые зачатки» является установившимся в современной литературе. Оба автора отмечали, что корневые зачатки возникают в стебле в местах, где сердцевинные лучи пересекают камбий. Такие корневые зачатки в течение длительного времени могут находиться в покоящемся состоянии (Правдин, 1938).

Образование корневых зачатков у ряда видов ив Правдин рассматривает как «закрепившуюся наследственно экологическую приспособляемость растения к длительному затоплению и ежегодному погребению значительной части стебля аллювиальными наносами». «Во время разлива реки, при высоком уровне полых вод, происходит задушение корневой системы в почве. В это время растения развивают добавочную корневую систему» (Правдин, 1947). Гравенитц обратила внимание на то, что имеющая корневые зачатки *Cornus alba* обитает во влажных условиях,

в то время как другие виды этого рода — *C. mas* и *C. sanguinea*, не имеющие корневых зачатков, являются обитателями более сухих мест. Повидимому, Гравенитц считает, что возникновение корневых зачатков есть результат влияния влажных условий существования растений. Таким образом, указанные авторы рассматривают корневые зачатки как специфические структурные новообразования, возникшие в результате приспособления растений к определенным условиям существования. Вследствие этого возникновение корневого зачатка не рассматривается в связи с общими закономерностями филогенетического развития придаточных корней у растений. Между тем, наряду с наличием у растений корневых зачатков, сформированных из недифференцированной меристемы, мы встречаемся с наличием у определенных растений корневых зачатков, имеющих уже дифференциацию тканей.

Так, например, Stokey (1907) описал специфический случай заложения и развития придаточных корней у *Lycopodium pithyoides*. У этого растения корневые зачатки закладываются в верхней части стебля около центрального цилиндра. Вскоре после своего заложения они, дорастая до середины коры, поворачиваются под прямым углом и продолжают развиваться вниз по стеблю внутри коры, иногда достигая в длину 25 см. В таком состоянии корни могут приостанавливаться в развитии до тех пор, пока не создадутся условия, благоприятные для развития по выходе их за пределы ткани стебля. Такие корни Stokey назвал корнями, задержанными в развитии.

В результате проведенного нами анатомического изучения корневых зачатков установлено, что существует целый ряд переходов от недифференцированного корневого зачатка, состоящего из меристемы, к нормально функционирующему придаточному корню. При этом выявились различные типы корневых зачатков, отличающихся не только степенью дифференциации тканей, но также и характером их происхождения. Всего нами было исследовано 34 вида растений, имеющих корневые зачатки; из них 19 видов двудольных, 13 — однодольных и 2 — папоротникообразных. Корневые зачатки обнаружены как у древесно-кустарниковых, так и у травянистых видов.

Переходим к рассмотрению результатов анатомического анализа заложения и развития корневых зачатков у изученных видов растений.

Ribes (смородина). Заложение корневых зачатков и их развитие происходят однотипно у исследованных нами шести видов рода *Ribes* (*Ribes ussuriense*, *R. vulgare*, *R. aureum*, *R. hispidulum*, *R. nigrum* var. *sibiricum*, *R. nigrum* var. *pauciflorum*).

Корневые зачатки возникают на однолетних, еще зеленых побегах. Обычно они закладываются против наиболее широких лучей, из клеток, продуцируемых камбием, но еще не дифференцированных в клетки паренхимы. Первоначальные деления клеток при заложении корневой меристемы происходят в тангенциальном направлении (рис. 5). Несколько позднее клетки делятся и в радиальном направлении. Наряду с делением клеток корневого зачатка происходит радиальное деление и клеток луча, против которого располагается корневой зачаток. Благодаря этому сердцевинный луч становится еще более широким. Нередко можно видеть деления клеток паренхимы, примыкающей к корневому зачатку. Корневой зачаток, развиваясь, может доходить до середины коры ветки; но, как правило, дифференциации клеток меристемы до момента отчленения ветки от растения или пригибания ее к земле, не наступает. Следовательно, развитие корневого зачатка у смородины, так же как у ив и тополей, останавли-

вается на ранней фазе, т. е. в фазе меристемы без последующего преобразования ее клеток в элементы проводящей системы. Корневой зачаток смородины имеет овальную или грушевидную форму.

Rubus laurocerasus (лавровишня). Первых этапов формирования корневых зачатков у лавровишни проследить не удалось. На рис. 6 показан поперечный срез ветки лавровишни с корневым зачатком, расположенным над перициклическими волокнами. Такое расположение корневого

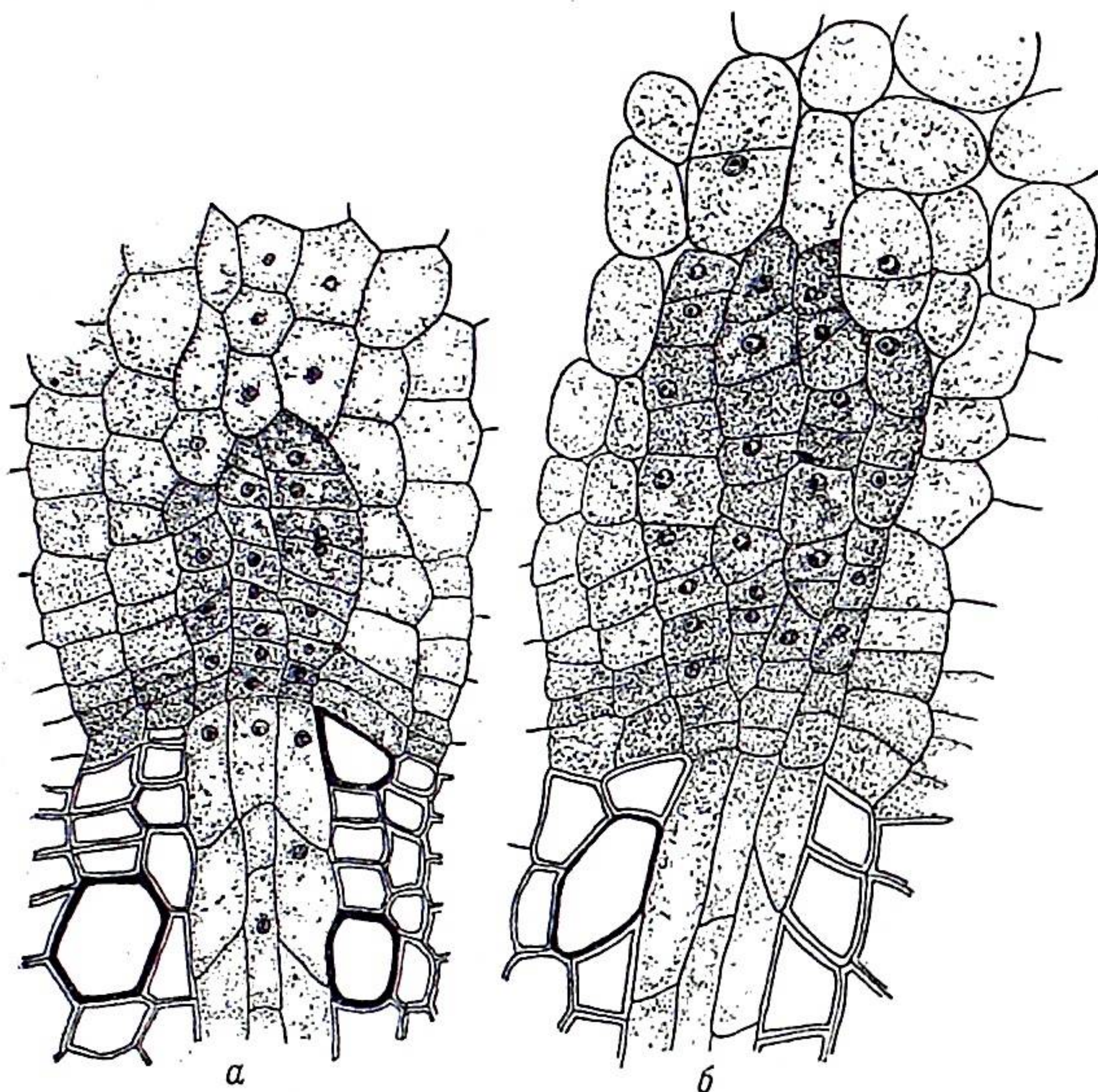


Рис. 5. Корневые зачатки в стебле черной смородины:

а — начальные этапы формирования зачатка; видны только тангенциальные деления; б — дальнейшее развитие зачатка; над меристемой зачатка видны деления в клетках паренхимы

зачатка дает возможность считать его происхождение перициклическим. Ниже корневой меристемы в лубяной части стебля видно большое количество трахеид, которые соединяют корневой зачаток с проводящей системой стебля.

Таким образом, корневой зачаток лавровишни отличается от корневого зачатка смородины тем, что, будучи меристематическим, уже имеет трахеидную связь с проводящей системой стебля.

Solanum dulcamara (паслен сладко-горький). Формирование корневых зачатков в стебле паслена происходит из клеток недифференцированного луба. На рис. 7 показан поперечный срез стебля. Здесь виден корневой зачаток овальной формы, состоящий из меристемы. В основании его среди меристемных клеток лежат крупные трахеиды, которые непосредственно примыкают к древесине стебля. Заложение корневого зачатка не всегда связано с сердцевинными лучами. В стебле паслена лучи узкие, однорядные и никогда не расширяются против зачатка. Нередко развитие зачатков осуществляется против чечевичек, но это не является закономерным, так как корневые меристемы также часто возникают вдали от чечевичек. Корневые зачатки *S. dulcamara* достигают больших размеров, но

остаются меристематическими. По своей морфологии корневой зачаток паслена сходен с зачатком лавровишни. Оба они состоят из меристемы, и формирование трахеид происходит до развития в зачатке других элементов проводящей системы. Но происхождение этих зачатков различно: у лавровишни они перициклического происхождения, а у паслена они возникают из клеток недифференцированного луба. Происхождение трахеид также

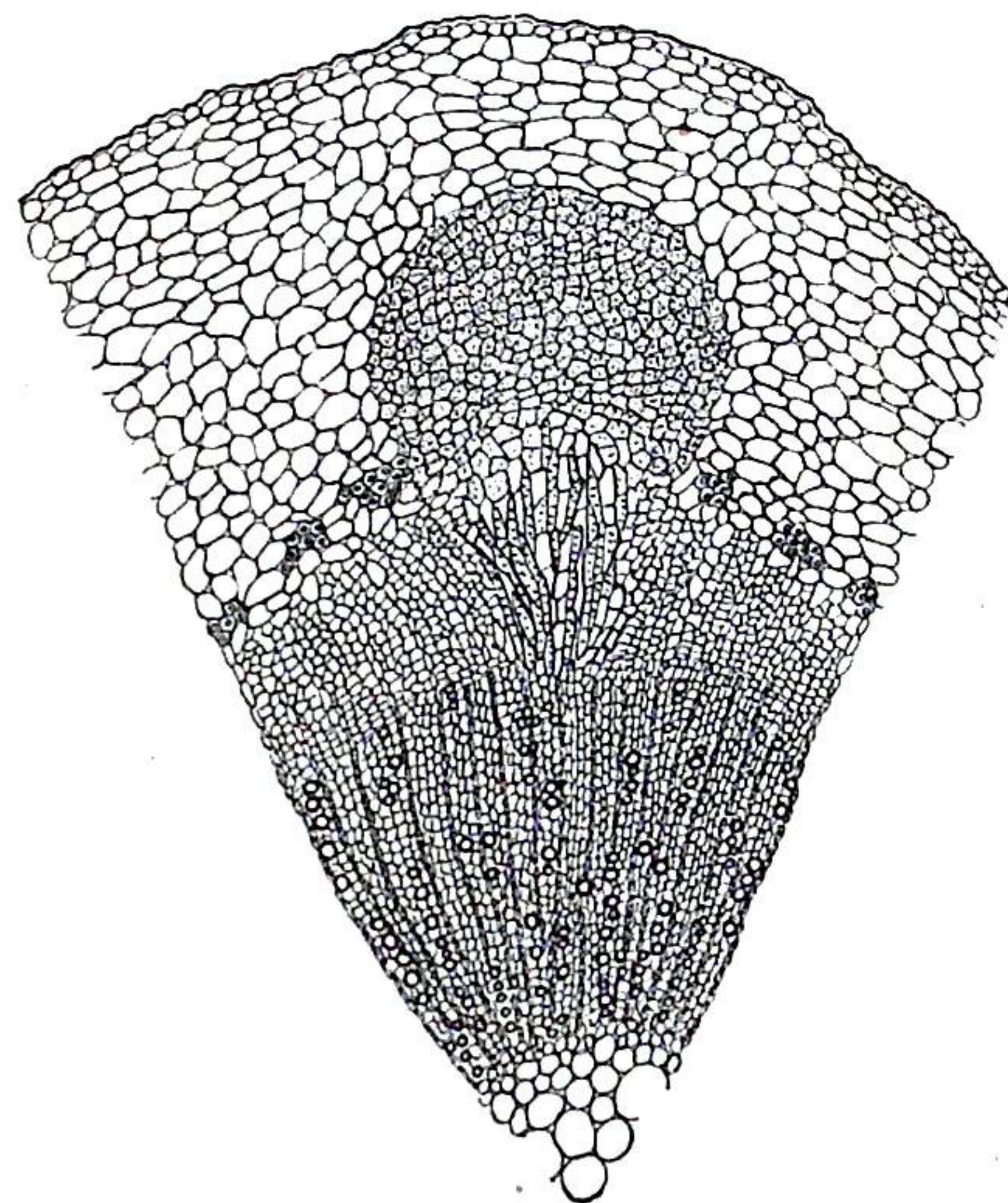


Рис. 6. Поперечный срез ветки лавровишни с корневым зачатком

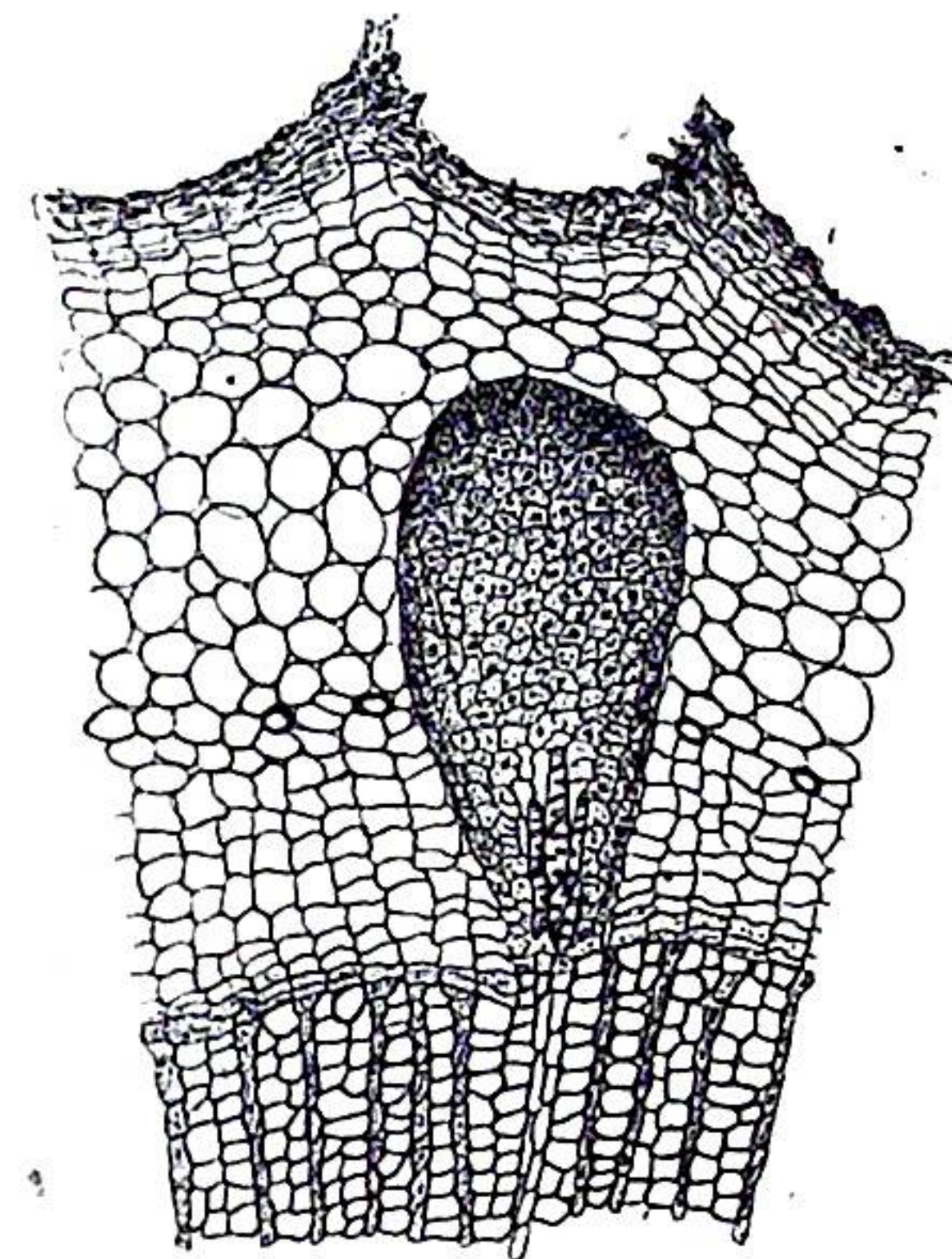


Рис. 7. Поперечный срез ветки *Solanum dulcamara*. Корневой зачаток сформировался против чечевички. В основании зачатка крупные трахеиды

различно: у лавровишни они возникают в лубяной паренхиме, а у паслена образуются из клеток меристемы самого зачатка.

Nerium oleander (олеандр). Заложение корневых зачатков у олеандра происходит на молодых ветках. Наиболее часто оно осуществляется в зоне камбиальной деятельности. Корневая меристема может возникнуть или против луча, или между лучами.

На рис. 8 показан поперечный срез ветки олеандра. Здесь видно заложение корневого зачатка в зоне камбия. Зачаток состоит из неоднородной ткани. У его основания клетки несколько удлиненные, примыкающие к древесине стебля. Из этих клеток в дальнейшем образуются трахеиды, соединяющие корневой зачаток с проводящей системой стебля.

Верхняя часть зачатка состоит из мелких меристематических клеток. Эта часть зачатка является основной тканью, из которой позднее формируются корневой чехлик и прокамбий, дающий проводящую систему. В стеблях этого растения корневые зачатки могут возникать и в области перицикла, около перициклических волокон (рис. 9). В этом случае связь между корневым зачатком и сосудистой системой осуществляется, как и в первом случае, посредством трахеид, но послед-

ние формируются не из клеток зачатка, а из примыкающих к нему паренхимных клеток стебля. Наблюдения показали, что такой тип формирования корневых зачатков у олеандра наблюдается довольно редко. Формирование трахеид у данного объекта происходит после формирования проводящей системы зачатка. Часто развитие корешков прекращается только после выхода их на поверхность ветки, где они образуют маленькие бугорочки. В таком виде задержавшиеся в развитии корешки могут оставаться долгое время в покоем состоянии.

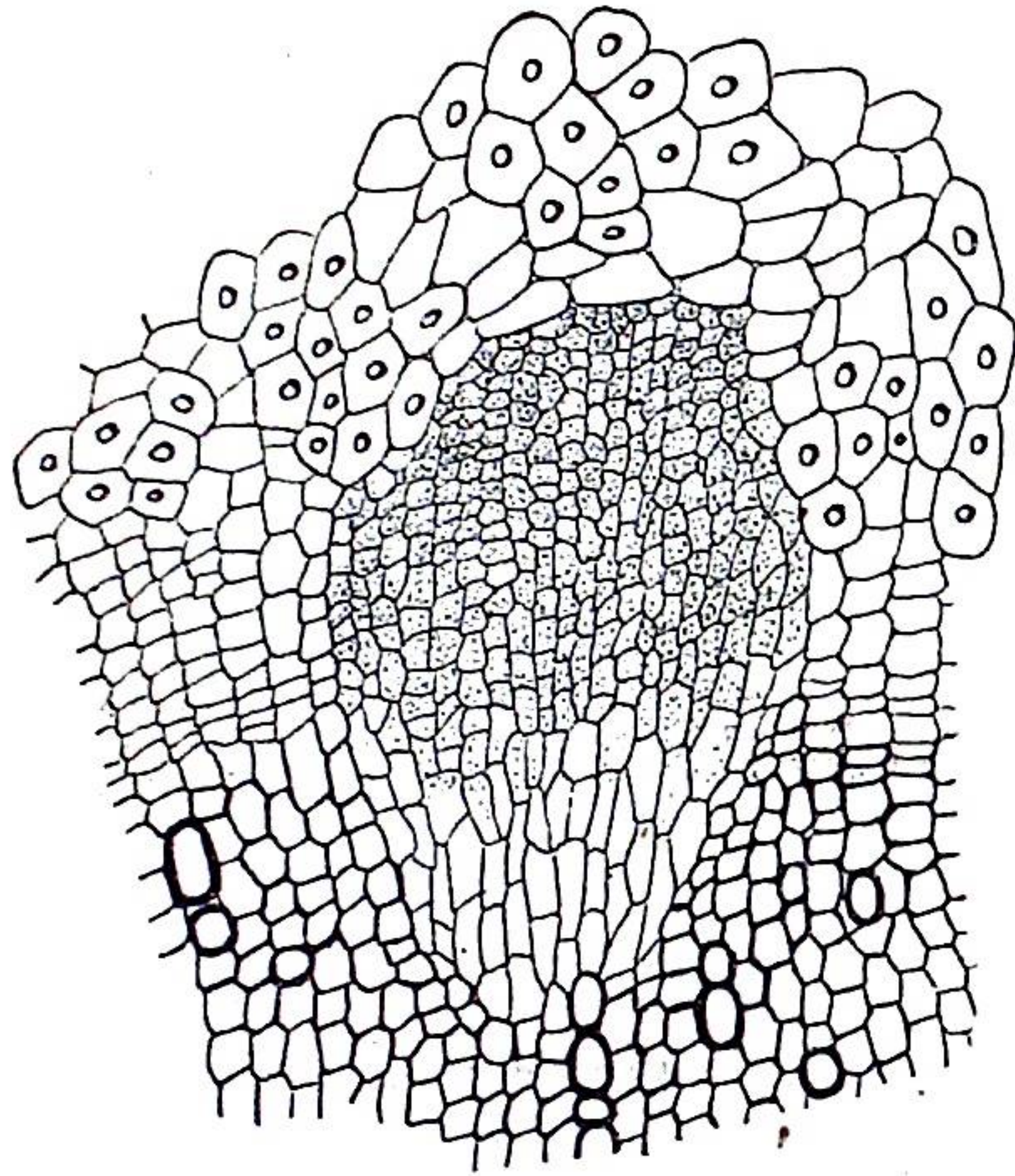


Рис. 8. Корневой зачаток олеандра, заложившийся в зоне камбия. Кольцо камбия прервано

прекратилось, тогда как по краям зачатка камбий продолжал продуцировать элементы древесины. Корневой зачаток заложен против луча, который в месте соприкосновения с ним несколько расширился.

Трахеидная связь корневого зачатка с проводящей системой стебля осуществляется до начала формирования проводящей системы в корневом зачатке.

Chrysanthemum hybridum coreanum (хризантема). Корневые зачатки хризантемы были обнаружены у основания нижних веток. На поперечном срезе ветки хризантемы (рис. 11) видны два корневых зачатка, имеющих уже сформированную проводящую систему. У одного из них хорошо заметен кармашек.

Морфологически эти зачатки сходны с зачатками гречихи. Видимо, они также возникли в камбии. Камбиальное кольцо нарушено, и против корневых зачатков типичная древесина не образуется. В их основании присутствует большое количество трахеид, соединяющих проводящую систему зачатка с проводящей системой стебля. Корневые зачатки останавливаются в развитии после образования в них протоксилемы. На поверхность стебля они не выходят, а остаются в коре. Интересно отметить, что возникновение корневых меристем часто связано с повреждением очень хрупких нижних веток растения. После надлома в ветках образуется раневая ткань в результате разрастания паренхимы

Polygonum vulgare (гречиха). Корневые зачатки у гречихи присутствуют только в нижней части стебля, на расстоянии 5—6 см от уровня почвы. На рис. 10, где представлен поперечный срез стебля гречихи, видно, что зачаток только в верхней и средней частях состоит из меристематической ткани. В нижней части и с боков располагаются многочисленные мелкие трахеиды, которые примыкают к древесине стебля. Корневой зачаток гречихи оказывается погруженным в древесину стебля. Повидимому, подобная структура могла возникнуть при условии, что корневая меристема заложилась непосредственно в камбиальном слое. В этом случае после заложения корневой меристемы камбиальное кольцо оказалось нарушенным. На участке, где сформировался корневой зачаток, образование древесины

кору. Обычно под такой тканью в зоне камбия наблюдается большое количество корневых зачатков.

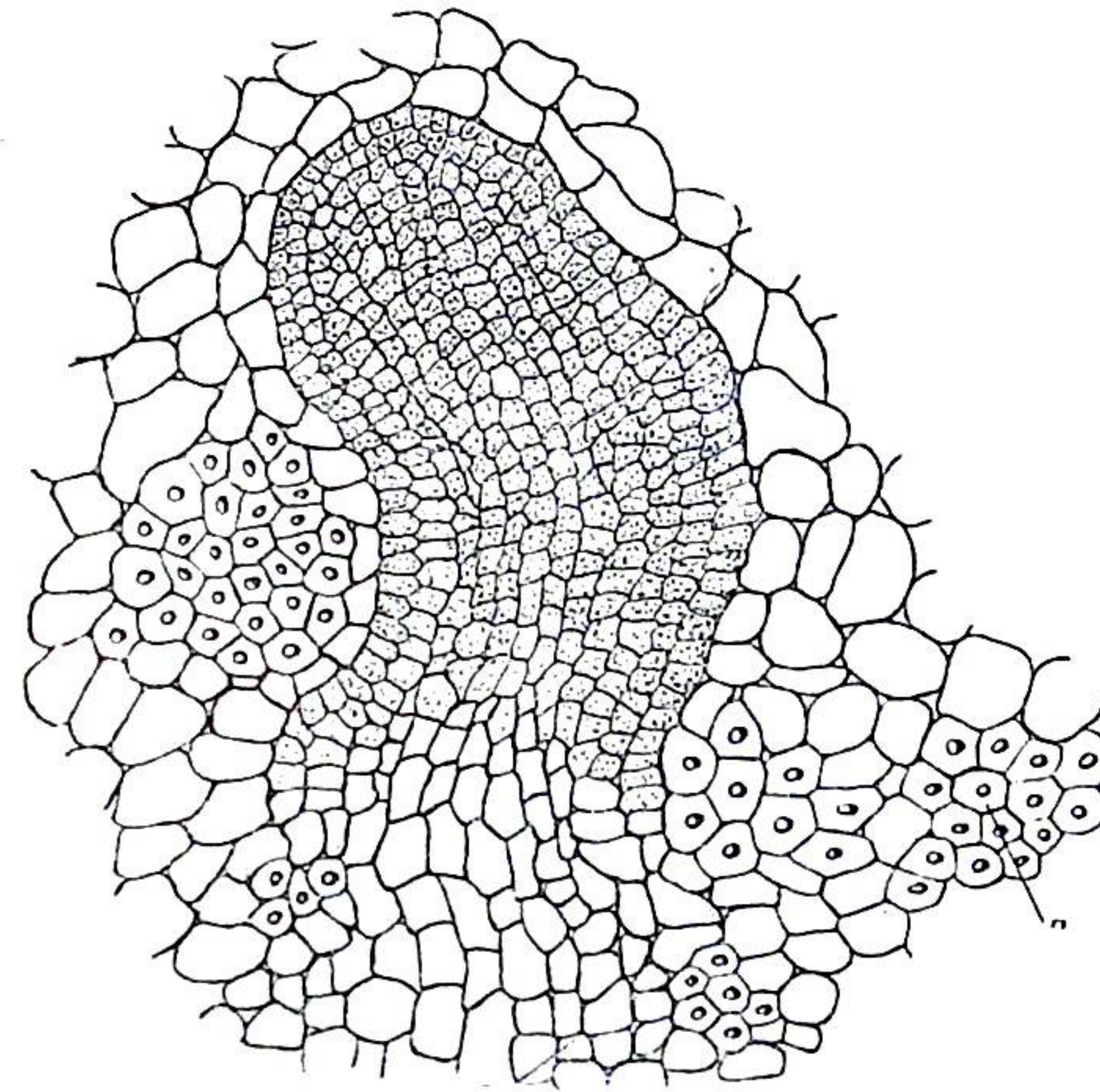


Рис. 9. Корневой зачаток олеандра, возникший из перикамбия
n — перикамбиальные волокна; л — луб

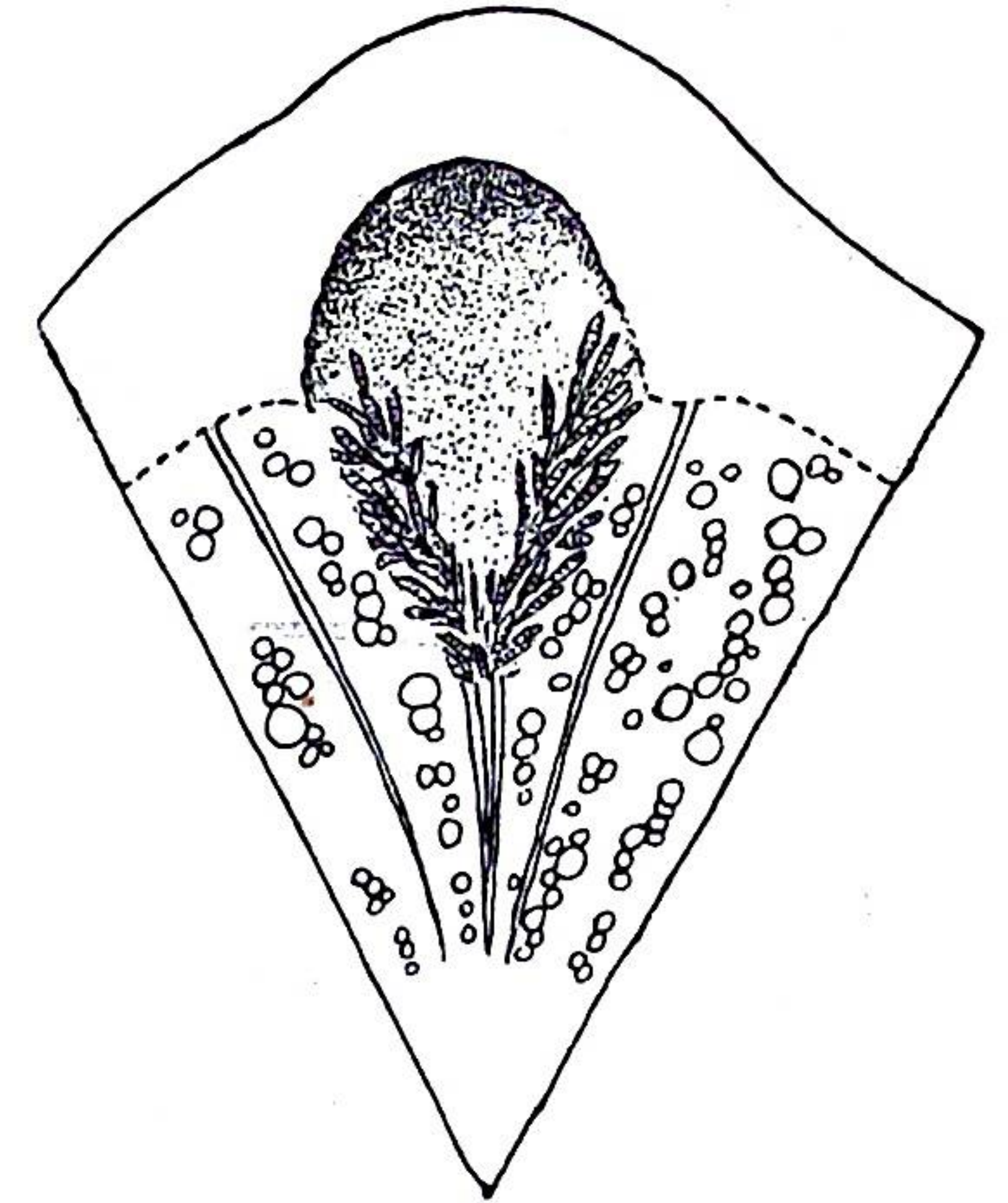


Рис. 10. Поперечный срез нижней части стебля *Polygonum vulgare*. Корневой зачаток до половины погружен в древесину. Кольцо камбия, прервано. В основании зачатка многочисленные трахеиды.

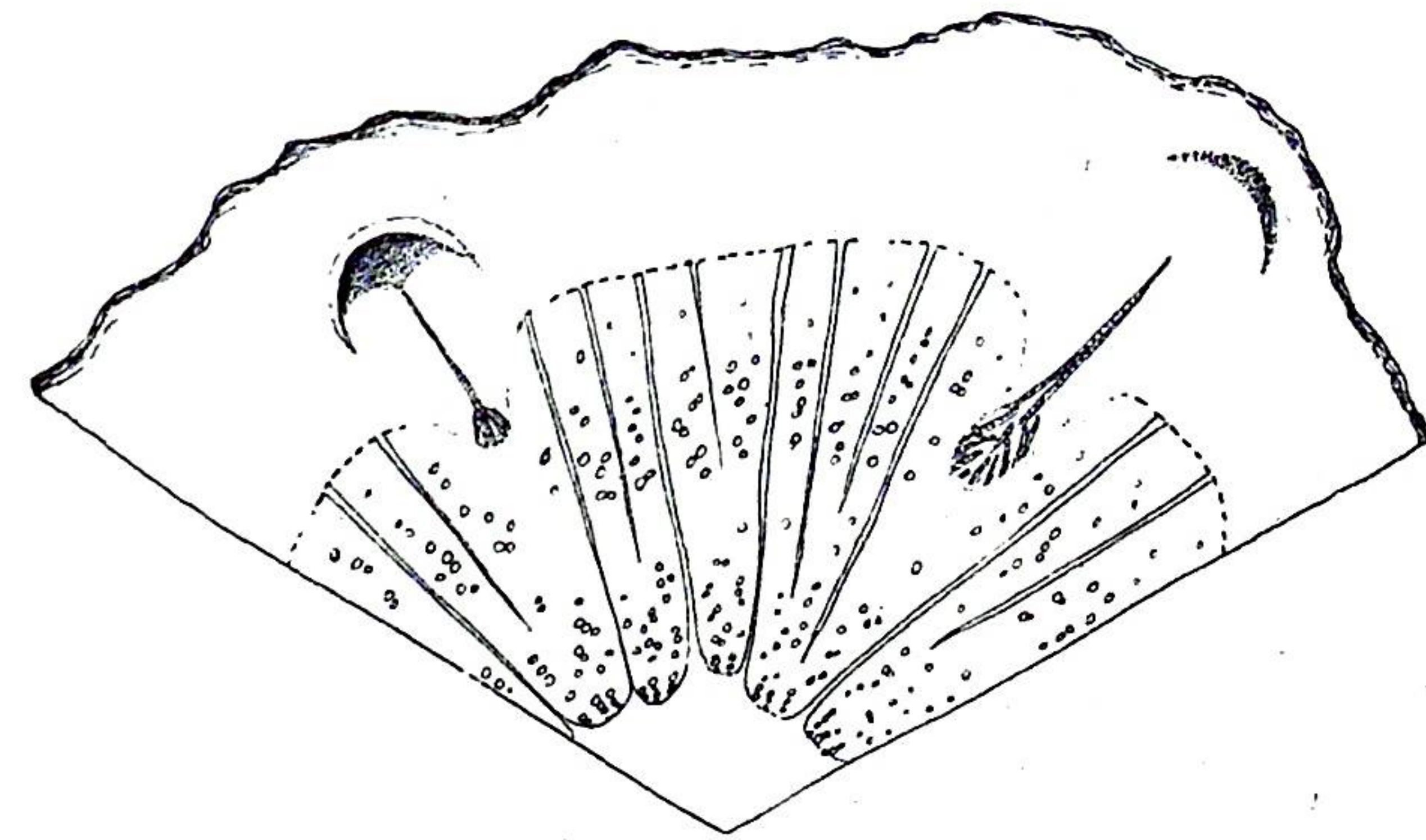


Рис. 11. Поперечный срез ветки *Chrysanthemum hybridum coreanum* с корневыми зачатками

Solanum lycopersicum (томат). У томата наблюдается заложение многочисленных корневых зачатков почти по всей длине стебля и веток. Первые корневые меристемы обнаруживаются в нижней части стебля у месячного растения; формирование их происходит в молодой флоэмной паренхиме,

вблизи камбия, против сердцевинных лучей. В процесс формирования корневого зачатка может вовлекаться лучевая паренхима. Корневые зачатки в стебле томата достигают больших размеров; дифференциация тканей доходит до протоксилемы, после чего формируются соединительные трахеиды.

Несмотря на свои значительные размеры, корневые зачатки доходят только до покровных тканей стебля, сильно их вытягивают и, образуя многочисленные, довольно крупные бугорки, останавливаются в развитии, не выходя на поверхность стебля.

Дальнейшее развитие корешков из корневых зачатков связано только с отчленением побега или засыпанием его землей.

Solanum tuberosum (картофель). Заложение корневых зачатков у картофеля происходит только на стеблях; на клубнях они никогда не образуются. Как правило, корневые меристемы закладываются очень рано. На продольном срезе через почку (глазок) видны неразвившиеся еще листочки почки, к которым от клубня подходят проводящие пучки (рис. 12). Около проводящих пучков почки видны меристематические корневые зачатки. В таком покоящемся состоянии

корневая меристема может находиться долгое время. Развитие корешков из нее наступает после пробуждения почки. Нередко из пробудившейся почки вырастает этиолированный побег, а у его основания образуется большое количество корешков. В узлах такого побега присутствуют корневые зачатки, которые закладываются в почечной щели около боковой почки.

Зачатки посредством трахеид соединяются с одной стороны с проводящей системой боковой почки, а с другой — с проводящей системой стебля. На стеблях взрослого растения корневые зачатки присутствуют в нижней его части.

Ranunculus asiaticus, подобно георгине, имеет клубневидно-утолщенные корни, но значительно меньших размеров. Осенью, к концу вегетации, в верхней части укороченного стебля закладываются почки, из которых на следующий год развиваются розетки листьев и цветоносные побеги. Анатомический анализ показал, что заложение корневых зачатков у этого растения протекает аналогично тому, как это происходит у картофеля.

На продольном срезе через почку *Ranunculus asiaticus* (рис. 13) у основания побеговой почки видны два меристематических корневых зачатка; проводящих тканей в них еще нет. Повидимому, корневые зачатки будут находиться в покоящемся состоянии до момента пробуждения почек.

Begonia semperflorens. У этого растения корневые зачатки заклады-

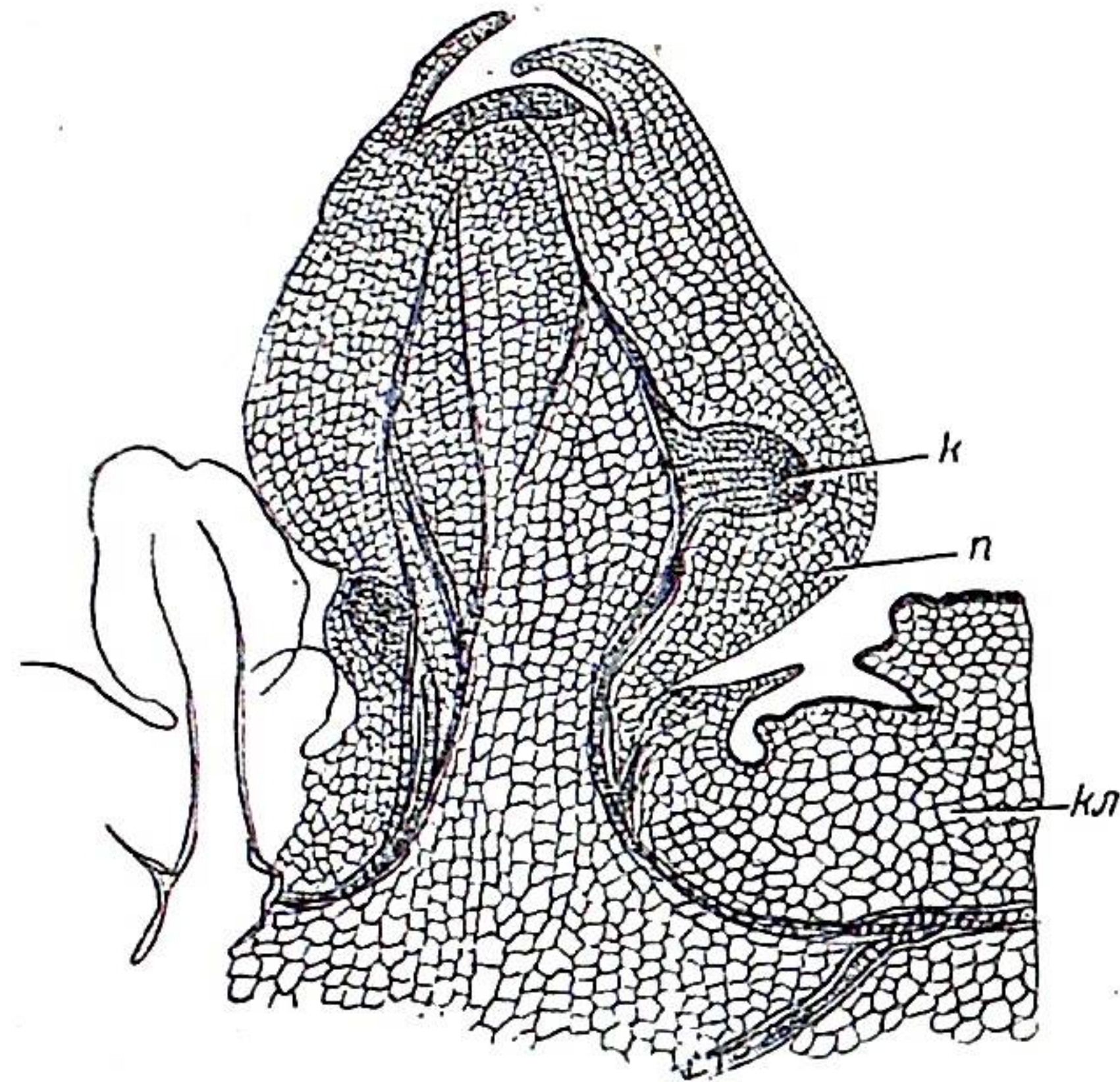


Рис. 12. Продольный срез через почку картофеля:

п — почка; кл — клубень; к — корневой зачаток.

ваются в стеблях в области межпучкового камбия, вблизи от проводящих пучков. На поперечном срезе стебля *Begonia semperflorens* (рис. 14) видны



Рис. 13. Продольный срез почки *Ranunculus asiaticus*. В основании почки располагаются корневые зачатки

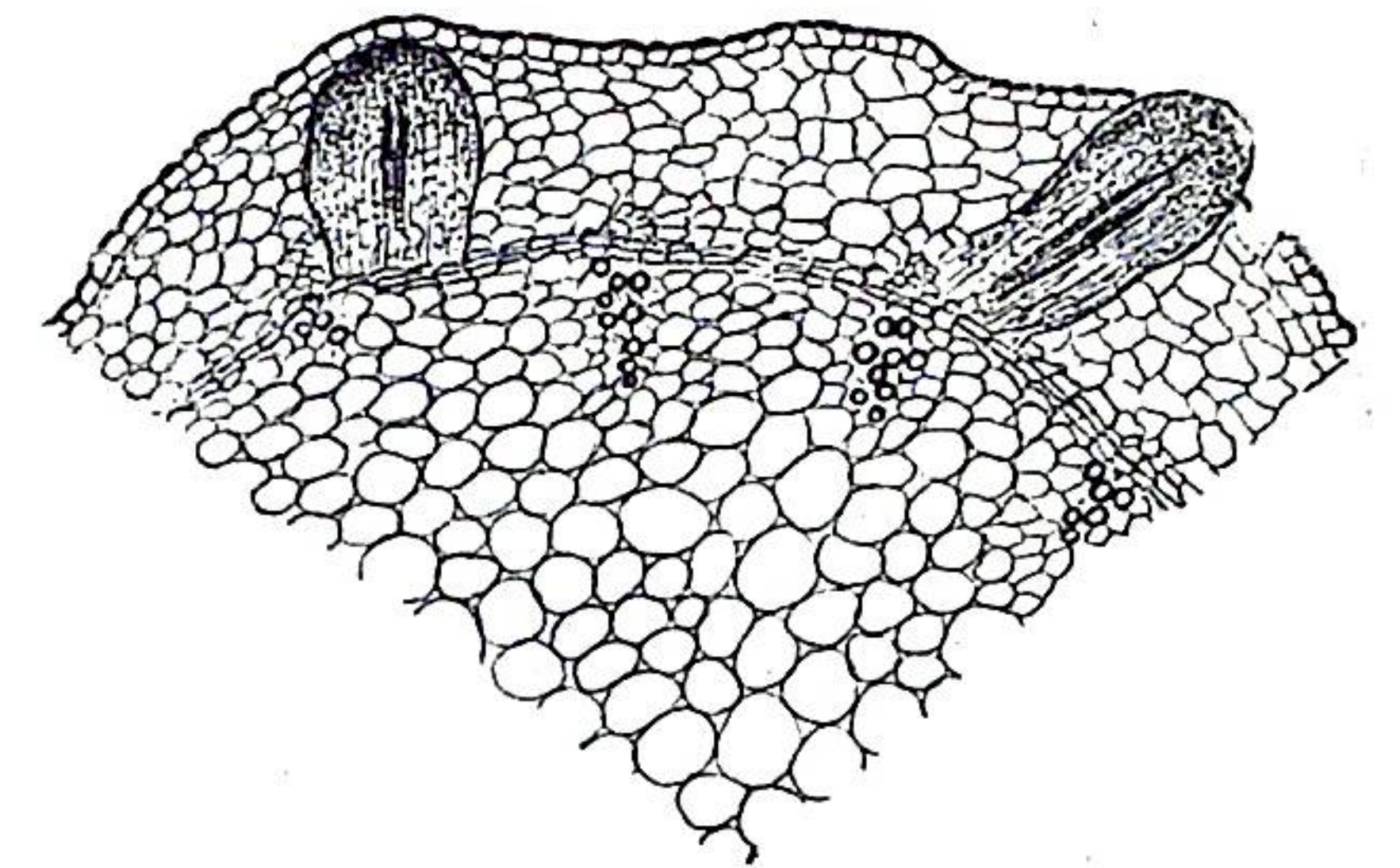


Рис. 14. Поперечный срез стебля *Begonia semperflorens*. Корневые зачатки располагаются сбоку проводящих пучков

два корневых зачатка, имеющих сформированную проводящую систему. Один из них прошел через кору и, прорвав ее, вышел наружу. Обычно большинство корневых зачатков выходит на поверхность стебля и образует маленькие темные бугорочки. В таком состоянии они задерживаются в развитии.

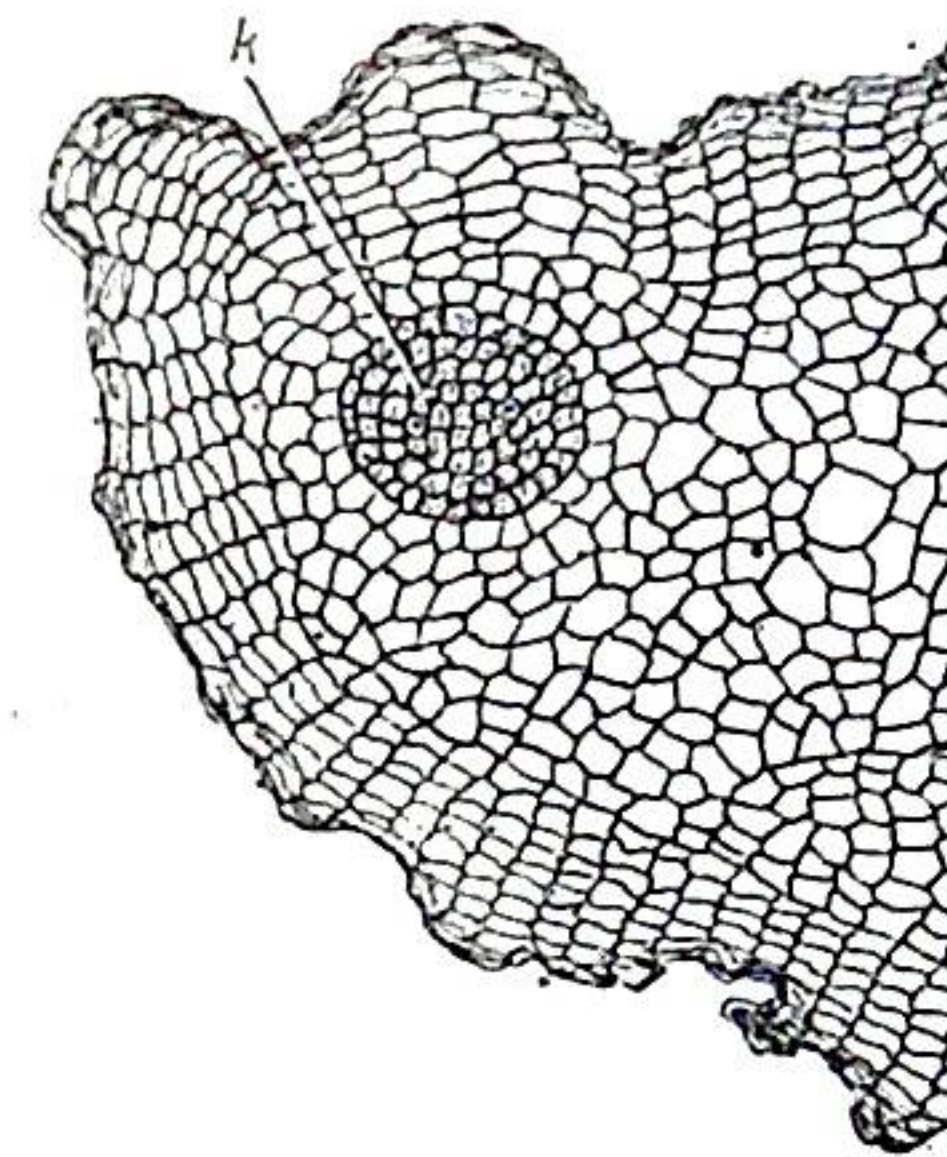


Рис. 15. Поперечный срез клубня *Begonia multiflora* с меристематическим корневым зачатком (к)

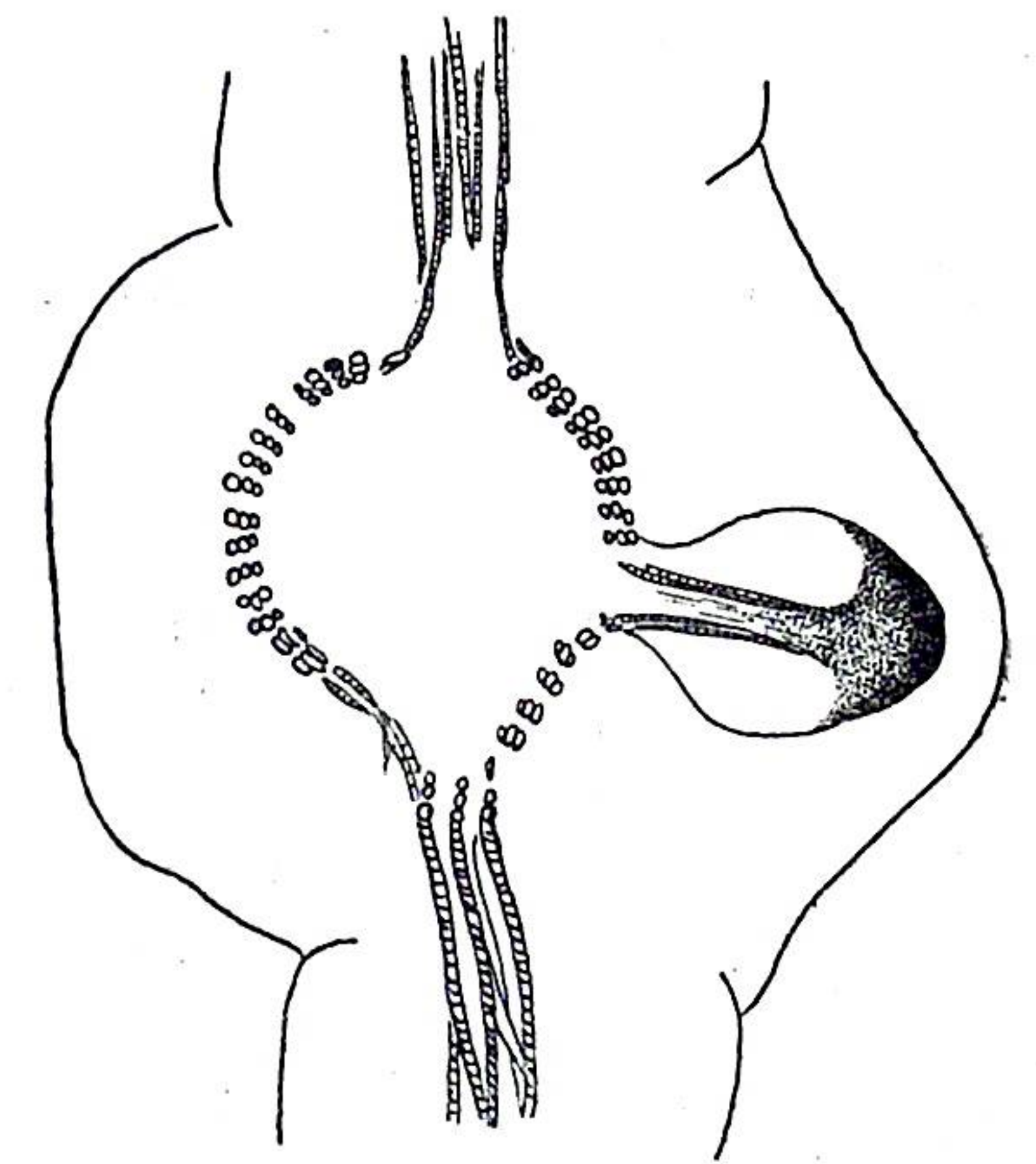


Рис. 16. Поперечный срез узла *Begonia radicans*. Корневой зачаток сильно вытягивает коровую часть стебля

У клубневой *Begonia multiflora*, в отличие от картофеля, заложения корневых зачатков на стеблях не наблюдается, тогда как на клубнях во время зимнего покоя их закладывается большое количество.

До момента пробуждения клубня корневые зачатки остаются меристематическими (рис. 15).

Cerapegia radicans и *C. Woodii* корневые зачатки образуют только в узлах, несколько ниже точки роста. На поперечном срезе узла *C. radicans* (рис. 16) видно, что заложение корневого зачатка происходит около проводящих пучков центрального цилиндра, между входящими в него листовыми следами.

Внутри зачатка располагаются спиральные сосуды. Корневой зачаток в процессе своего роста продвинулся в кору и сильно вытянул ее периферическую часть. В таком состоянии он может задержаться в развитии, не выходя на поверхность стебля. Его присутствие обнаруживается благодаря образовавшемуся между двумя листьями большому бугорку.

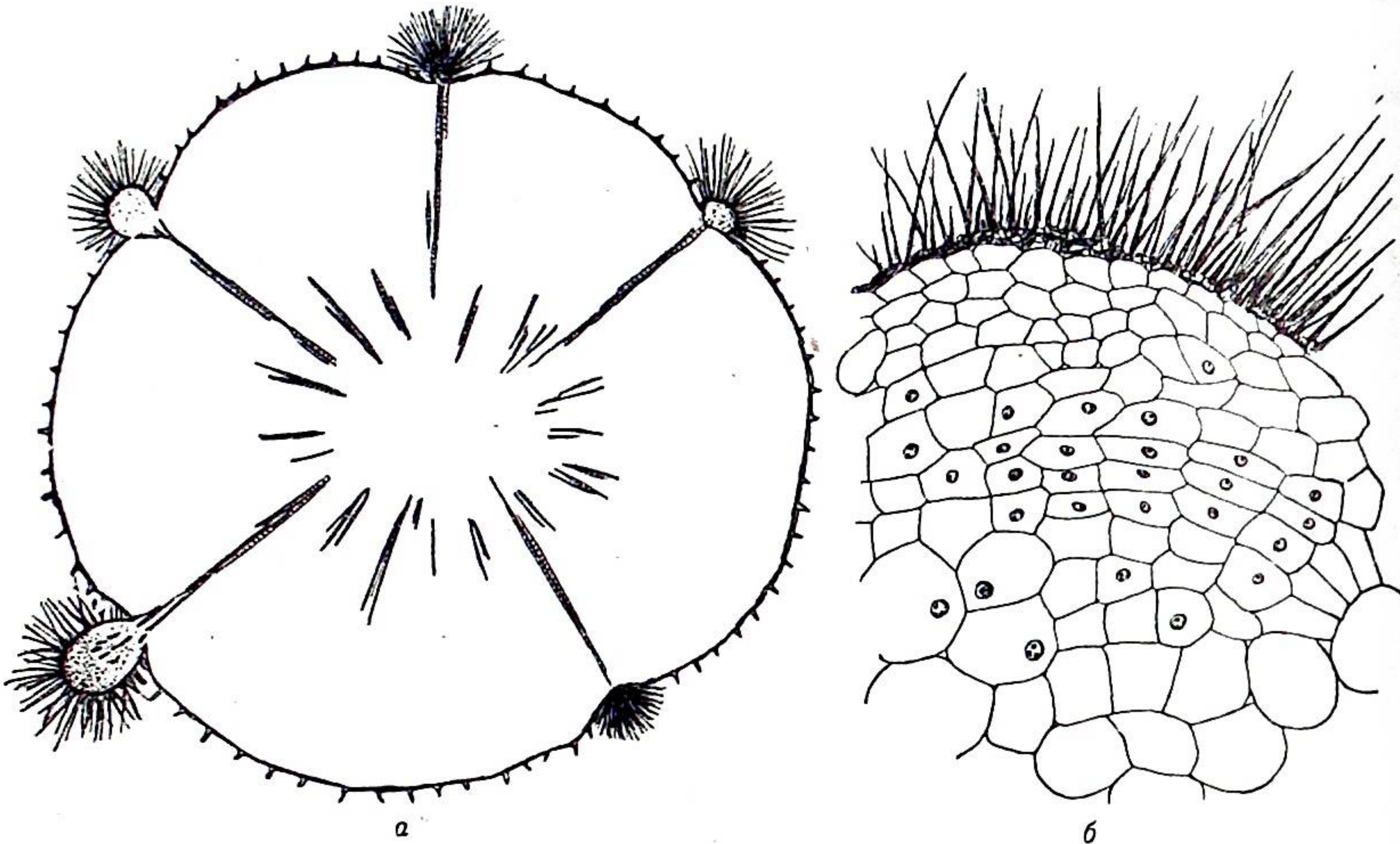


Рис. 17. Анатомическое строение ветви *Opuntia vulgaris*:

а — поперечный срез нижней части ветки; б — продольный срез бугорка, в котором происходит деление клеток

При значительной влажности в помещении корневой зачаток прорывает кору и становится воздушным корнем.

Сходную анатомическую картину можно наблюдать и в узле стебля *C. Woodii* (см. рис. 23). В отличие от *C. radicans* здесь не происходит вытягивания коры над корневым зачатком.

Opuntia vulgaris. У кактусов рода *Opuntia* возникновение придаточных корней и побегов связано с бугорками, где локализируются железистые волоски.

Анатомический анализ показал следующую картину строения побега опунции и, в частности, строения бугорка, где происходит формирование адвентивных органов. На поперечном срезе нижней части ветки *Opuntia* (рис. 17) в центре видны проводящие пучки центрального цилиндра. От них к периферии тянутся отдельные сосудистые тяжи. По периферии среза видны бугорки, покрытые плотным слоем бурой ткани, сверху которой располагаются многочисленные волоски. Величина бугорков различна. Одни из них едва выступают над поверхностью среза, а другие достигли уже значительных размеров. При большом увеличении можно видеть,

что бугорки состоят из ткани типа паренхимы, но клетки ее значительно мельче клеток основной паренхимы стебля. Чем меньше размеры бугорка, тем клетки его мельче, с возрастом бугорка увеличиваются и его клетки. Рост бугорка осуществляется не только путем увеличения его клеток, но и путем их деления. В верхней части бугорка было обнаружено деление целого ряда клеток, которые показаны на рисунке.

Когда бугорок становится достаточно большим, в его ткани возникают трахеиды, примыкающие к сосудистым тяжам, идущим от центра. Позднее в бугорке появляются кольчатые сосуды.

При наступлении соответствующих условий рост бугорка усиливается, поверхностная ткань разрывается, и наружу появляется адвентивный орган. Если бугорок попадает на почву, из него вырастает корешок, а если он остается в воздушной среде, то в этом случае образуется стеблевой побег.

Следовательно, в стеблях кактусов нет типичных корневых зачатков, из которых развиваются придаточные корни, но здесь имеется неспециализированная активная ткань, из которой, в зависимости от условий, развиваются или придаточный корень или боковой побег.

Tradescantia (традесканция). Корневые зачатки на стеблях *Tradescantia* возникают очень рано в онтогенезе растения. Заложение их связано с молодыми формирующимися узлами, так что корневые зачатки присутствуют на всем протяжении стебля от основания до точки роста. Анатомическое изучение показало, что корневые меристемы закладываются против пазухи листа, несколько выше узловое сплетение проводящих пучков стебля. Формируются они из клеток перицикла. Обычно у однодольных растений перицикл плохо различим или отсутствует, но в данном случае удалось отчетливо проследить образование корневой меристемы от первых делений клеток перицикла.

На рис. 18, а показана группа клеток перицикла, где видны единичные тангенциальные деления. На рис. 18, б видна уже большая группа меристематических клеток, включившихся в формирование корневого зачатка. В нижней части меристематической ткани заметны только тангенциальные деления, тогда как клетки в верхней части делятся уже во всех направлениях. Видно, что в формирование корневого зачатка вовлекается большое число клеток перицикла. На рис. 18, в показан оформившийся корневой зачаток, который имеет массивный корневой чехлик. Последний, повидимому, был сформирован клетками, расположенными выше перицикла. По расположению этот слой соответствует эндодерме. Но в данном случае эндодерма не имеет четкой отграниченности от клеток перицикла и коры. С боков зачатка ниже области перицикла расположены группы трахенд, которые в дальнейшем будут контактировать с проводящей системой зачатка и с проводящими пучками стебля.

После возникновения проводящей системы последующее развитие зачатка стоит в непосредственной связи с условиями, в которых развивается растение. Если растение культивируется в сухих комнатных условиях, корневые зачатки задерживаются в развитии, будучи еще в стебле или сразу по выходе их на поверхность стебля. Если же растение развивается в теплых и влажных условиях теплицы, корневые зачатки могут без задержки развиваться в воздушные корни. Подобная картина развития воздушных корней из корневых зачатков в зависимости от условий культуры растений уже была отмечена выше у *Cerapegia*.

Zea mays (кукуруза). На стеблях кукурузы придаточные корни возникают очень рано в процессе ее онтогенеза. Первые адвентивные корни появляются вскоре после прорастания семени. Согласно литературным

данным, в первом междоузлии они возникают в периклической области, а в более высоко расположенных узлах — в меристематической базальной части междоузлия.

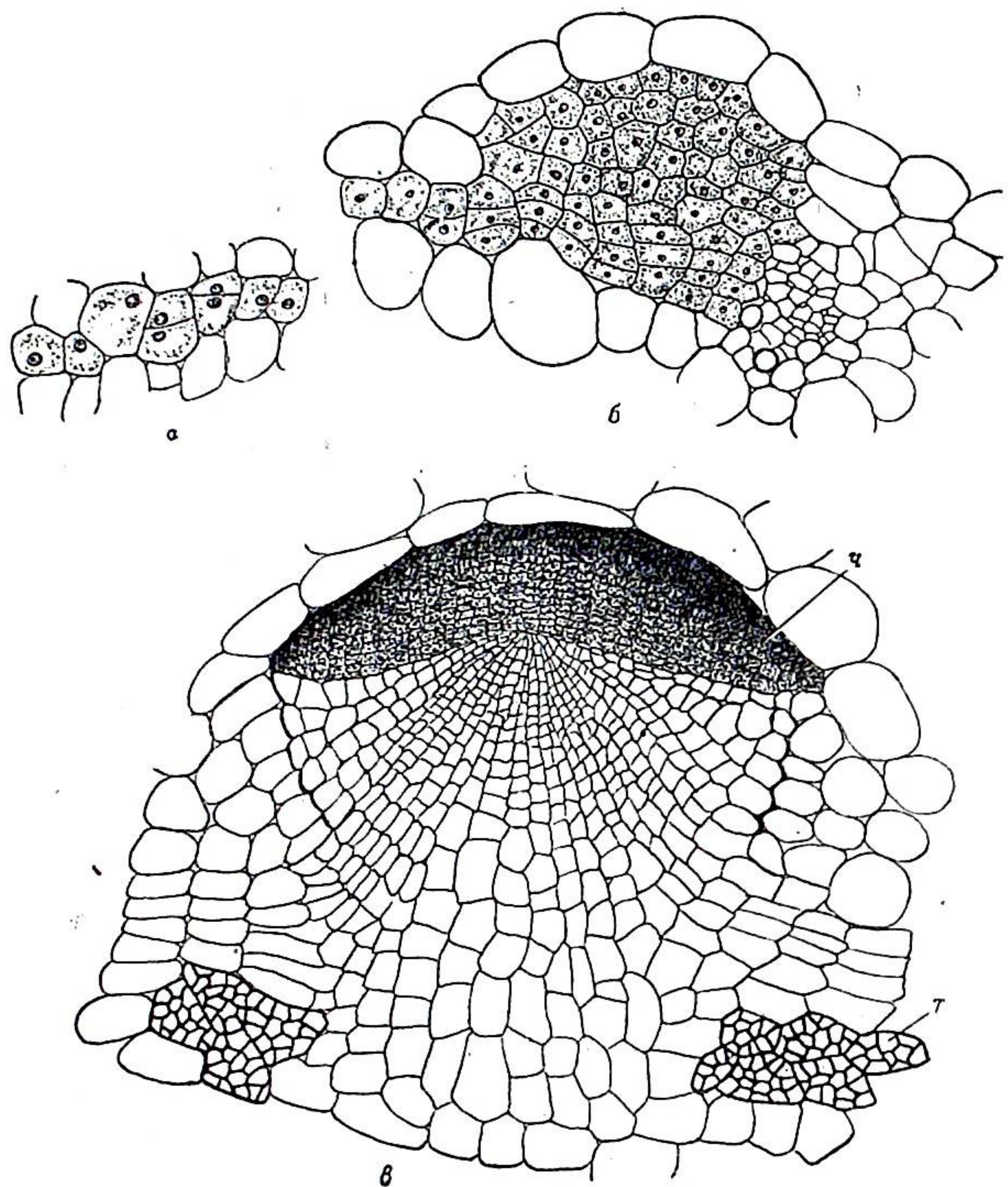


Рис. 18. Схема последовательного развития корневых зачатков в стебле *Tradescantia*:

a — деление клеток перипикла; *b* — группа недифференцированных меристематических клеток; *c* — корневой зачаток, где произошла начальная дифференциация клеток меристемы. Сверху виден крупный корневой чехлик — *ч*. У основания зачатка расположены две группы трахеид — *T*.

Наши наблюдения показали, что развитие адвентивных корней на стеблях кукурузы происходит до 4-го узла. В последующих узлах адвентивные корни находятся в задержанном состоянии, т. е. являются типичными корневыми зачатками.

Корневые зачатки формируются в меристематической ткани, которая по расположению сравнима с перикликом. На поперечном срезе узла стебля кукурузы (рис. 19) видны корневые зачатки, расположенные вблизи от проводящих пучков; проводящей системы они еще не имеют, а состоят из меристематической ткани. Соединительных трахеид также нет. Аналогичную картину задержанных в развитии адвентивных корней можно наблюдать в узлах любого злака. Так, например, нами было отмечено наличие корневых зачатков у различных видов тростника.

Луковичные растения. Для анатомического анализа луков и других луковичных однодольных были взяты следующие растения: гиацинты, нарциссы, тюльпаны и различные виды рода *Allium*.

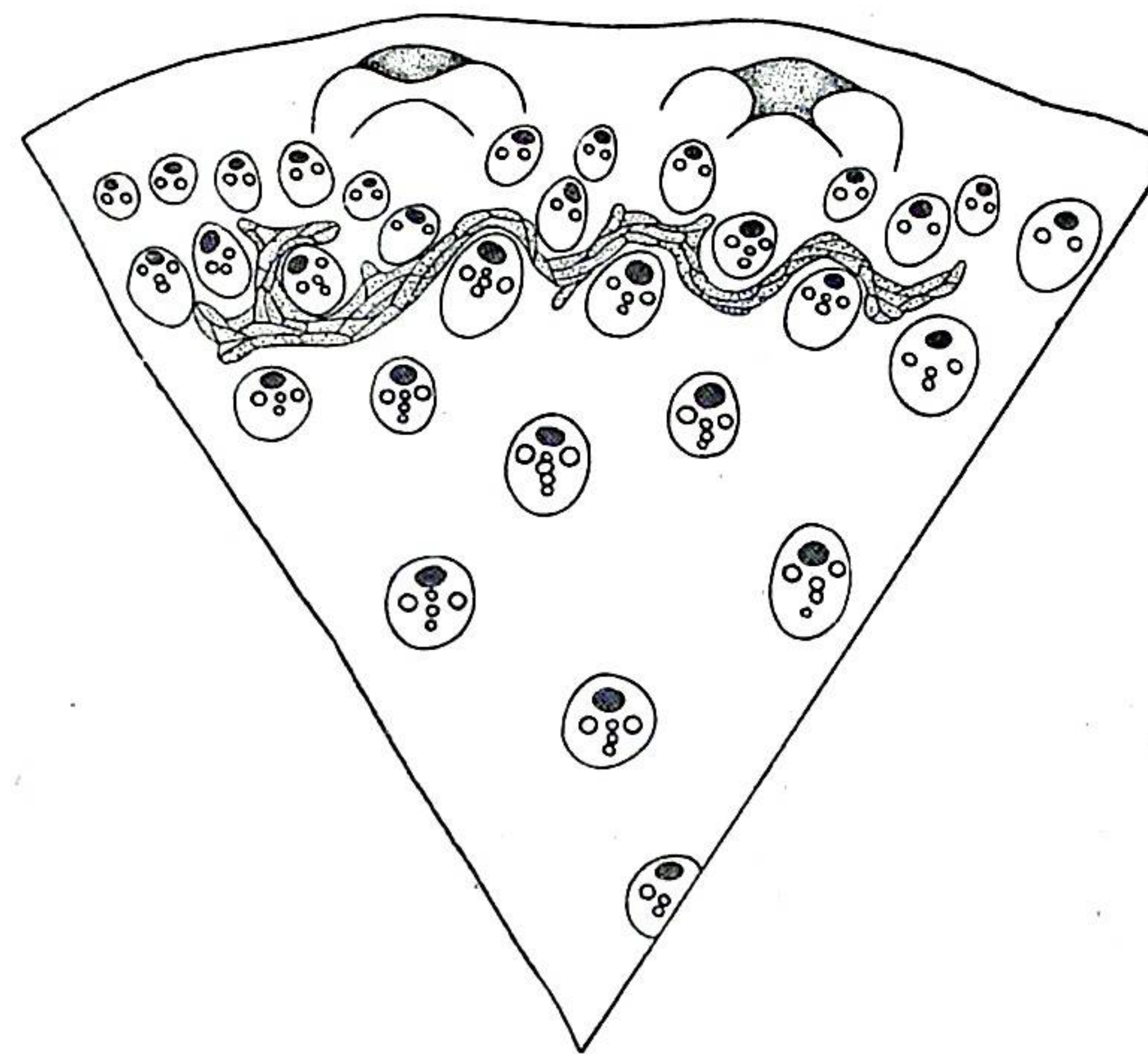


Рис. 19. Поперечный срез узла кукурузы с двумя корневыми зачатками

Образование корневых зачатков у всех исследованных видов луковичных растений протекает однотипно. Заложение их наблюдается с осени, и в покое они остаются до весны. Обычно заложение корневых меристем происходит в укороченном стебле около листовых следов в области перипикла. Перипикл у луковичных растений не является одним слоем, а состоит из меристематической ткани, примыкающей к коре.

В этой ткани закладывается большое количество корневых меристем. На продольном срезе луковицы *Allium oreophilum* (рис. 20) видны корневые зачатки, примыкающие к проводящим пучкам листовых следов, вошедших в стебель луковицы. Зачатки проходят в кору через основание верхних листьев; некоторые из них, прорывая кору, выходят на поверхность донца. Как правило, корневые зачатки к моменту вегетации имеют уже сформированную проводящую систему. Соединительных трахеид

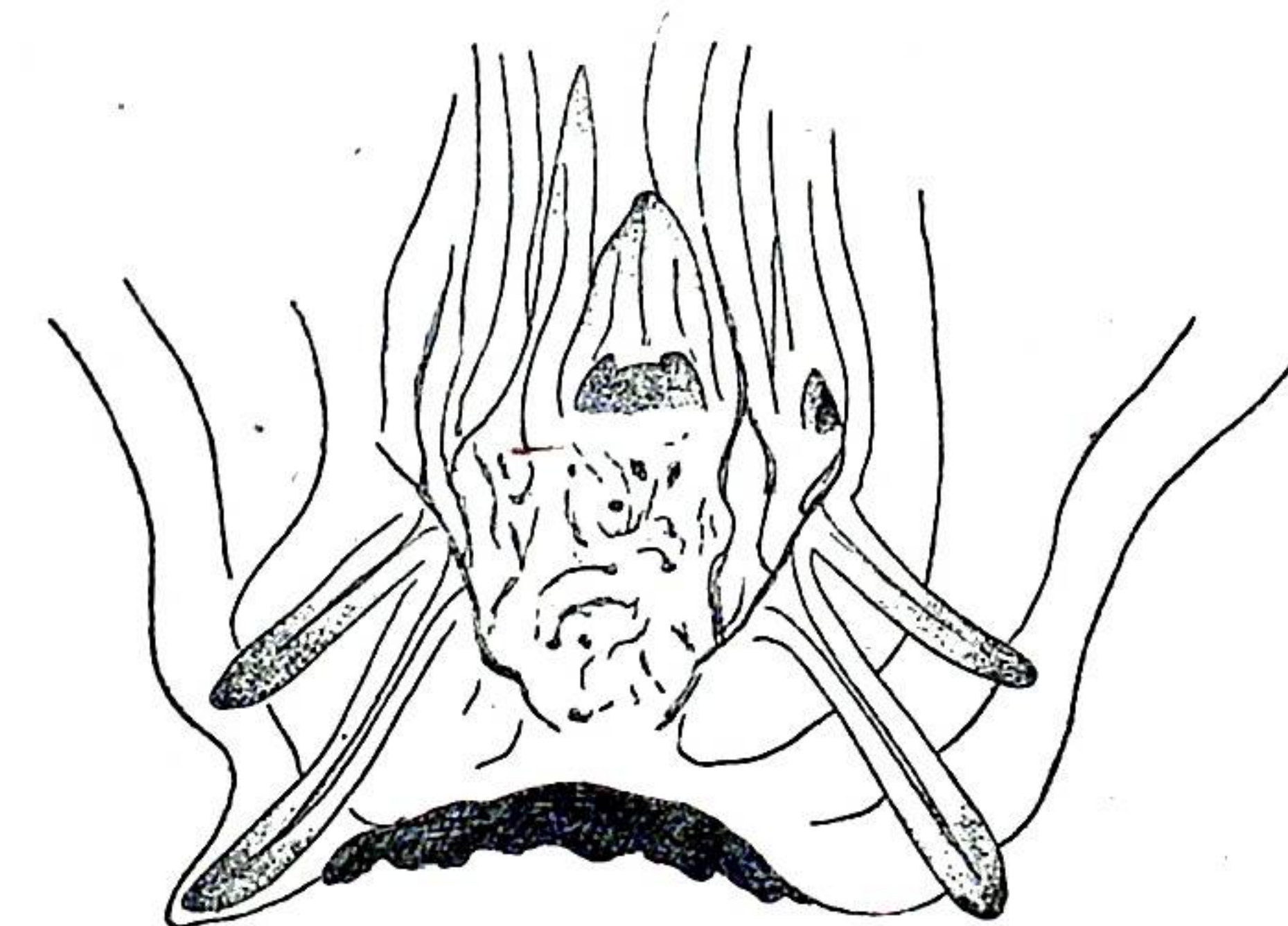


Рис. 20. Продольный срез луковицы *Allium oreophilum*

между проводящей системой зачатков и стебля нет. Проводящая система зачатка непосредственно контактирует с проводящими пучками стебля.

Equisetum palustre (хвощ болотный) и *E. heleocharis* (хвощ иловатый). На нижних частях стеблей, на тех участках, которые покрываются илом, наблюдается развитие придаточных корней. В участках стеблей, находящихся выше уровня ила, придаточные корни остаются в задержанном состоянии.

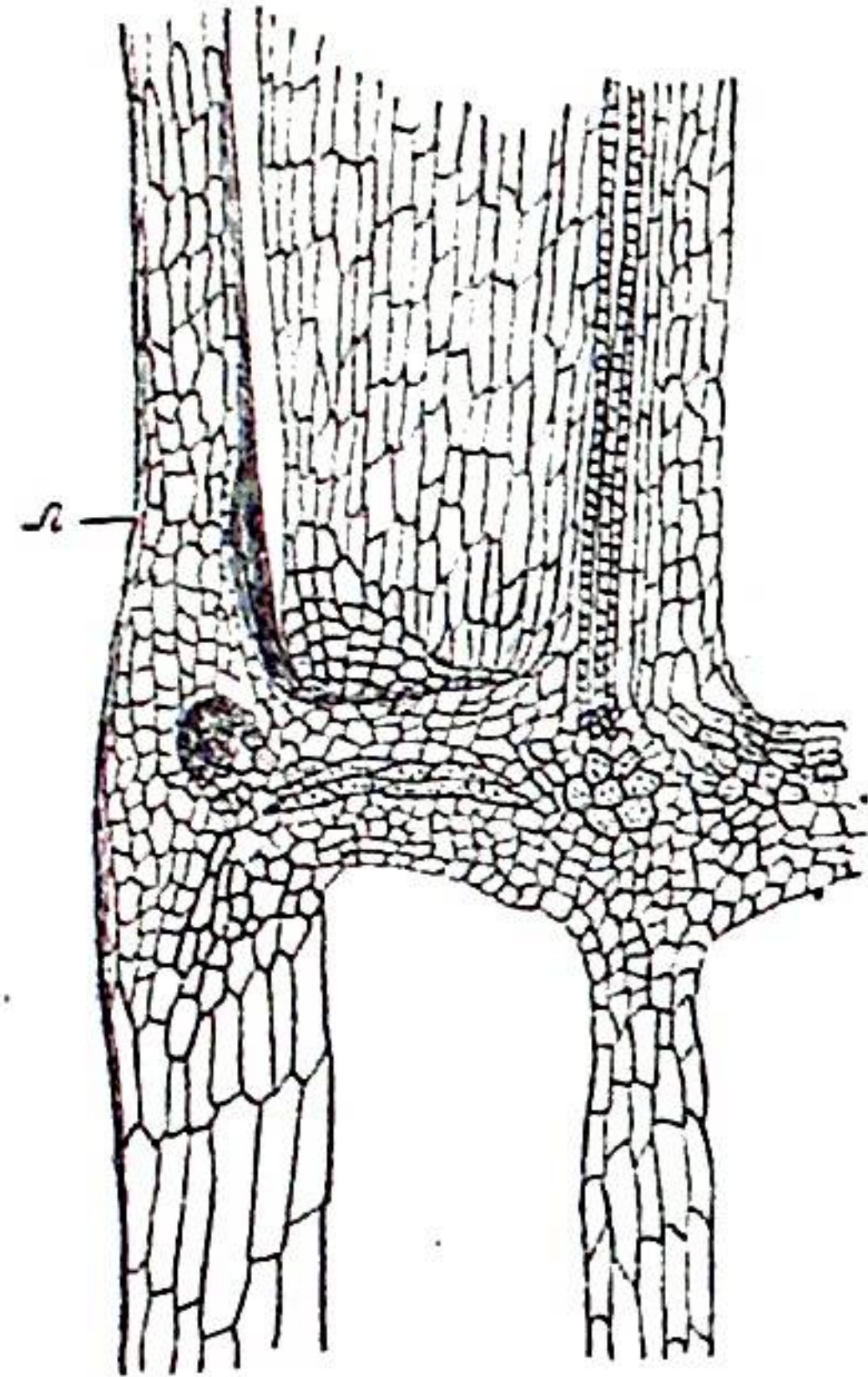


Рис. 21. Продольный срез через узел *Equisetum heleocharis*. Корневой зачаток закладывается ниже соединения листа со стеблем; л — лист

Корневые меристемы возникают только в узлах на границе коры и центральной части стебля, несколько ниже вхождения проводящих пучков в стебель. Анатомическое изучение показало, что корневые меристемы располагаются между проводящими пучками листовых следов. На продольном срезе *E. heleocharis* (рис. 21) виден корневой зачаток, к которому подходит трахеидный тяж, примыкающий к группе более коротких трахеид, лежащих ниже проводящего пучка стебля. Посредством этих трахеид в узле осуществляется связь между проводящими пучками двух междоузлий. Так как их проводящие пучки расположены в различных плоскостях, на данном радиальном срезе виден только один из них.

Корневые зачатки, как правило, останавливаются в развитии на ранних фазах; они всегда состоят только из меристемы. Часто можно наблюдать развитие двух корневых зачатков, расположенных близко один к другому.

Обычно заложение корневых меристем происходит по всей окружности узла, как и у злаков.

Анатомический анализ растений, имеющих корневые зачатки, показывает, что корневые меристемы обычно возникают из группы клеток, а не из какой-либо единичной инициальной клетки. У большинства исследованных нами двудольных растений заложение корневых меристем происходит в области деятельности пучкового и межпучкового камбия. При этом обычно они формируются за счет продуцируемых камбием лубяной и лучевой паренхимы. Кроме того, корневые меристемы могут возникнуть непосредственно из камбиальных клеток, как это имеет место у гречихи и хризантемы. В этом случае происходит нарушение камбиального кольца. Иногда, как, например, у картофеля, корневые зачатки возникают в ткани почечной щели. Образование корневых зачатков в перицикле у двудольных наблюдается редко (лавровишня, олеандр). У однодольных корневые меристемы, наоборот, закладываются в перицикле или в меристематической области, по своему расположению соответствующей перициклу.

В процессе анатомического изучения было установлено, что одни корневые зачатки имеют у основания трахеиды, посредством которых осуществляется связь между корневым зачатком и проводящей системой стебля. При этом трахеиды могут возникать до образования сосудистой системы в зачатке или же после ее появления. У других растений такие связующие трахеиды отсутствуют.

В одних случаях трахеиды возникают из ткани зачатка, в других они формируются за счет паренхимных тканей стебля.

Возраст стебля и его участок, на котором формируются корневые зачатки, различны у разных видов растений. У злаков корневые зачатки формируются на ранних фазах развития сеянца и присутствуют в нескольких узлах, расположенных в нижней части стебля, не поднимаясь высоко над поверхностью почвы.

У таких растений, как *Tradescantia*, *Cerapegia*, *Oscubaria* и многих других, имеющих стелющиеся побеги, корневые меристемы возникают

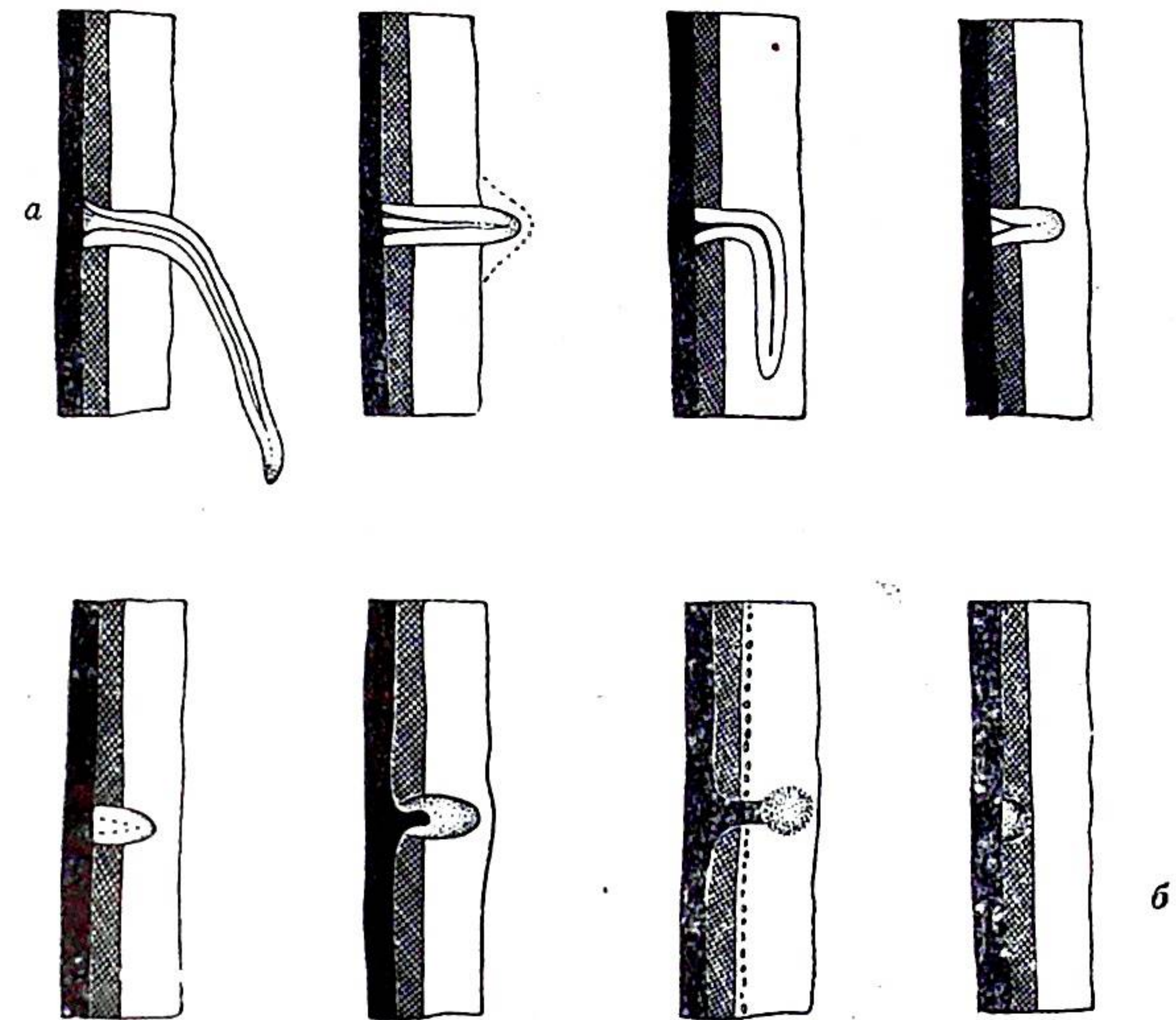


Рис. 22. Схема, иллюстрирующая переходные ступени от нормально функционирующего придаточного корня — а до меристематического корневого зачатка — б

в верхних узлах растущего побега, близ точки роста, и вследствие этого оказываются распределенными по всему стеблевому органу.

У кустарниковых видов корневые зачатки закладываются на ветках однолетнего возраста, причем до момента их полного одревеснения. В то же время, согласно литературным данным, у некоторых сортов яблонь корневые зачатки формируются только на четвертом году жизни ветки.

В одних случаях корневые зачатки закладываются только в узлах, что наблюдается у большинства травянистых растений, в других случаях они могут возникать и в междоузлиях (томат, смородина, олеандр и др.).

У растений, имеющих клубни, наблюдается два типа заложения корневых зачатков. В одних случаях, как, например, у картофеля, корневые меристемы формируются только на стеблях, в других они образуются в тканях клубня (*Begonia multiflora*). Сравнение анатомических структур корневых зачатков у исследованных видов растений показывает, что имеется ряд переходов от недифференцированного корневого зачатка, состоящего из меристемы, к нормально функционирующему придаточному корню (рис. 22).

Так, у одних видов растений корневые зачатки состоят только из меристемы, как, например, у некоторых видов *Salix*, *Populus*, *Ribes*, *Solanum* и *Equisetum*. Другие виды растений имеют зачатки с различной

степенью дифференциации тканей. Подобные корневые зачатки встречаются у *Nerium oleander*, *Begonia semperflorens*, *Tradescantia*, *Cerapegia*, у различных видов *Allium* и многих других растений.

Описанный Стокеем (Stokey 1907), как задержанный в развитии корень *Lycopodium pithyoides* является, очевидно, промежуточным между корневыми зачатками Ван-дер-Лека и обычным придаточным корнем.

С нашей точки зрения, корневые зачатки не являются самостоятельными новообразованиями, а представляют собой придаточные корни, задержанные в своем развитии.

Покоящийся корневой зачаток только с наступлением благоприятных условий может развиваться в функционирующий придаточный корень. При этом у одних видов растений задержка в развитии связана с их циклом развития и поэтому закономерно повторяется в определенные периоды их жизни. У других видов она не носит такого закономерного характера и проявляется только при определенных сочетаниях внешних условий, воздействующих на организм растения (ивы, смородина, олеандр).

Наблюдения показали, что наибольшая дифференциация тканей оказывается у тех корневых зачатков, образование которых наступает закономерно в определенные периоды и связано с циклом развития растения. Так, например, у луковичных растений заложившиеся с осени корневые зачатки к началу вегетации оказываются вполне сформированными корнями, способными выполнять свою функцию.

У корневищевых растений, у которых развитие адвентивных корней прерывается наступлением осенних холодов, дифференциация тканей может остановиться в любой фазе формирования корня. Поэтому у них можно одновременно видеть задержанные в развитии корни, состоящие только из меристемы, корни, имеющие прокамбий, и корни с развитой протоксилемой.

У таких растений, как ивы, тополя и смородины, образование корневых зачатков не связано с циклом развития самого растения, и адвентивные корни у них задерживаются в своем развитии в фазе меристематического корневого зачатка.

Способность корневых зачатков к задержке в развитии есть результат длительного приспособления растений к периодически изменяющимся условиям среды.

Повидимому, в далеком прошлом растений корневые зачатки были нормально функционирующими придаточными корнями, онтогенетическое развитие которых от заложения корневой меристемы до формирования взрослого корня происходило непрерывно. Задержка развития корня могла возникнуть только в процессе приспособительной эволюции определенных растительных видов. В тех условиях среды, в которых эти виды обитают, закономерная задержка в развитии придаточных корней в фазе корневого зачатка дает возможность растению быстро развивать их именно тогда, когда для этого наступают подходящие условия, когда они ему необходимы.

В случаях, когда условия среды начинают претерпевать длительные изменения в неблагоприятную для развития придаточных корней сторону, корневые зачатки сохраняются на растении в течение длительного времени без дальнейшего развития.

Таким образом, у растений, имеющих различный образ жизни, задержка развития корневых зачатков происходит с различной степенью дифференциации тканей и в разный срок: у одних растений она бывает очень кратковременной, а у других может длиться годами.

Как наибольшую степень приспособленности к условиям существования нужно рассматривать отсутствие специализации меристемы, как это

имеет место у кактусов. Эти растения, исключительные по своей стойкости и приспособленности к суровым условиям существования в жарких сухих пустынях, могут развивать корень из недифференцированной меристемы в местах соприкосновения стебля с песком; из меристем же, которые находятся в воздушной среде, развиваются стебли. Из меристемы кактусов могут развиваться различные органы даже в зависимости от освещения. Так, Гебель (Goebel, 1928) отмечает, что у *Cereus nycticallus* и *C. testudo* на освещенной стороне стебля развиваются стеблевые побеги, а на затененной стороне стебля образуются корни.

Наши примеры говорят о том, что задержка в развитии придаточных корней есть результат своеобразного приспособления к меняющимся условиям среды. В более однородных в отношении влажности воздуха условиях тропиков развитие придаточных корней на стеблевых органах растений, как правило, протекает без задержки.

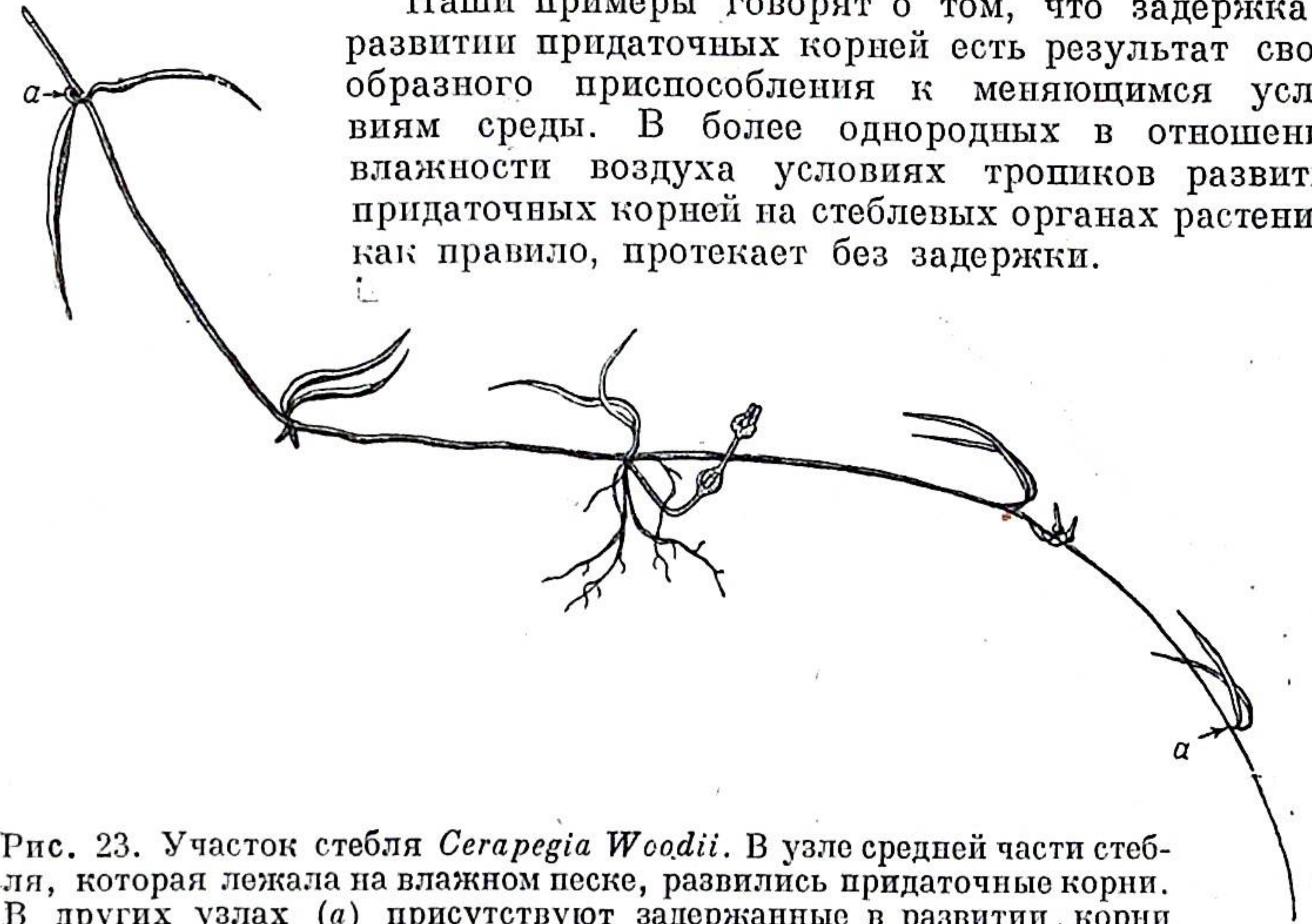


Рис. 23. Участок стебля *Cerapegia Woodii*. В узле средней части стебля, которая лежала на влажном песке, развились придаточные корни. В других узлах (а) присутствуют задержанные в развитии корни

Эксперимент показывает, что можно искусственным путем, с одной стороны, вызвать развитие задержанных корней в нормально функционирующие придаточные корни, а с другой — задержать развитие нормально функционирующего придаточного корня в фазе корневого зачатка путем изменения внешних условий.

Такие растения, как *Cerapegia Woodii*, многие виды *Tradescantia*, с длинными тонкими стеблями, имеют в узлах корневые меристемы. Обычно эти растения культивируются в декоративных целях, причем их располагают так, что стебли остаются свободно висющими в воздухе. Если стебель такого растения положить на влажный субстрат, корневые меристемы, находящиеся в тех узлах, которые соприкасаются с субстратом, начинают быстро развиваться в нормально функционирующий придаточный корень. На рис. 23 изображена часть стебля *Cerapegia Woodii*, на одном из узлов которого видны хорошо развившиеся корни. Этот узел в течение некоторого времени лежал на влажном песке. В узлах, находящихся выше и ниже, не соприкасавшиеся с песком корневые зачатки остались неразвившимися.

Искусственную задержку формирования придаточных корней можно вызвать у растений со стелющимися по земле побегами, легко образующими придаточные корни. Обитающий в наших лесах зеленчук *Galeobdolon luteum* обычно укореняется узлами стелющегося стебля. Однако,

если лишить это растение возможности соприкосновения с землей, придаточные корни его задерживаются в развитии быстро по выходе в воздушную среду. Интересно отметить, что стебли, развившиеся вне связи с влажным субстратом, продолжают формировать в узлах корневые меристемы, развитие которых также ограничивается выходом в воздушную среду, где они остаются заметными в виде маленьких бугорочков (рис. 24).

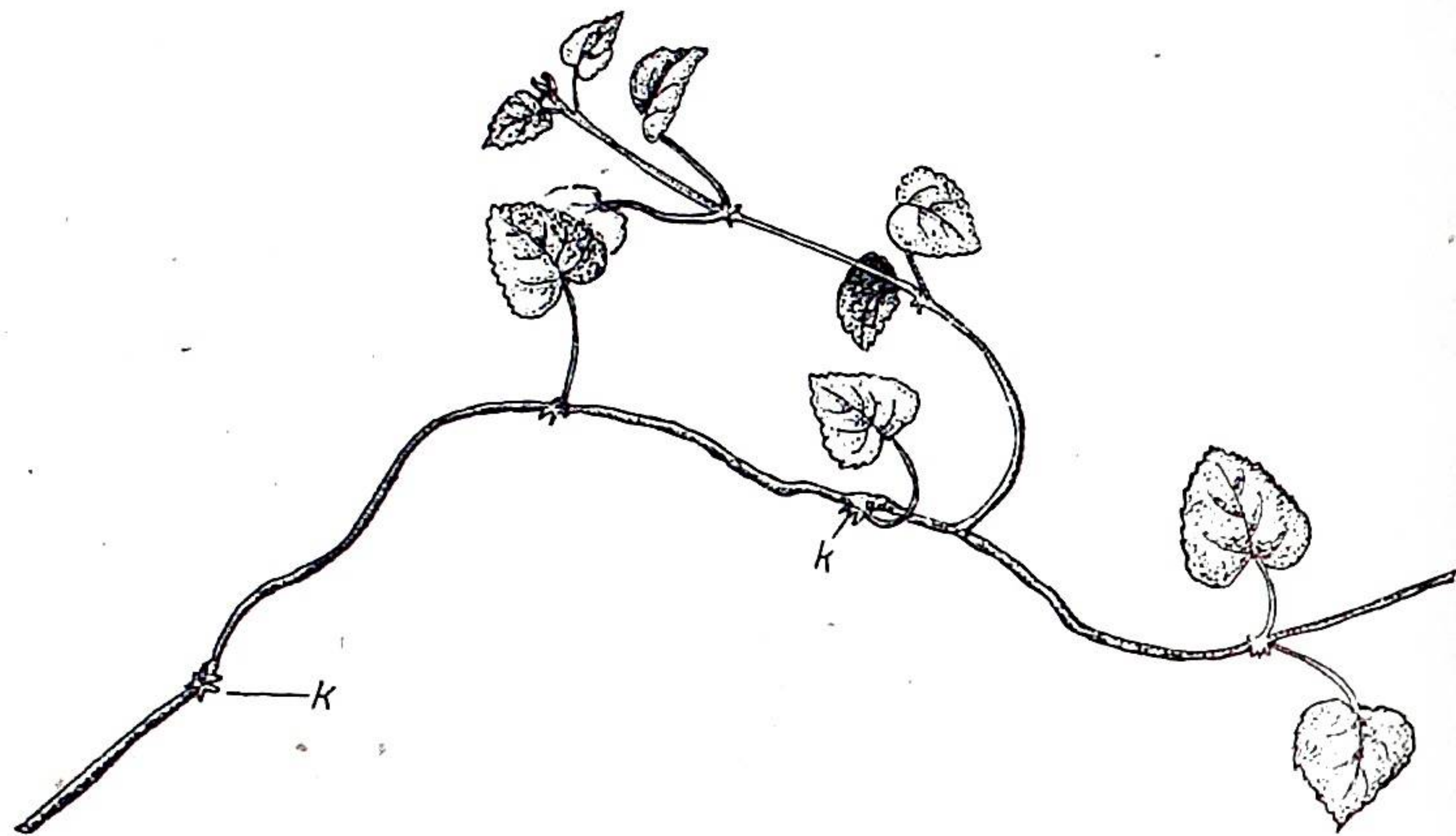


Рис. 24. Участок стебля *Galeobdolon luteum*, произраставшего в течение 16 месяцев вне контакта с почвой. В каждом узле стебля видны бугорки — задержанные в развитии корни (к).

На этом примере видно, что быстрая смена условий может затормозить только развитие корневой меристемы, но не процесс ее возникновения. Стебель, формировавший корневую меристему в течение многих лет, продолжает ее продуцировать, несмотря на изменившиеся внешние условия. Можно, однако, предположить, что при выращивании растения в течение длительного времени в условиях изолирования от почвы процесс заложения корневых меристем постепенно остановится, так как придаточные корни перестанут быть полезными для растения. Хорошим примером, иллюстрирующим данное положение, является *Galeobdolon luteum*. У этого растения, кроме стелющихся побегов, имеются также побеги прямостоящие, в узлах которых отсутствуют придаточные корни и корневые зачатки.

Как показывает весь приведенный выше материал, ответ на вопрос о причинах различной степени укореняемости близких видов растений можно получить только в результате анализа биологических особенностей этих видов и условий местообитания, в которых происходил процесс их формирования и в которых они обитают теперь.

Хорошим примером служит обильный видами род *Salix*. Среди ив, произрастающих в СССР, наибольшее число видов, которым свойственно легкое укоренение ветвей в местах естественного произрастания, наблюдается в подроде *Chamaetia*. Этот подрод характеризуется тем, что входящие в его состав виды ив являются низкорослыми, большей частью распростертыми кустарниками и кустарничками, обитающими в тундрах альпийского пояса и арктической зоны.

Ветви этих видов в широкой степени обладают способностью стелиться по земле и легко укореняться (*Salix reticulata*, *S. orbicularis*, *S. herbacea*, *S. liliputa*, *S. pulchra*, *S. nummularia* и многие другие виды).

В некоторых случаях арктические ивы развивают тонкие подземные ветви, также легко укореняющиеся (*S. polaris*). Укоренение стелющихся ветвей наблюдается и у ряда арктических видов ив, относящихся к другим под родам *Salix*, например *S. reptans* подрода *Caprisalix*.

С другой стороны, известны такие виды ив, как *Salix alba*, развитие которых проходило в поймах рек умеренной зоны, постоянно заливаемых во время весенних разливов. У этих видов имеются задержанные в развитии адвентивные корни, т. е. корневые зачатки.

Наконец, некоторым видам ив, особенно обитающим на сухих местах (*S. caprea*), образование адвентивных корней на ветках не свойственно.

Совершенно ясно, что при черенковании ветвей различных видов ив наибольшую легкость укоренения нужно ожидать именно у тех видов, которые в природе легко образуют адвентивные корни, что и подтверждается практикой (Вехов, 1932; Правдин, 1938; Комиссаров, 1938).

Однако отсутствие у растения, в условиях его современного произрастания, адвентивных корней, как нормально функционирующих, так и задержанных в развитии, не может еще служить доказательством его неспособности к образованию придаточных корней при черенковании.

Древность происхождения адвентивных корней и их широкая распространенность в различных семействах растений, как споровых, так и цветковых, говорит о том, что способность к образованию адвентивных корней может быть присуща даже тем растениям, у которых она не проявляется в условиях их современного обитания. Здесь мы встречаемся, повидимому, с закономерностью, близкой к той, которую указал Дарвин в отношении способности растений к лазанию. Дарвин отмечал, что «способность к круговому движению, которой обуславливается лазание большинства растений, присуща, хотя бы и в неразвитом состоянии, почти всем представителям растительного царства». Дарвин приводит примеры южноафриканских растений, которые принадлежат к большим семействам вьющихся растений и никогда не вьются на своей родине, но опять приобретают эту способность при перенесении их в иные условия обитания.

У видов и сортов растений, которым в настоящее время не свойственна способность укореняться, ее можно вызвать, создавая растению определенные условия, благоприятные для формирования придаточных корней. Особенно важно то, что эту вновь приобретенную способность к укоренению при черенковании можно закрепить в потомстве, как это было указано Мичуриным в его работе «О размножении яблонь и груш черенками» (Мичурин, 1948).

В результате мы приходим к следующим выводам:

1. Явление образования придаточных корней широко распространено в природе и присуще как представителям папоротникообразных, так и различным семействам голосеменных и покрытосеменных, стоящим на разных ступенях филогенетического развития. Адвентивные корни встречаются у различных биологических форм растений, как травянистых, так и древесно-кустарниковых.

2. Придаточный корень является древним признаком, о чем свидетельствует наличие этих корней на стеблях ископаемых древовидных папоротников из нижнего девона.

3. В процессе приспособления растений к обитанию в различных условиях среды у придаточных корней выработались и закрепились естественным отбором различные функции, что привело к образованию определенных биологических типов адвентивных корней (корни-подпорки, лазающие и цепляющиеся корни, воздушные и ассимилирующие корни и др.).

4. Определенные типы придаточных корней характеризуют приспособление специфических биологических форм растений к обитанию в условиях пустынь, мангровых болот, арктической зоны высокогорий, обитанию в водоемах, переходу к эпифитному образу жизни и т. д., причем часто это приспособление связывается с характером вегетативного размножения.

5. Большинство известных способов вегетативного размножения растений в природе (размножение луковицами, клубнями, корневищами, отводками, выводковыми почками и т. д.) связано с образованием придаточных корней, причем для каждого способа характерен свой тип формирования придаточных корней.

6. Закладывающиеся в стеблях некоторых растений корневые меристемы, описанные в литературе под названием «корневых зачатков», не являются самостоятельными новообразованиями, а представляют собой придаточные корни, задержанные в своем развитии неблагоприятными для этого условиями.

7. Корневые зачатки возникают из группы клеток, а не из какой-либо единичной инициальной клетки. У большинства двудольных растений заложение корневых меристем осуществляется чаще всего за счет продуцируемых камбием клеток луба или лубяной паренхимы, реже в камбии и перидикле. У однодольных корневые меристемы, наоборот, закладываются в перидикле или перидиклической области.

Возраст стебля и его участок, на котором закладываются корневые зачатки, различны у разных видов растений.

8. Установлен ряд переходных форм задержанных в развитии придаточных корней, имеющих различную величину и степень дифференциации тканей, — от зачатков, состоящих из меристемы, до нормально функционирующего корня. Повидимому, в далеком прошлом растений корневые зачатки (задержанные в развитии корни) были нормально функционирующими придаточными корнями, онтогенетическое развитие которых, от заложения корневой меристемы до формирования взрослого корня, протекало непрерывно.

9. Закономерная задержка развития придаточных корней у определенных видов растений выработалась как результат своеобразного приспособления к периодической изменчивости условий существования. Она дает возможность растению быстро развивать придаточные корни именно тогда, когда они ему становятся необходимыми.

10. Задержка в развитии придаточных корней обуславливается воздействием внешних условий среды. Изменяя внешние условия, можно вызвать, с одной стороны, рост задержанных в развитии корней, а с другой — задержать развитие придаточного корня в фазе корневого зачатка.

11. Для развития корневых зачатков в придаточные корни у различных видов растений требуются разные условия. В одних случаях для этого необходимо покрытие стеблей водой, в других — соприкосновение с влажным субстратом и т. д.

12. Можно предположить, что если вид, формирующий периодически развивающиеся корневые зачатки, будет находиться в течение ряда поколений в условиях, непрерывно меняющихся в неблагоприятную для развития придаточных корней сторону, он может потерять и способность к образованию зачатков, которая станет для растения бесполезной. Наоборот, если внешние условия будут непрерывно меняться в благоприятную сторону, то такое растение вновь приобретет свойство образовывать придаточные корни без их задержки в развитии в фазе корневого зачатка.

ЛИТЕРАТУРА

- Вехов Н. К. Вегетативное размножение древесных растений летними черенками. 1932.
- Вехов Н. К. Отводковое размножение древесных и кустарниковых пород. Изд. Мин. коммуна. хоз-ва РСФСР, 1948.
- Высоцкий Т. Еще о мнимых корневых отпрысках дуба. — «Лесной журнал», 1907, № 10.
- Залесский М. Д. Естественная история одного угля. — «Тр. Геологич. комитета», нов. серия, 1915, вып. 139.
- Комаров В. Л. Происхождение растений. Изд. АН СССР, 1933.
- Комиссаров Д. А. Укореняемость черенков в связи с содержанием ростовых веществ в почках и листьях. — «Сов. бот.», 1938, № 3.
- Комиссаров Д. А. Применение ростовых веществ при вегетативном размножении древесных растений черенками. 1946.
- Коровин Е. П. Растительность Средней Азии. Среднеаз. ОГИЗ, 1934.
- Корш В. Размножение ели и пихты отводками и возобновление этих пород от пня в Наманганском лесничестве Ферганской области Туркестанского края. — «Лесной журнал», 1907, № 8.
- Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений. Госуд. издат. биолог. и медиц. лит., 1936.
- Луговой М. И. Вкоренения и певкоренения древесных пород у зв'язку з анатомичного будового сочечивек. — «Журнал Инст. бот. АН УССР», 1937, № 15 (23).
- Мейер К. И. Размножение растений. Сельхозгиз, 1937.
- Мейер К. И. Происхождение наземной растительности. Изд. «Советская наука», 1946.
- Мичурин И. В. Сочинения, Т. III, 1948.
- Петров М. П. Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношения с экологическими условиями. «Тр. прикладной бот., генет. и селекции», 1933, сер. 1, № 1.
- Правдин Л. Ф. Вегетативное размножение растений. 1938.
- Правдин Л. Ф. Влияние сроков черенкования и реакции среды на черенки ивы пушистопопеловой (*Salix dasyclados* Wimm.). — «Сов. бот.», 1944, № 3.
- Правдин Л. Ф. Организация специализированного хозяйства на иву. 1. Биохимические и экологические особенности ив. «Леса и лесное хозяйство Среднего Поволжья». Изд. АН СССР, 1947.
- Северцов И. А. Морфологические закономерности эволюции. 1939.
- Carlson M. C. Microchemical studies of rooting and nonrooting rose cutting^s. — «Bot. Gaz.», 1929, № 87.
- Cooper W. C. Hormones and root formation. — «Bot. Gaz.», 1938, № 99.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena, 1928.
- Jarbrough J. A. History of leaf development in *Bryophyllum calycinum*. — «Amer. Journ. of Bot.», 1934, vol. 21, № 8.
- Jarbrough J. A. The foliar embryos of *Tolmiea Menziesii*. — «Amer. Journ. of Bot.», 1936, vol. 23, № 1.
- Jarbrough J. A. The foliar embryos of *Camptosirus rhizophyllus*. — «Amer. Journ. of Bot.», 1936, vol. 23, № 3.
- McVeigh J. Regeneration in *Crassula multicava*. — «Amer. Journ. of Bot.», 1938, vol. 25.
- McVeigh J. Vegetative reproduction of the fern sporophyte. — «Bot. Rev.», 1937, 3, № 9.
- Naylor E. E. The morphology of regeneration in *Bryophyllum calycinum*. — «Amer. Journ. of Bot.», 1932, vol. 19.
- Roberts E. A., Hertys D. *Lycopodium complanatum* var. *flabelliforme* Fernald., its anatomy and a method of vegetative propagation. — «Amer. Journ. of Bot.», 1934, vol. 21, № 10.
- Stokey A. G. Roots of *Lycopodium pithyoides*. — «Bot. gaz.», 1907, № 44.
- Stoudt H. N. Gemmipary in *Byrnesia Weinbergii*. — «Amer. Journ. of Bot.», 1934, vol. 21, № 9.
- Went F. W. On a substance causing root formation. — «Proc. Kon. Akad. Wet.» Amsterdam, 1929, № 32.

О КОРРЕЛЯЦИИ НЕКОТОРЫХ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СО СКОРОПЛОДНОСТЬЮ И СКОРОСПЕЛОСТЬЮ У ЯБЛОНИ

Н. И. ДУБРОВИЦКАЯ, В. Ю. БАЗАВЛУК

Установление коррелятивных зависимостей между признаками имеет большое теоретическое и практическое значение, как это было показано еще Дарвином, однако вопрос о сущности этих зависимостей, о внутреннем их механизме еще далеко не изучен и до настоящего времени.

В селекции плодовых большое внимание этой проблеме уделял И. В. Мичурин. Наблюдая развитие гибридных растений, он устанавливал корреляцию между морфологическими признаками семядолей, листьев, побегов молодых сеянцев с хозяйственными признаками взрослого дерева. В главе «Отбор гибридных сеянцев» И. В. Мичурин (1948) указывал на некоторые признаки, связанные с качествами будущих деревьев и со скороспелостью.

Проблема отбора гибридных сеянцев на ранних фазах развития и в настоящее время остается еще неразрешенной, так как мало известны коррелятивные отношения между признаками. Пашкевич (1933) отметил, что «уловить некоторую несомненно существующую корреляцию между разными особенностями отдельных сортов плодовых деревьев представляет одну из задач научной помологии». Хедрик (1937), Шоу (Show, 1922), Петров (1934) и другие исследователи наблюдали некоторые корреляции между отдельными признаками. Например, замечается зависимость между величиной листа и величиной плода (Петров), зависимость между углом отхождения листа от побега и строением кроны (Петров, Show), между окраской листьев и окраской плодов (Show), наличием листьев с железками и иммунитетом к мучнистой росе (Хедрик) и т. д.

Однако такая зависимость наблюдается не всегда, бывают и противоречивые факты, которые затрудняют пользование недостаточно проверенными корреляциями.

Черненко (1933) считает, что явление корреляции у плодовых нужно изучить настолько, чтобы по одному наружному виду даже в молодом возрасте можно было бы делать заключения о качествах взрослого дерева и его плодоношении.

В настоящее время мы имеем литературные данные по вопросу об установлении коррелятивных связей между рядом признаков и скороспелостью у плодовых. Рубин и Сисакян (1939), Симонов (1937 и 1940) указали, что сорта яблони, отличающиеся по срокам созревания, имеют вполне определенные различия по ферментативным показателям в листьях.

Симонов (1938) отметил, кроме того, анатомические различия и некоторые особенности развития разных по скороспелости сортов яблони. Но данных о корреляции морфологических признаков со скороплодностью (срок вступления в пору плодоношения) известно чрезвычайно мало.

Задача настоящей работы — дать дальнейший материал к опубликованным исследованиям Н. П. Кренке о морфологических показателях онтогенетического развития растений. В частности, необходимо подтвердить возможность ранней морфогенетической диагностики и прогноза относительной скороплодности и скороспелости разных сортов по степени выражения возрастных признаков на одной и той же фазе развития.

В работе «Морфогенетический анализ хлопчатника» Кренке (1933—1935) показал, что растения более позднего срока посева скорее достигают своей половой зрелости, листья их обладают большей расчлененностью в однозначных ярусах по сравнению с растениями более раннего срока посева. По мнению Кренке, это положение приложимо ко всем возрастным признакам при наличии у них значительной корреляции с приростом растения.

В указанной работе Кренке отметил возможность прогноза скороспелости в пределах одной расы и высказал предположение, что можно перенести это положение на сравнение сортов и рас в пределах вида, что и было подтверждено дальнейшими работами Н. П. Кренке (1940) и его сотрудников (В. Ю. Базавлук и Н. И. Дубровицкая, 1940).

Согласно Кренке (1940), по возрастным признакам можно определить физиологическое состояние организма. Старее (физиологически) будут те растения, у которых одни и те же возрастные признаки будут выражены сильнее на той же фазе развития. Растения, имеющие одинаковый календарный возраст, обладают часто разным физиологическим возрастом. Кренке считал, что скороспелые сорта «старее отроду». Например, если на ранних фазах развития яблони (1—2 года) мы определим одни растения как более старые (физиологически), а другие как более молодые, то тем самым мы определим относительную скороплодность их.

Раньше мы показали (1940) корреляцию некоторых возрастных признаков со скороплодностью у 5 сортов яблонь. В данной работе мы решили проверить корреляцию этих признаков со скороплодностью у 21 сорта яблонь. Кроме того, цель нашей работы — найти у молодых яблонь признаки, коррелированные со скороспелостью.

Работа проводилась на материале питомника Московской плодовой опытной станции Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева в течение двух лет подряд. Изучались растения 21 сорта, различные по скороплодности и скороспелости. Подвоем для всех растений служили сеянцы сорта Анис¹.

При сравнении мы делили материал на две основные группы: сорта *Malus domestica* × *M. prunifolia* (6 сортов); сорта *Malus domestica* (15 сортов).

В первую группу входили главным образом мичуринские сорта, кроме сорта Китайка санинская.

Во вторую группу входили старорусские и западноевропейские сорта, за исключением трех мичуринских (Славянка, Кальвиль анисовый, Антоновка шестисотграммовая).

В табл. 1 показаны исследовавшиеся сорта, известные данные об их скороплодности и скороспелости и количество исследованных растений.

Как видно из табл. 1, для исследования были взяты различные по времени вступления в пору плодоношения скороплодные, среднеплодные и поздноплодные сорта различной скороспелости. Известно, что скороплодность и скороспелость у яблонь не всегда совпадают. Например, среди нашего материала встречались как скороплодные летнего созревания (Грушовка, Папировка), так и скороплодные зимние (Славянка, Пепин

¹ На этом подвое было привито в то время большее количество разнообразных сортов, чем на каком-либо другом. Поэтому мы и использовали данный материал.

Таблица 1

Характеристика исследованных сортов по скороспелости и скороплодности

Сорт	Скороплодность	Скороспелость	Число растений в исследовании
Первая группа			
Борсдорф-китайка	Среднеплодный	Зимний	12
Китайка санинская	»	Осенний	11
Пеппин шафранный	Скороплодный	Зимний	37
Китайка золотая	»	Летний	29
Бельфлер-китайка	Среднеплодный с уклоном к поздноплодному	Позднеосенний	24
Аркад-китайка	Среднеплодный	Летний	14
Вторая группа			
Мичуринские сорта:			
Славянка	Скороплодный	Зимний	25
Кальвиль анисовый	Среднеплодный	»	12
Антоновка шестисотграммовая	»	Позднеосенний	12
Старорусские и западноевропейские сорта:			
Папировка	Скороплодный	Летний	17
Грушовка	»	»	33
Анис серый	Среднеплодный	Осенний	40
Суслепер	Среднеплодный с уклоном к скороплодному	Летний	19
Анис алый	Среднеплодный	Осенний	10
Авенарнус	Среднеплодный с уклоном к скороплодному	Летний	10
Антоновка обыкновенная	Среднеплодный с уклоном к поздноплодному	Зимний	12
Коричное	Позднеплодный	Осенний	21
Осеннее полосатое (Штрейфлинг)	»	»	16
Бабушкино	»	Зимний	4
Розмарин русский	Среднеплодный с уклоном к поздноплодному	Осенний	12
Ренет Крюднера	То же	Зимний	7

шафранный). Мы сочли возможным взять в сравнение данные даже по незначительному числу растений у некоторых сортов (Бабушкино, Ренет Крюднера) только потому, что эти растения были типичными для сорта и представляли ровный материал.

Яблони всех изучаемых сортов, находящиеся в одинаковых и природных условиях, и в условиях агротехники, ярко иллюстрировали явление морфологического параллелизма, установленного П. Г. Шитт и З. А. Метлицким (1940). Это явление параллелизма выражалось в более или менее одинаковой силе роста, длине, толщине, способности ветвиться или отсутствии ветвления у каждого сорта.

В течение вегетационного периода мы изучали ряд возрастных морфологических признаков для выявления их корреляции со скороплодностью.

У яблонь-однолеток изучались следующие признаки: ветвление, длина междоузлий, степень резкости перехода формы листьев от начальных чешуйчатых к последующим.

Для установления корреляции со скороспелостью у однолетних и двухлетних яблонь изучались следующие признаки: скорость разворачивания почек, интенсивность нарастания листьев, продолжительность роста листьев в различных узлах побега, окончание роста побегов, изменение окраски листьев осенью и начало листопада.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

I. О корреляции признаков со скороплодностью у яблонь-однолеток

Ветвление. В первый год развития яблонь у ряда сортов было замечено появление боковых побегов уже в середине лета.

В конце вегетационного периода одни сорта сильно ветвились, другие ветвились незначительно, а у третьих ветвление совершенно отсутствовало (рис. 1).

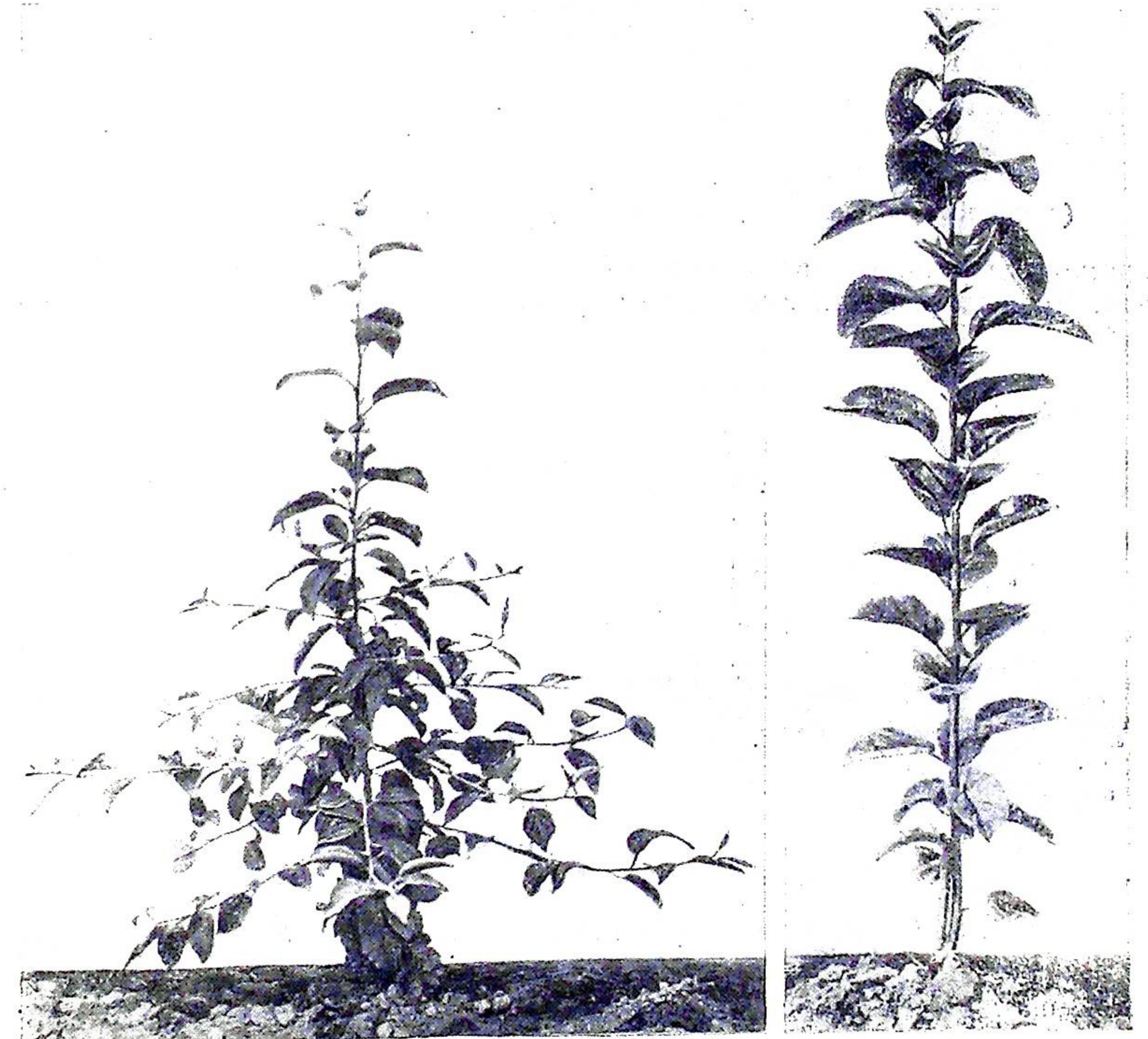


Рис. 1. Яблони-однолетки:

1 — Борсдорф-китайка, сильно ветвится; 2 — Аркад-китайка — не ветвится

На рис. 2 и 3 показана мощность ветвления растений к концу вегетационного периода. По вертикали отложены в одинаковом масштабе средние длины междоузлий, перпендикулярно к оси побега изображены черные

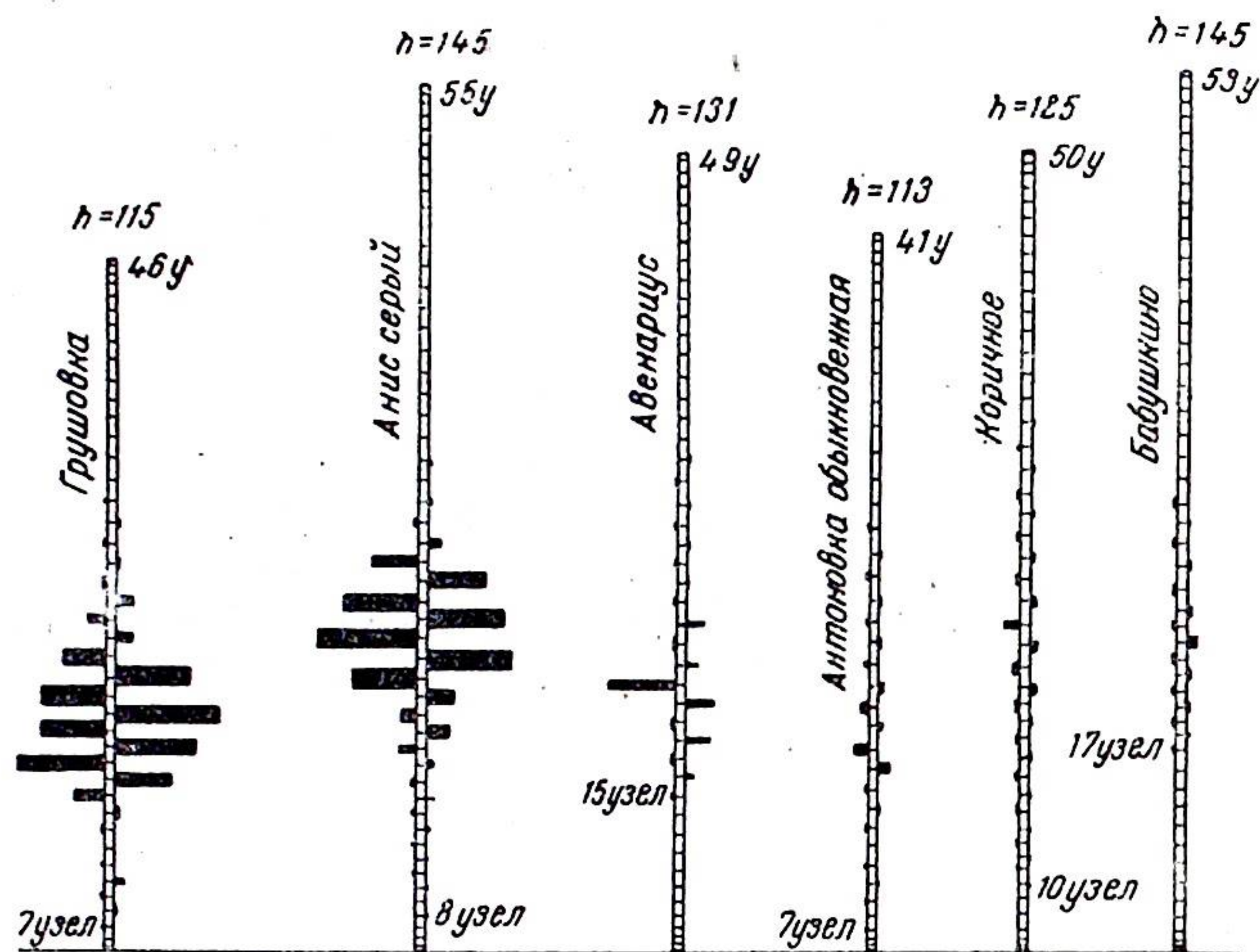


Рис. 2. Мощность ветвления яблонь-однолеток (различных по скороплодности сортов). *Malus domestica* × *M. prunifolia*

прямоугольники, представляющие боковые ветки в соответствующих узлах. Процент растений с ветками в определенных узлах (или среднее число

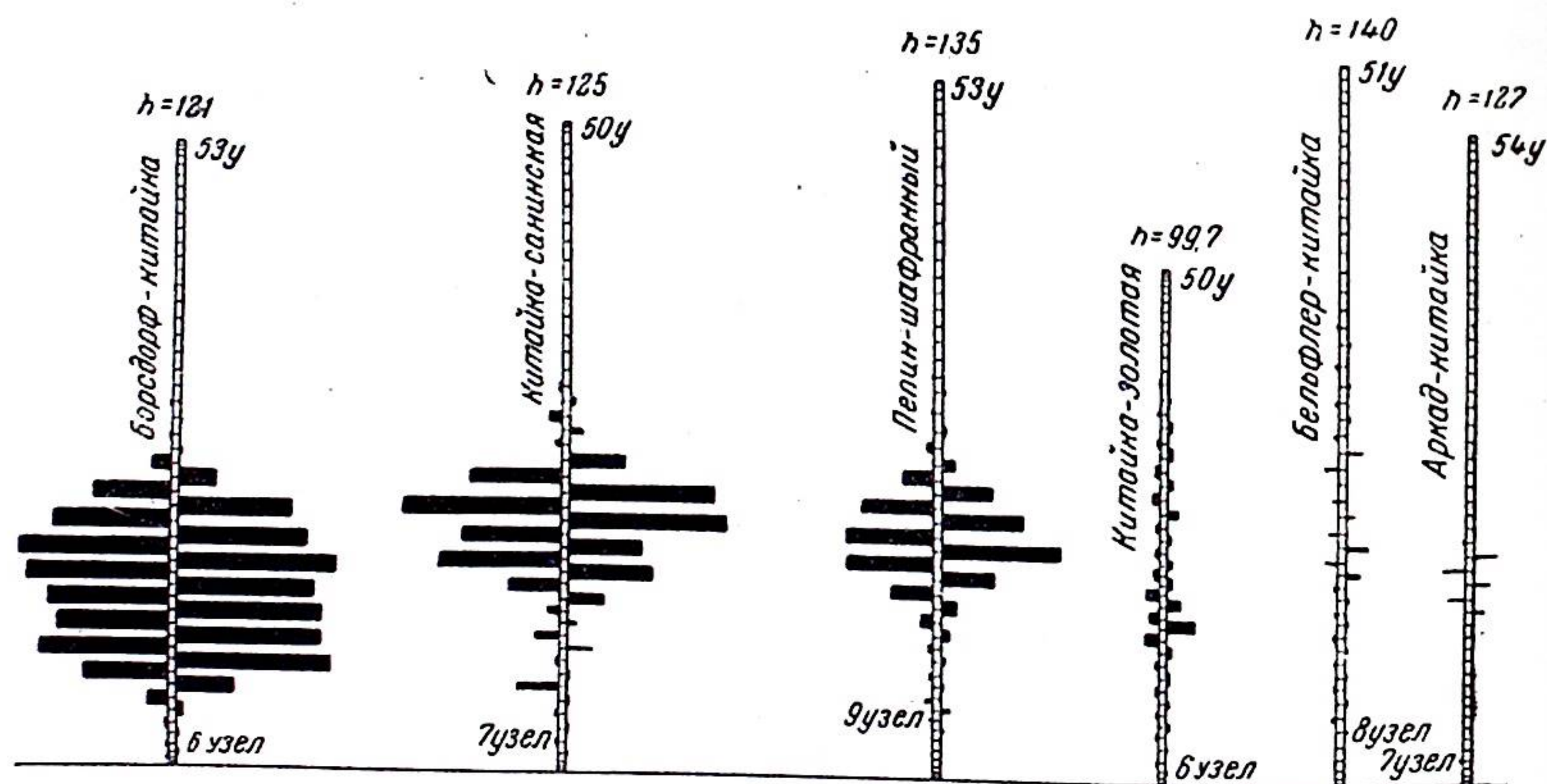


Рис. 3. Мощность ветвления яблонь-однолеток у *Malus domestica* (различных по скороплодности сортов)

веток на 1 узел в процентах) показан на графике шириной черных прямоугольников.

Видно, что более скороплодные сорта имеют значительно большую мощность ветвления. Сравним, например, мощность ветвления у Борсдорф-китайки и Аркад-китайки, а также мощность ветвления у Грушовки и

Бабушкино (см. рис. 2 и 3). На графиках сорта расположены по степени уменьшения их ветвления.

По нашим наблюдениям, сорт Борсдорф-китайка стоит по скороплодности на первом месте. Об этом мы писали уже в 1940 г. Это не соответствует данным справочников, в которых пловооды называют этот сорт среднеплодным. Мы объясняем данное разногласие тем, что в практике пловоодства растения этого сорта искусственно омолаживают ранними подрезками, чем сильно задерживают плодоношение растений. Если Борсдорф-китайку не подвергать ранней и сильной подрезке, то она может быть более скороплодной, чем Пепин шафранный.

В табл. 2 даны цифровые показатели ветвления для некоторых сортов.

Ветвление яблонь-однолеток

Таблица 2

	Борсдорф-китайка	Китайка сапунская	Пепин шафранный	Китайка золотая	Бельфлер-китайка	Аркад-китайка
Первая группа						
Среднее число веток + розеток * на 1 узел	0,426	0,276	0,247	0,340	0,040	0,011
Средняя длина веток + розеток на 1 узел (в см)	8,187	4,920	2,798	0,600	0,423	0,312
Мощность ветвления **	3,488	1,358	0,691	0,204	0,017	0,003
Число ветвящихся растений (в %)	100	100	89,2	72,4	29,2	14,9
Средний узел начала ветвления	7,5±0,4	9,9±0,7	16,3±0,8	11,7±1,1	16,9±2,5	26,5±2,8
Вторая группа						
	Грушовка	Анис серый	Авенариус	Антоновка обыкновенная	Коричное	Бабушкино
Среднее число веток + розеток на 1 узел	0,241	0,173	0,083	0,135	0,117	0,066
Средняя длина веток + розеток на 1 узел (в см)	0,659	2,004	0,652	0,228	0,168	0,057
Мощность ветвления	0,646	0,347	0,054	0,031	0,020	0,004
Число ветвящихся растений (в %)	97,0	87,5	60,0	58,3	42,9	25,0
Средний узел начала ветвления	13,4±0,7	18,1±0,6	18,6±1,2	12,6±1,2	17,8±1,1	17,5±1,0

* За розетки мы считали недоразвившиеся побеги, состоящие из одного, двух, трех или четырех листьев.

** Коэффициент мощности ветвления получается от умножения среднего числа веток + розеток на среднюю длину веток + розеток.

В табл. 2 показаны коэффициенты мощности ветвления. У скороплодных сортов эти коэффициенты выражаются большими цифрами. Например, коэффициент мощности ветвления у сорта Борсдорф-китайка равен 3,488, в то время как у Аркад-китайки — 0,003, у сорта Грушовка — 0,646, а у сорта Бабушкино — 0,004. Остальные сорта занимают промежуточные положения.

Как видно из таблицы, мощность ветвления и число ветвящихся растений оказались признаками, коррелированными со скороплодностью. Более скороплодные сорта имели большее число ветвящихся растений и большую мощность ветвления по сравнению с более позднесплодными.

Узел начала ветвления оказался недостаточно коррелированным со скороплодностью. Например, в группе сортов *Malus domestica* × *M. prunifolia* у среднеплодного сорта Китайка санинская ветвление начиналось на более раннем узле, чем у скороплодного Пепин шафранный. В группе сортов *Malus domestica* у среднеплодного с уклоном к позднесплодности сорта Антоновка обыкновенная ветвление начиналось почти на том же узле, как у скороплодного сорта Грушовка.

Таким образом, скороплодные сорта в раннем возрасте ветвятся сильнее. Но это совершенно не значит, что то же соотношение сохранится и у взрослых растений.

Более позднесплодные сорта могут быть более ветвистыми во взрослом состоянии, что и понятно, так как именно эти сорта обладают большей продолжительностью жизни и большей мощностью вегетативного развития. Отсутствие ветвления или незначительное ветвление на ранних фазах развития растений у этих сортов показывает лишь, что эти сорта позднее достигают необходимой возрастности для развития боковых образований (Кренке, 1940).

Склонность сортов к образованию боковых побегов изучалась на яблонях и грушах однолетках Знаменским (1917). Он приходит к выводу, что склонность к ветвлению «есть до известной степени сортовой признак». В одних и тех же условиях одни сорта не дали в конце вегетационного периода ни одного побега, другие, наоборот, сильно ветвились. Наблюдая развитие 12 сортов яблонь-однолеток, он делает вывод об определенной зависимости между количеством боковых побегов и общим развитием дерева. Именно, увеличение размеров растений как в высоту, так и в толщину соответствовало, в его материале, и повышению на них количества боковых побегов. В нашем материале в пределах сорта также наблюдалась в большинстве случаев корреляция между мощностью ветвления и общим развитием дерева, т. е. растения с более высоким и толстым стеблем (у основания) ветвились сильнее. Если же сопоставить по этим признакам сорта, то такой зависимости не наблюдается. Так, например, в группе *Malus domestica* × *M. prunifolia* растения сорта Бельфлер-китайка, самые высокие (140,1 см) в этой группе и средние по толщине (диаметр 1,5 см), и растения сорта Аркад-китайка, с самым толстым стеблем в этой группе (диаметр 1,8 см), ветвились слабее растений других сортов.

Образование побегов на однолетках, по мнению Петрова (1934), снижает качество посадочного материала и является отрицательным признаком сорта.

Мы считаем, что раннее ветвление является признаком, коррелированным со скороплодностью сорта. А поэтому при отборе однолеток на скороплодность на этот признак нужно обращать должное внимание.

Длина междоузлий. На основании прежних наблюдений над развитием 5 сортов яблони (1940) мы ждали, что у более скороплодных

сортов, вследствие большей быстроты их развития, на единицу длины побега будет развиваться большее число листьев, т. е. междоузлия будут короче, чем у позднесплодных сортов. При изучении этого признака у 21 сорта для ряда сортов ожидаемое не подтвердилось. Поэтому мы можем считать этот признак коррелированным со скороплодностью только у некоторых сортов.

Резкость перехода формы начальных листьев к последующим. На основании теории Кренке (1940) мы ждали, что у скороплодных сортов будет более резкий переход формы начальных чешуйчатых листьев к последующим, чем у позднесплодных.

Рис. 4 показывает ряды первых листьев у 5 сортов яблонь.

У скороплодного сорта Грушовка (1) и среднеплодного Авенариус (2) наблюдается более резкий переход формы пластинки листьев от начальных чешуйчатых к последующим, чем у позднесплодных сортов Коричное (4) и Бабушкино (5).

У более скороплодных сортов имеется два чешуйчатых листа, у более позднесплодных — один чешуйчатый лист и более плавный переход формы от листа к листу.

У мичуринских сортов, различающихся по скороплодности в меньшей степени, чем старые русские сорта, резкость перехода формы начальных листьев к последующим выражена также несколько меньше. Этот признак оказался коррелированным со скороплодностью только у сортов группы *Malus domestica*, резко отличающихся по скороплодности.

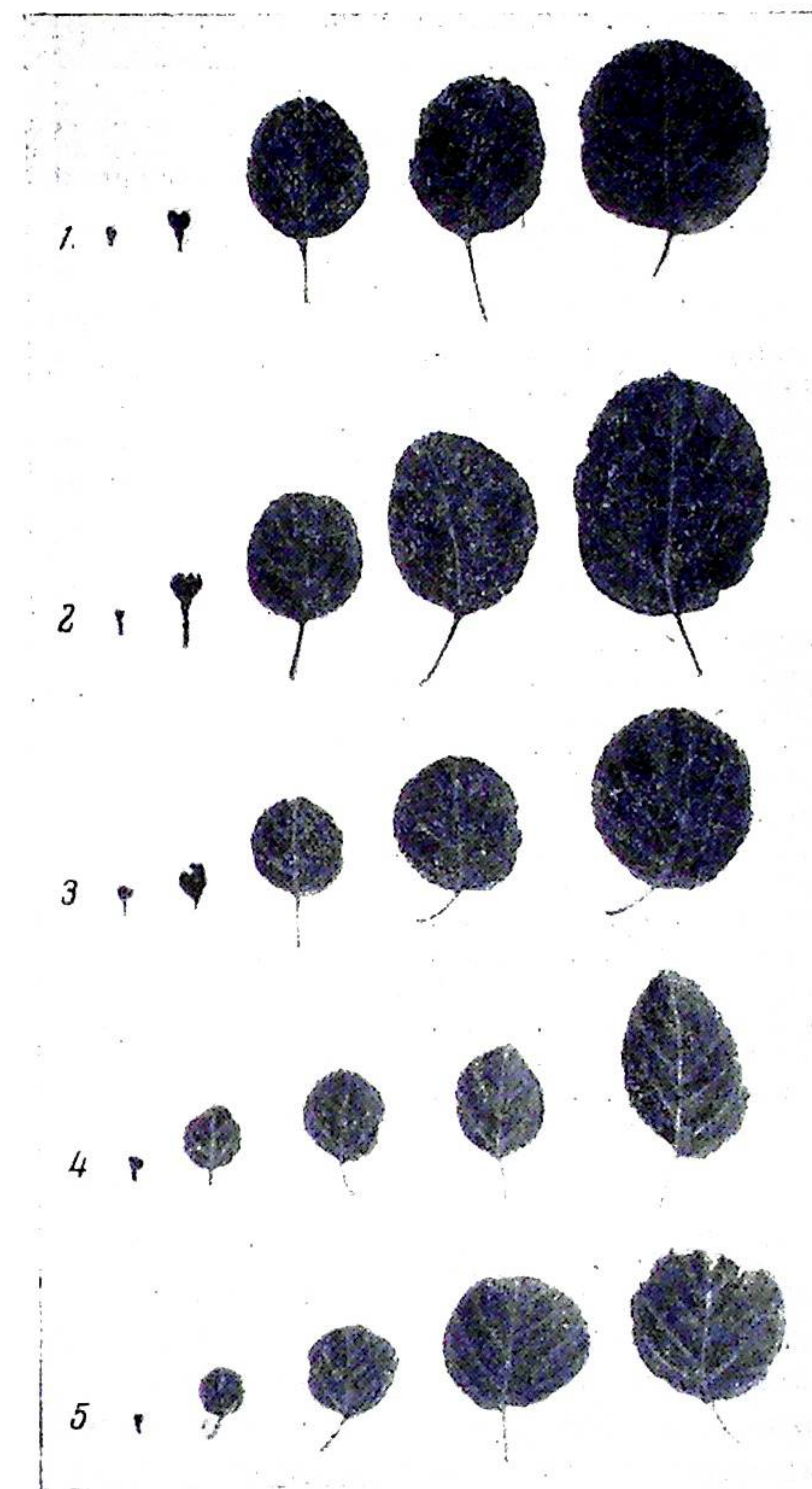


Рис. 4. Резкость перехода форм листьев от начальных чешуйчатых к последующим у разных по скороплодности сортов яблонь в первый год их развития

II. О корреляции признаков со скороспелостью у яблонь-однолеток

Согласно теории возрастной цикличности Кренке, можно было ожидать, что основные процессы развития у скороспелых сортов будут протекать в течение вегетационного периода интенсивнее, чем у позднеспелых.

Поэтому нами изучались признаки, связанные с началом и концом вегетации растений. Результаты приведены в табл. 3.

Таблица 3

Фенологические наблюдения над вегетацией яблонь-однолеток

Название сорта	Дата развертывания почек (в среднем)	% почек, развернувшихся к 11.V	% побегов, закончивших рост к 20.IX
Первая группа			
Китайка золотая	7.V	100	100
Аркад-китайка	10.V	93	—
Китайка санинская	9.V	91,0	100
Бельфлер-китайка	10.V	77,8	9,1
Пепин шафранный	12.V	49	0
Борсдорф-китайка	3.V	38	0
Вторая группа			
Папировка	13.V	6,0	100
Грушовка	12.V	—	63,6
Суслеппер	10.V	89,0	78,9
Авенариус	12.V	53,3	60,0
Анис серый	10.V	73,5	37,5
Анис алый	12.V	42,0	22,2
Коричное	13.V	31,8	54,1
Антоновка шестисотграммовая	12.V	53,3	45
Розмарин русский	15.V	0	58,4
Штрейфлинг	12.V	50	0
Антоновка обыкновенная	13.V	45,5	16,7
Бабушкино	13.V	39,1	0
Ренет Крюднера	11.V	75,0	0
Славянка	14.V	25,0	4,0
Кальвиль анисовый	12.V	18,2	25

Из табл. 3 видно, что развертывание почек у исследованных сортов продолжалось с 7 по 15 мая. В группе сортов *Malus domestica* × *M. prunifolia* у летних сортов Китайка золотая и Аркад-китайка развертывание почек было более раннее (7—10 мая), чем у зимних (12—13 мая). В группе *Malus domestica* разницы в сроках развертывания почек между летними и зимними сортами почти не наблюдалось. Самое раннее развертывание почек (10 мая) в этой группе сортов было у летнего сорта Суслеппер и осеннего Анис серый. У летнего же сорта Папировка сроки развертывания почек были одинаковыми с некоторыми зимними сортами.

Та же таблица показывает процент почек, развернувшихся к 11 мая. В группе сортов *M. domestica* × *M. prunifolia* на первом месте находятся летние сорта (100 и 93%), на последнем — зимние (49 и 38%). В группе *M. domestica* такой картины не наблюдается. Так, один из летних сортов, Папировка, имел к этому времени только 6% развернувшихся почек, в то время как у одного из зимних, Ренет Крюднера, развернулось к этому времени 75% всех почек.

К 20 сентября мы произвели учет закончивших рост однолеток, считая за окончание роста побегов заложение верхушечной сформированной почки и прекращение образования новых междоузлий и листьев. В группе сортов *M. domestica* × *M. prunifolia* раньше всех (к половине августа) прекратился рост побегов у летнего сорта Китайка золотая, к 20 сентября

закончился рост побегов у всех растений осеннего сорта Китайка санинская; у позднеосеннего сорта Бельфлер-китайка только 9,1% растений закончили свой рост к этому времени. У зимних же сортов Пепин шафранный и Борсдорф-китайка ни одно растение не прекратило роста побегов к моменту наблюдения. В группе сортов *M. domestica* наибольший процент закончивших рост побегов был в группе летних сортов, наименьший — в группе зимних. Промежуточное место по этому признаку занимали осенние сорта. В то время как у летнего сорта Папировка все растения закончили рост побегов, у зимних — Бабушкино, Ренет Крюднера и одного из осенних — Штрейфлинг, ни одно из растений не закончило к 20 сентября своего роста. Зимний сорт Кальвиль анисовый приближается по этому признаку к осенним. Интересно проследить поведение этого сорта в следующие годы.

Признак — окончание роста побегов осенью мы считаем все же коррелированным со скороспелостью. У большинства более скороспелых сортов скорее заканчивается рост побегов осенью, чем у более позднеспелых.

Относительно прогноза скороспелости у И. В. Мичурина имеется следующее указание: «Сравнительно особенно раннее заканчивание роста сеянца в отношении остальных односемейных и одного возраста сеянцев безусловно указывает, что этот сорт будет давать плоды летнего созревания».

По наблюдениям Петрова (1927), у разных сортов набухание и раскрытие почек протекает с интервалом в 2—3 дня, но расхождение во времени появления признаков конца вегетационного периода у разных сортов значительно большее. На нашем материале и в наших условиях подтверждаются наблюдения Петрова как в признаках начала, так и конца вегетационного периода.

В наступлении изменения окраски листьев осенью также наблюдаются различия между разными по скороспелости сортами. Наблюдение над изменением окраски листьев нами проводилось 24 октября. В это время у летних и некоторых раннеосенних сортов (Коричное и Суслеппер) окраска листьев сильно изменялась, в группе позднеосенних и некоторых зимних сортов были незначительные изменения окраски, а у ряда зимних и одного из осенних сортов (Штрейфлинг) все растения сохраняли до морозов зеленые листья.

Листопад в нашем исследовании учитывался 12 ноября. По этому признаку намечилось 4 группы сортов: первая группа — с полным листопадом, куда вошли почти все летние сорта (за исключением сортов Суслеппер и Авенариус); в четвертую группу — почти без листопада — попали зимние сорта Пепин шафранный и Кальвиль анисовый и осенний сорт Штрейфлинг, у которых листья почти полностью остались на растениях; во второй и третьей группах листопад прошел частично; здесь оказалось большинство осенних сортов, как исключение — летние (Авенариус и Суслеппер) и зимние сорта (Антоновка обыкновенная и Бабушкино).

В нашем материале у некоторых сортов, например Бельфлер-китайка, Ренет Крюднера, наблюдались некоторые несоответствия в поведении растений по фазам развития: в одних фазах они вели себя, как скороспелые, в других, как позднеспелые. К подобным же заключениям пришли Пашкевич (1933) и Карпухина (1929), которые отмечали у ряда сортов несоответствие между началом и концом вегетации.

Мы ждали, что у скороспелых сортов процессы нарастания числа листьев будут протекать быстрее, чем у позднеспелых. Такое явление, например, наблюдал Симонов (1938). Процесс нарастания листьев в группе скороспелых сортов (Грушовка, Папировка, Китайка золотая) протекал быстрее, чем у позднеспелых (Бабушкино, Скрижапель, Антоновка, Славянка, Пепин шафранный). В начале июля темп новообразования листьев

у скороспелых сортов снизился, и в середине июля процесс появления листьев закончился. У позднеспелых сортов процесс нарастания листьев в июле был таким же, как и в мае и июне.

В нашем материале, полученном летом 1940 г., такой резкой разницы в темпе нарастания числа листьев у разных по скороспелости сортов не наблюдалось. У летних сортов не было преимущества в быстроте нарастания листьев по сравнению с осенними, а также и с некоторыми зимними сортами.

Только в августе у некоторых сортов был замечен перелом в сторону уменьшения прироста числа листьев. Особенно это заметно сказалось у летнего сорта Китайка золотая. Однако у других летних сортов (Аркад-китайка, Авенарнус, Суслеппер) в это время такой резкой разницы в темпе нарастания листьев не замечалось.

Таким образом, темп нарастания числа листьев в летний период не стоит в корреляции со скороспелостью сортов.

На 4 сортах (2 летних и 2 зимних) были проведены наблюдения над продолжительностью роста листьев в различных узлах побега (10, 20, 30 и 40-й).

Наблюдения начинались с момента разворачивания листьев и продолжались до окончания их роста. Оказалось, что у летних и зимних сортов листья, развивающиеся в одинаковых условиях, обладали почти одинаковой продолжительностью роста. У всех изученных сортов листья 10-го узла росли в среднем от 19 до 21 дня, листья 20-го узла — от 12 до 14 дней, листья 30 и 40-го узлов — от 16 до 18 дней.

Здесь несомненно сказалось влияние внешних факторов. Таким образом, этот признак — продолжительность роста листьев — оказался некоррелированным со скороспелостью сортов.

III. О корреляции признаков со скороспелостью у яблонь-двухлеток

Разные по скороспелости сорта яблонь на второй год их развития мало отличались между собой в признаках начала вегетации. Несколько более ранняя вегетация была замечена в группе сортов *Malus domestica* × *M. prunifolia* (например, у сортов Китайка золотая и Китайка санинская), в группе же *Malus domestica*, так же как и у яблонь-однолеток, разницы в наступлении вегетации у разных по скороспелости сортов почти не наблюдалось.

Признак — окончание роста побегов и изменение окраски листьев осенью оказался коррелированным со скороспелостью, как и у яблонь-однолеток. У летних сортов по сравнению с зимними скорее заканчивался рост побегов, раньше появлялись желтые листья и проходил листопад.

Осенние же сорта в условиях развития 1941 г. вели себя по-разному: одни из них (Штрейфлинг, Анис серый) по признакам окончания вегетационного периода приближались к летним, другие (Антоновка шести-сотграммовая и Розмарин русский) — к зимним.

ВЫВОДЫ

В результате морфологического анализа признаков у 21 сорта однолетних и двухлетних яблонь мы пришли к следующим выводам:

1. Мощностъ ветвления растений в конце вегетационного периода первого года развития яблонь является признаком, коррелированным со скороспелостью. Скороплодные сорта однолетних яблонь обладают

более мощным ветвлением в сравнении с позднеспелыми, так как они, как сорта физиологически более старые, раньше достигают необходимой возрастности для развития боковых образований.

Процент ветвящихся растений среди скороплодных сортов больше, чем среди позднеспелых.

2. Другие изученные признаки, как, например, узел начала ветвления, длина междоузлий на основном побеге, степень резкости перехода начальных листьев к последующим, оказались коррелированными со скороплодностью только у некоторых исследованных сортов.

3. Признаки окончания вегетационного периода как у однолетних, так и у двухлетних яблонь коррелированы со скороспелостью у большинства сортов. У более скороспелых сортов скорее заканчивается рост побегов осенью, раньше появляется осенняя окраска листьев и проходит листопад. Нужно отметить, что по этому признаку отдельные сорта, как Кальвиль анисовый, Штрейфлинг, представляют исключение; поведение их подлежит дальнейшему изучению.

4. Скорость разворачивания почек, темпы нарастания листьев в течение летнего периода и продолжительность роста листьев в однозначных узлах на разных фазах развития растений не находятся в корреляции со скороспелостью.

5. На основании нашей работы мы приходим к заключению, что вопрос об установлении корреляции признаков со скороплодностью и скороспелостью является сложным и требует дальнейшего изучения. Известно, что внешние условия изменяют скороплодность и скороспелость сортов; большое влияние на изменчивость скороплодности и скороспелости растений оказывает подвой.

В нашей работе мы сделали попытку установить корреляцию скороплодности и скороспелости с некоторыми морфологическими признаками в одинаковых условиях развития растений. Считаем, что полученные нами данные могут быть полезны для оценки качества гибридных семян яблонь в первые годы их жизни.

В заключение выражаем благодарность директору Плодовой опытной станции Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева Е. И. Эзеринной и научным сотрудникам станции за предоставление материала и организационную помощь в работе.

ЛИТЕРАТУРА

- Б а з а в л у к В. Ю. и Д у б р о в и ц к а я Н. И. Раннее определение скороплодности сортов яблонь. Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз, 1940.
- З н а м е н с к и й В. В. Однолетки семечковых местного ассортимента. — «Отд. садоводства и огородничества», Харьков, 1917, № 1.
- К а р п у х и н а К. Г. Сортоизучение яблонь. — «Тр. Мысовского садово-огородного отд. Моск. обл. с.-х. оп. ст.», 1929, вып. 33.
- К р е н к е Н. П. Морфогенетический анализ хлопчатника. — Сб. «Феногенетическая изменчивость», изд. Биол. ин-та им. Тимирязева. М., 1933—1935, т. I.
- К р е н к е Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. М., Сельхозгиз, 1940.
- М и ч у р и н И. В. Сочинения. Т. I. Сельхозгиз, 1948.
- П а ш к е в и ч В. В. Сортоизучение и сортоводство плодовых деревьев. Гос. изд. совхоз. и колх. литер. М.—Л., 1933.
- П е т р о в А. В. Морфологические и биологические особенности важнейших сортов яблонь. — «Тр. Мысовского садово-огородного отд. Моск. обл. с.-х. оп. ст.», 1927, вып. 23.
- П е т р о в А. В. Изучение и определение сортов яблонь в питомнике. — «Тр. сел.-ген. станции им. Мичурина». М., 1934.

- Петров А. В. Количественные признаки корреляции сортов яблони. — «Тр. Центр. ген. лаб. им. Мичурина», 1934, т. II.
- Рубин В. А. и Сисакян Н. М. Характеристика ферментативной деятельности листьев в связи со сроками созревания плодов у сортов яблони. — «Биохимия», 1939, т. IV, вып. II.
- Симонов И. Н. О различии некоторых биохимических процессов в листьях яблони. — «Докл. ВАСХНИЛ», 1937, вып. 5.
- Симонов И. Н. Анатомические исследования яблони в связи с длиной вегетационного периода. — «Докл. ВАСХНИЛ», 1938, вып. 17—18.
- Симонов И. Н. Некоторые особенности развития сортов яблони различной длины вегетационного периода. — «Докл. ВАСХНИЛ», 1938, вып. 28—29.
- Симонов И. Н. Биохимические и биологические различия сортов яблони. — «Тр. ТСХА», юб. сборник, вып. 1. Растениеводство. М., 1940.
- Черненко С. Ф. Селекция и новые сорта яблони. 1933.
- Хедрик У. П. Помология. Сельхозгиз, М., 1937.
- Шитт П. Г., Метлицкий З. А. Плодоводство. Сельхозгиз, М., 1940.
- Show J. K. Leaf characters of apple varieties. Bull. 208. Mass Exp. Sta, 1922.

ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА РОЗОВОЙ И КРАСНОЙ РОМАШЕК

К. А. ПЕТРОВА

Эмбриологические исследования систематически различных покрытосеменных свидетельствуют о некотором постоянстве развития женского гаметофита растений, размножающихся нормальным половым путем. Женский гаметофит, как один из жизненно важных органов, сравнительно менее варьирует в силу особенностей обмена веществ в организме растения. Однако это постоянство лишь относительное. Процесс развития женского гаметофита связан с условиями среды и в той или иной степени зависит от их изменений.

Существенным недочетом многих эмбриологических работ, посвященных женскому гаметофиту, является абсолютизирование его относительного постоянства, что находит свое отражение как в методике, так и в задачах этих исследований, которые строятся без учета конкретных связей изучаемого объекта со средой и производятся часто на случайном и ограниченном материале. Задачи исследования сводятся лишь к определению типа зародышевого мешка по классификации того или иного автора или же, в более редких случаях, к установлению нового типа. Отклонения в развитии женского гаметофита растений за пределы установленного для него типа рассматриваются обычно как случайные изменения.

Интересные данные, показывающие ошибочность представлений о неизменности женского гаметофита растений, получены нами при изучении эмбриологии розовой и красной ромашек.

Розовая и красная ромашки (*Pyrethrum roseum* M. В. и *P. carneum* M. В.) — дикорастущие многолетние травянистые растения высокогорной зоны Кавказа и сопредельных стран Передней и Малой Азии; морфологически они очень близки между собой и относятся систематиками к серии *Rosea* секции *Euprethrum* рода *Pyrethrum* (Gaertn.) Boiss. сем. *Compositae* (Сосновский, 1915).

Оба вида в настоящее время вводятся в культуру за их ценные декоративные и инсектицидные достоинства.

Исследование развития женского гаметофита розовой и красной ромашек проводилось в связи с изучением биологии их цветения как исходного материала для селекции на пиретрин. В эмбриологической литературе нет сведений об этих растениях; у ряда близких к ним видов рода *Pyrethrum* установлено наличие трех типов тетраспорического зародышевого мешка (Palm, 1915; Martinoli, 1940; Fagerlind, 1941, 1944).

Материалом для исследования послужила коллекция этих видов, полученная из Ботанического института им. В. Л. Комарова Академии Наук СССР и выращенная на питомнике лаборатории отдаленной гибридизации Главного ботанического сада Академии Наук СССР. Часть материала была собрана нами в горных районах Грузии — Бакуриани и Манглиси.

Соцветия разного возраста фиксировались по Карнуа; срезы толщиной от 15 до 25 μ окрашивались железным гематоксилином по Гейденгейну. Как у всех сложноцветных, в завязи цветков розовой и красной ромашек присутствует одна, обращенная, с одним покровом, тенуинуцеллярная семязпочка. Как исключение, встречаются цветки с двумя семязпочками в одной завязи.

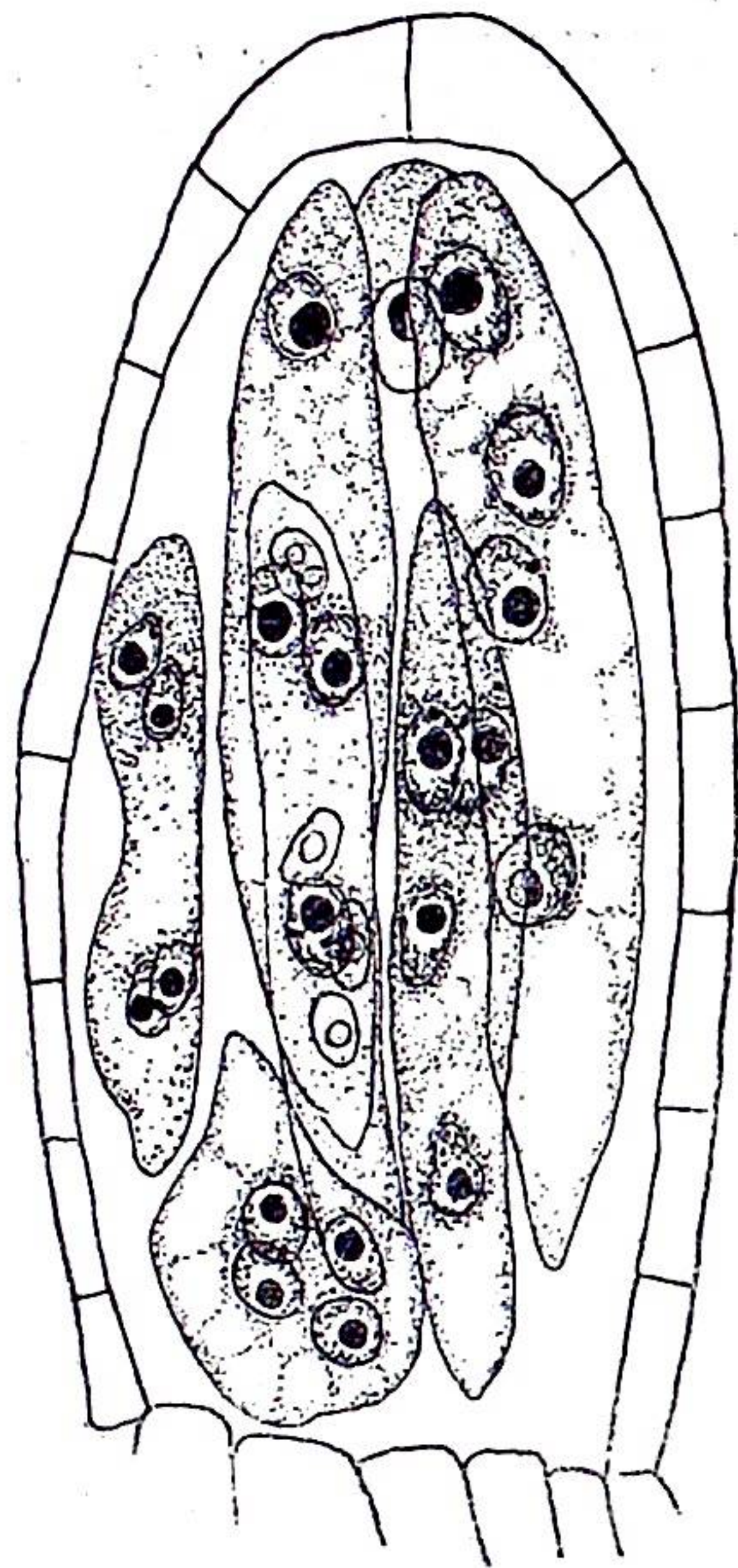


Рис. 1. Семь четырехъядерных зародышевых мешков в нуцеллусе семязпочки *Pyrethrum roseum*

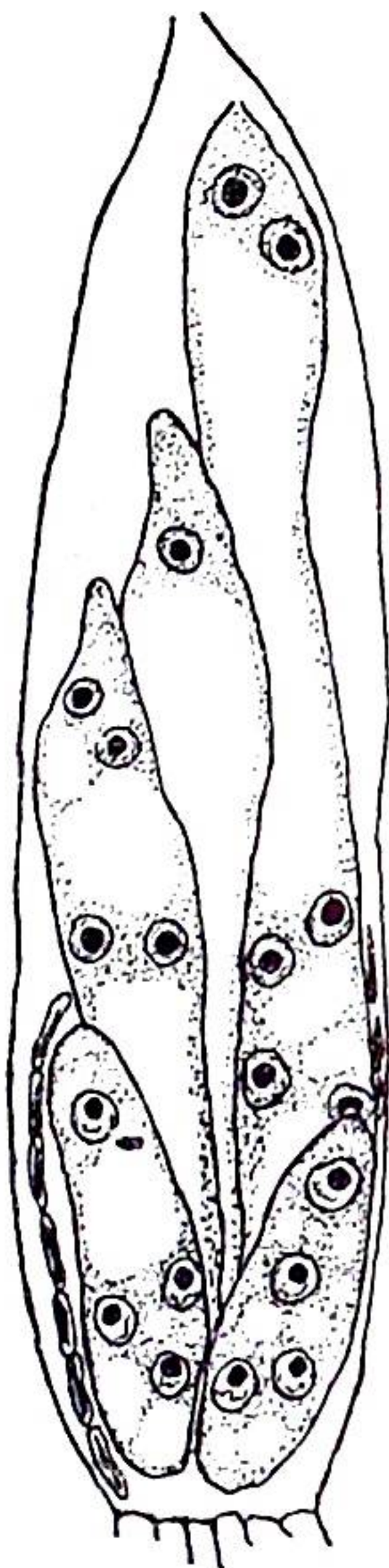


Рис. 2. Пять зародышевых мешков в семязпочке *Pyrethrum carneum*

Женский археспорий у обоих видов многоклеточный (от 7 до 11 клеток в нуцеллусе). Археспориальные клетки развиваются из клеток субэпидермиального и нижележащих слоев вершины бугорка семязпочки. В процессе развития они митотически не делятся. Все клетки археспория становятся материнскими клетками макроспор. Макроспорогенез совершается правильно, без образования перегородок после первого и второго делений мейозиса. Возникающая четырехъядерная клетка непосредственно становится четырехъядерным зародышевым мешком; зародышевый мешок изучаемых видов, следовательно, тетрапорический, как и у ранее исследованных видов рода *Pyrethrum*. В каждой семязпочке того и другого растения после мейозиса образуется от 5 до 9 четырехъядерных мешков (рис. 1). Почти все они развиваются далее (рис. 2).

Эмбриологическими исследованиями показано, что у покрытосеменных растений, имеющих многоклеточный археспорий, как правило, развивается один зародышевый мешок в семязпочке из одной археспориальной клетки, тогда как остальные отмирают чаще до мейозиса или же сразу

после мейозиса, как, например, это описано для одного из видов рода *Pyrethrum* — *Pyrethrum cinerariifolium* Trev. (Martinoli, 1940). Развитие нескольких зародышевых мешков в семязпочке в таких случаях встречается как редкое исключение. Однако наряду с этим в различных семействах типа покрытосеменных известны растения, у которых развитие нескольких зародышевых мешков в семязпочке из различных археспориальных клеток представляет собою закономерное, нормальное явление, как, например, у видов родов *Galium*, *Asperula*, *Crucianella*, *Putoria* (Fagerlind, 1937), у *Cardamine bulbifera* Crantz, *Leontodon hispidus* L. и др. К числу этих растений, как показало наше исследование, могут быть отнесены и розовая и красная ромашки.

Характерной особенностью, общей для всех эмбриологически исследованных нами растений обоих видов, является широкое варьирование развития и строения их зародышевых мешков в зрелом состоянии. На ранней стадии онтогенеза среди четырехъядерных мешков как одной семязпочки, так и в различных цветках разных растений обоих видов установлено разнообразие по характеру размещения ядер; нами отмечено наличие следующих типов размещения.

1. Биполярное размещение ядер в порядке:

а) 1 + 3 (одно ядро в микропилярной и три в халазальной частях зародышевого мешка);

б) 1 + 2 + 1 (одно ядро в микропилярной, одно в халазальной частях зародышевого мешка, два центральных ядра сближены);

в) 2 + 2 (два ядра в микропилярной и два в халазальной частях зародышевого мешка);

г) 3 + 1 (три ядра в микропилярной и одно ядро в халазальной частях зародышевого мешка).

2. Монополярное размещение, с ядрами или в микропилярной (4 + 0) или в халазальной (0 + 4) частях зародышевого мешка.

3. Беспорядочное размещение, при отсутствии поляризации.

Наиболее часто встречаются зародышевые мешки с биполярным размещением, типа 1а; 2-й и 3-й типы размещения встречаются, как правило, у зародышевых мешков, расположенных в основании нуцеллуса, имеющих овальную, округлую или приближающуюся к округлой форму.

Характер размещения ядер, как известно, представляет собой одну из основных закономерностей развития зародышевого мешка покрытосеменных растений, определяющую дальнейший путь развития и конструкцию его в зрелом состоянии. Случаи отклонения от того или иного типа размещения, являющегося нормальным для каждой данной группы растений (в разных случаях разного таксономического значения), описываются как исключение. Такие случаи отмечены среди видов рода *Pyrethrum* у *P. cinerariifolium* Trev., *P. parthenifolium* Willd. и *Tanacetum vulgare* L., а также у *Tulipa tetraphylla* Rgl., *T. Ostrovskiana* Rgl. и др.

По предположению ряда эмбриологов, размещение ядер определяется как особенностями организации зародышевого мешка, так и физиологическими особенностями ядер. Изменения характера размещения ядер в зародышевых мешках розовой и красной ромашек представляют собой в значительной степени следствие различных физиологических условий развития в семязпочке; предпосылками таких различий являются различия в пространственном положении зародышевых мешков в семязпочке, а также сложные процессы взаимовлияния между многими зародышевыми мешками, растущими в семязпочке одновременно. Как у розовой, так и у красной ромашек из нескольких растущих в семязпочке зародышевых мешков обычно один оказывается в наиболее благоприятных условиях

развития, благодаря чему он растет и развивается быстрее и вскоре занимает центральное, как бы господствующее положение в семязпочке. К началу цветения он достигает зрелого состояния. Этот зародышевый мешок мы называем основным. Прочие зародышевые мешки, добавочные, в количестве от одного до семи, отстают в росте и развитии и, как правило, располагаются в халазальной части нуцеллуса, параллельно с основным зародышевым мешком или у его основания. В ряде случаев они растут в противоположную от микропиле сторону, внедряясь в ткани халазальной части семязпочки. Развитие в семязпочке наряду с основным зародышевым мешком группы добавочных приводит к изменениям условий развития первого, главным образом, повидимому, условий его питания. Степень и характер этих изменений, в свою очередь, находятся в тесной взаимосвязи с условиями питания семязпочки.

В строении готового основного зародышевого мешка установлено разнообразие по количеству ядер и по характеру дифференциации отдельных элементов зародышевого мешка. Для характеристики разнообразия числа ядер приводим таблицу:

Название вида	Число ядер в готовом зародышевом мешке накануне оплодотворения										Общее число исследованных зародышевых мешков
	5	6	7	8	9	10	12	13	14	16	
<i>Pyrethrum roseum</i>	6	4	6	16	10	18	16	10	10	4	100
<i>P. carneum</i>	8	6	8	14	10	10	15	11	12	6	100

Как видно, число ядер в готовом зародышевом мешке у обоих видов колеблется от 5 до 16. Наиболее часто встречаются зародышевые мешки с числом ядер от 8 до 14.

В зависимости от характера дифференциации элементов зародышевого мешка, нам встречались фертильные зародышевые мешки — с нормальной дифференциацией и с дифференциацией, отклоняющейся от принятой нами за норму, и стерильные зародышевые мешки — с нарушенной дифференциацией.

К группе фертильных зародышевых мешков с нормальной дифференциацией мы относим зародышевые мешки, имеющие яйцевой аппарат из трех клеток и два полярных ядра. Число клеток-антипод в разных случаях колеблется от 1 до 11; иногда антиподы отсутствуют. Вторичного увеличения числа клеток-антипод, как это имеет место у некоторых видов рода *Pyrethrum* [*P. balsamita* (L.) Willd., *P. punctatum* (Desr.) D. Sosn. и др.], рода *Chrysanthemum* и др., не наблюдается. Форма зародышевых мешков в различных цветках разная; чаще они вытянутые, с расширенным верхним и узким антиподальным концом. Нередко они продолговато-овальные или округлые. Яйцеклетка грушевидная, с нормально расположенной вакуолью и крупным ядром, с одним ядрышком. Синергиды с вытянутыми концами, с густой плазмой; ядро их меньших размеров по сравнению с ядром яйцеклетки. Два полярных ядра располагаются непосредственно под яйцеклеткой и сливаются лишь перед оплодотворением. Число зародышевых мешков, дифференцированных таким образом, наиболее многочисленно.

Отклонения в характере дифференциации зародышевых мешков от вышеописанной, условно принятой нами за норму, выражалось в изменении числа клеток, участвующих в образовании яйцевого аппарата и в изменении числа ядер, образующих вторичное ядро эндосперма. Число клеток, образующих яйцевой аппарат, в основном зародышевом мешке обоих видов нередко увеличивается до пяти или восьми. На рис. 3 представлен зародышевый мешок *P. carneum* с пятиклеточным яйцевым аппаратом; из пяти клеток две имеют строение, свойственное яйцеклетке, а три клетки,

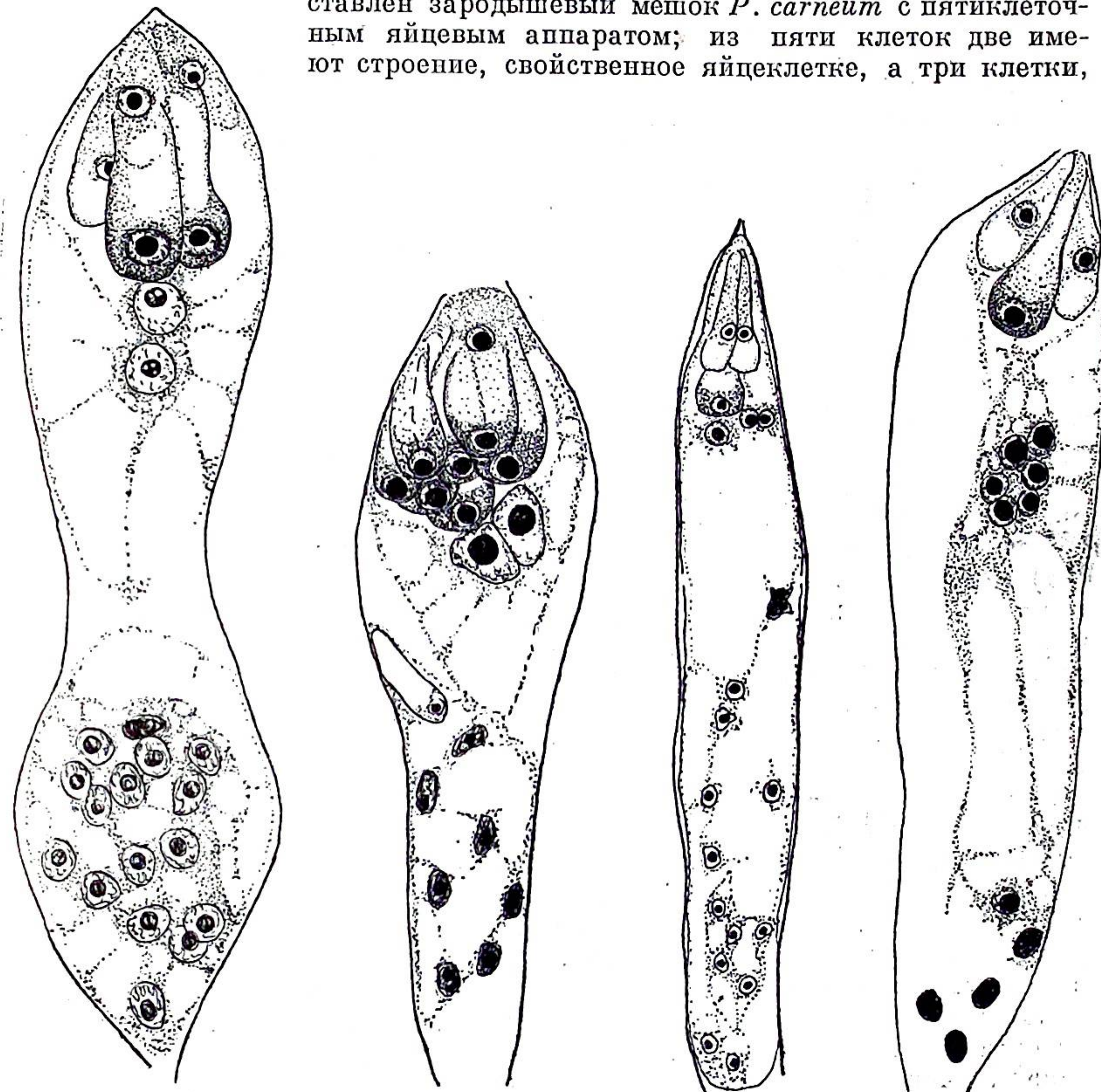


Рис. 3. Основной семиядерный зародышевый мешок в семязпочке *Pyrethrum carneum* и халазальный с беспорядочным размещением ядер (в день цветения)

Рис. 4. Восьмиклеточный яйцевой аппарат в основном зародышевом мешке *Pyrethrum roseum* (в день цветения)

Рис. 5. Зародышевый мешок *Pyrethrum roseum* накануне цветения с тремя полярными ядрами

Рис. 6. Шесть ядер центральной клетки в зародышевом мешке *Pyrethrum carneum* накануне цветения

повидимому, принадлежат синергидам. Полярных ядер два. Антипод не обнаружено. Зародышевый мешок семиядерный.

На рис. 4 можно видеть пример дифференциации зародышевого мешка, яйцевой аппарат которого состоит из восьми клеток; семь клеток имеют

типичную форму яйцеклетки — грушевидные, с вакуолью в нижнем отделе и ядром в основании. Восьмое ядро, судя по его положению у нижнего конца яйцеклетки, может быть принято за ядро клетки синергиды. Под яйцеклетками располагаются два полярных ядра обычного строения. Антипод не обнаружено. Зародышевый мешок десятиядерный. В халазальной части полости семязпочки присутствует дополнительный зародышевый мешок с одной яйцеклеткой и отмирающими антиподальными клетками. Нередко наблюдались зародышевые мешки, у которых число яйцеклеток увеличивалось за счет уменьшения числа синергид. В образовании первичного ядра эндосперма в некоторых зародышевых мешках принимают участие не два полярных ядра, как обычно, а большее количество их — три (рис. 5), иногда пять или же шесть ядер (рис. 6).

К группе стерильных зародышевых мешков мы относим довольно часто встречающиеся в семязпочках обоих растений зародышевые мешки со слабо дифференцированным, функционально нежизнеспособным яйцевым аппаратом, а также зародышевые мешки с беспорядочным размещением ядер.

Изучая разнообразие в развитии и строении основных зародышевых мешков, мы пришли к заключению, что в основе его лежат: описанные выше различия зародышевых мешков по характеру размещения ядер на ранней стадии их онтогенеза; изменения степени жизнеспособности их халазальных ядер; изменения числа делений в процессе развития.

Учитывая эти моменты, можно выделить следующие наиболее характерные случаи в ходе развития основных зародышевых мешков розовой и красной ромашек.

1) Конечное размещение $1 + (1 + 1 + 1)$. В процессе развития имеют место два деления, которые проходят либо все четыре ядра макроспоры синхронно, либо лишь ядра микропилярной части ее; халазальные ядра ведут себя в разных случаях различно, в зависимости от степени своей жизнеспособности, снижающейся с развитием зародышевого мешка.

Падение жизнеспособности — депрессия ядер — выражается в потере способности ядра делиться, а далее и в отмирании его. Различия в степени жизнеспособности ядер находятся в связи с описанными выше изменениями условий развития зародышевых мешков в семязпочке. Тот факт, что депрессия наблюдается главным образом у ядер халазальной части зародышевого мешка, очевидно, объясняется особенностями его организации, а именно его полярностью. В микропилярной части зародышевого мешка формируется яйцевой аппарат, яйцеклетка, служащая для исполнения одной из наиболее жизненно важных функций — функции размножения. В халазальной части, вследствие синхронизма ядерных делений, возникает антиподальный аппарат; функция его является менее важной, и его значение утрачивается в процессе филогенеза зародышевого мешка, что находит свое выражение в усиливающейся тенденции к редукции антипод. Функциональная неравноценность полюсов зародышевого мешка определяется физиологическим различием их. По всей вероятности, микропилярная часть зародышевого мешка наиболее физиологически активна, а следовательно, и наиболее жизнеспособна. При нарушении нормальных условий развития в зародышевом мешке происходит как бы процесс физиологического саморегулирования, который приводит к сохранению жизнеспособности микропилярной части зародышевого мешка за счет депрессии его халазальной части.

Таким путем развивается большинство наиболее часто встречающихся зародышевых мешков с нормальной организацией, с числом антипод от 0 до 11. Один из более редких вариантов этого случая — образование

шестнадцатиядерного зародышевого мешка — описан как тип *P. parthenifolium* (система И. Д. Романова).

2) Размещение ядер: $1 + 2 + 1$ (центральные ядра сближены). В процессе развития имеют место два деления. Центральные ядра не делятся. Зрелый зародышевый мешок с тремя полярными ядрами. Встречается единично (аналогичен типу *P. cinerariifolium*).

3) Размещение ядер: $1 + 3$. Халазальные ядра утрачивают жизнеспособность вскоре после мейозиса, вследствие чего перед вторым делением совершается вторичная полярзация этих зародышевых мешков, с увеличением числа последовательных делений микропилярного ядра до трех и с образованием восьмиядерного зародышевого мешка нормального строения. Встречается единично. Аналогичен типу *Anthemis*.

4) Размещение ядер: $2 + 2$, с одним делением, с образованием восьмиядерного зародышевого мешка нормального строения. Встречается единично. Аналогичен типу *Adoxa*.

5) Размещение ядер: $3 + 1$, с одним делением и образованием зародышевого мешка с пятиклеточным яйцевым аппаратом (аналогичен типу *Tulipa tetraphylla*). Встречается единично.

6) Размещение ядер: $3 + 1$, с двумя делениями, с образованием зародышевых мешков, дифференцирующихся различно, с восьмиклеточным яйцевым аппаратом, с пятью-шестью полярными ядрами и т. п.

Разнообразие в развитии и строении основных зародышевых мешков розовой и красной ромашек наблюдается не только у разных растений этих видов, но, как правило, и в различных цветках одной и той же корзинки; в последнем случае зародышевые мешки, происходящие из археспориальных клеток с одинаковой наследственностью, развиваются различно, в зависимости от физиологических условий их развития в семязпочке.

Как видно из вышеизложенного, разнообразие в развитии и строении зародышевых мешков розовой и красной ромашек нельзя выразить схемами того или иного типа зародышевых мешков по классификациям, принятым в эмбриологии. Изменяются как раз те признаки, которые, как наиболее устойчивые, положены в основу определения типа в большинстве принятых классификаций зародышевого мешка, как то: тип размещения ядер, число делений в процессе его развития. Этот факт говорит о формальном характере, механистичности существующих типологических классификаций женского гаметофита, строящихся почти исключительно на морфологических особенностях процесса его развития и ограничивающих разнообразие этого развития узкими рамками типа. Явления разнообразия в развитии женского гаметофита у растений одного и того же вида наблюдаются и у некоторых других видов рода *Purethrum*: *P. corymbosum* (L.) Willd., *P. cinerariifolium*, а также и у ряда растений, занимающих различное систематическое положение, как, например, у *Eriogon mucronatus* DC., у видов родов *Gagea* и *Tulipa* (Романов, 1939) и др.

Накануне цветения в цветках как у одного, так и у другого из изучаемых нами видов встречаются семязпочки, в которых, кроме основного зародышевого мешка, достигают зрелости еще один, два или три добавочных зародышевых мешка (рис. 7). Процесс развития добавочных зародышевых мешков отличается от описанного выше хода развития зародышевых мешков, занимающих господствующее положение в семязпочке, наступлением дифференциации на более ранних стадиях онтогенеза: четырехъядерной и восьмиядерной. Значительно сильнее проявляется здесь депрессия халазальных ядер: в делениях, как правило, участвуют лишь микропилярные ядра. Эти зародышевые мешки, чаще двух-, трех-, четырех- и

шестиядерные и очень редко восьмиядерные, обычно имеют одну яйцеклетку и одно или два полярных ядра, реже образуются синергиды, одна или две. Антиподы обычно не развиваются. Интересной особенностью добавочных готовых зародышевых мешков, развивающихся в халазальной части семязпочки, является расположение яйцеклетки в той части зародышевого мешка, которая является противоположной микропиле.

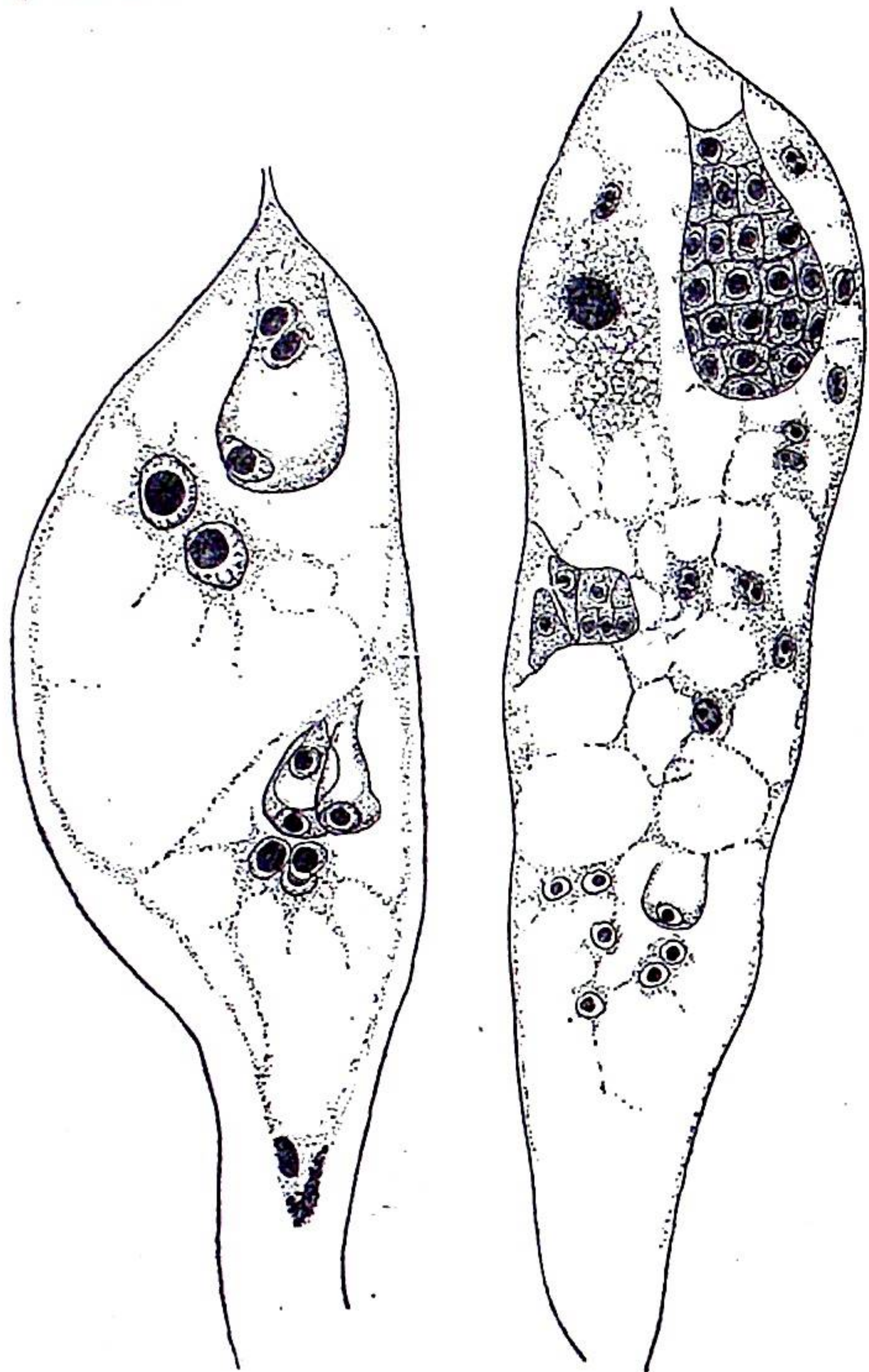


Рис. 7. Два готовых зародышевых мешка в семязпочке *Pyrethrum roseum*.

Рис. 8. Два зародыша в семязпочке *Pyrethrum carneum* на третий день после оплодотворения.

эмбрионии: у первого вида он равен 0,06, у второго 0,09. Наблюдаются также случаи развития добавочных зародышей и без оплодотворения. Проростки такого происхождения маложизнеспособны и чаще погибают на ранних стадиях прорастания семян.

Добавочные зародышевые мешки, не достигшие ко времени начала цветения зрелого состояния, имеют разное строение, в зависимости от их расположения в семязпочке. Зародышевые мешки, растущие параллельно основному зародышевому мешку (рис. 9, 10), сильно вытянутые, узкие; четырех- и восьмиядерные; нижние ядра их чаще отмершие. Зародышевые мешки, растущие в основании нуцеллуса, округлы или неправильной, приближающейся к округлой, формы, с 8—16 ядрами (рис. 11, см. рис. 3). Ядра их, размещающиеся беспорядочно, иногда обнаруживают склонность к дополнительным митотическим делениям, как, например, это можно

Изменение положения яйцевого аппарата в халазальных зародышевых мешках — их «обратная» полярность — установлена у *Trifolium pratense* (Федорчук, 1935) *Galium*, *Asperula* и рассматривается как результат влияния на их рост и развитие местных различий физиологической среды в семязпочке.

Несмотря на присутствие нескольких готовых зародышевых мешков в одной семязпочке, развитие зародыша происходит обычно лишь в одном зародышевом мешке; образование зародышей в дополнительных зародышевых мешках встречается как редкое исключение. Так, на рис. 8 можно видеть один из обнаруженных нами случаев развития добавочного зародыша в семязпочке *P. carneum*. Наблюдения за количеством растений-близнецов, встречающихся при прорастании семян розовой и красной ромашек, позволили установить примерный процент такой поли-

видеть на рис. 3; ядра халазального зародышевого мешка, изображенного на этом рисунке, находятся как бы на стадии профазы митоза. Мы наблюдали также явление гипертрофии ядер в дополнительных зародышевых мешках, развивающихся в основании нуцеллуса; гипертрофия выражалась

в значительном увеличении размеров ядер; каждое ядро при этом содержит большое количество ядрышек. Подобные видоизменения ядер имеют место обычно в клетках тапетума в пыльниках, в клетках интегументального тапетума в семязпочке и иногда в антиподах, т. е. в клетках, выполняющих функции трансформаторов и

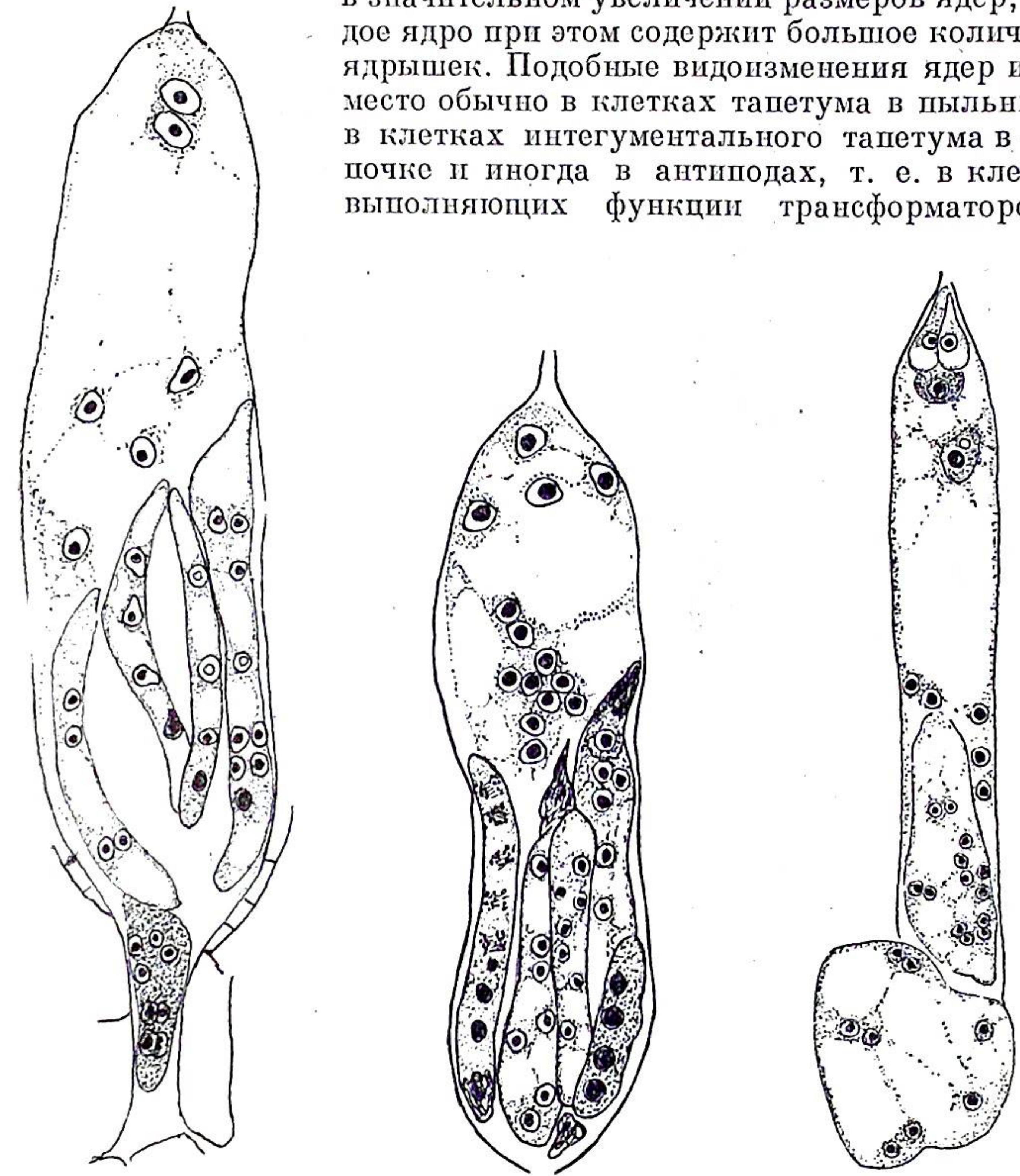


Рис. 9. Шесть зародышевых мешков в семязпочке *Pyrethrum carneum* (накануне цветения)

Рис. 10. Основной и пять добавочных зародышевых мешков в семязпочке *Pyrethrum roseum* (накануне цветения)

Рис. 11. Основной и два халазальных зародышевых мешка в семязпочке *Pyrethrum roseum*

проводников питательных веществ. На основании этого можно предположить, что и дополнительные зародышевые мешки в некоторых случаях выполняют те же функции в отношении основного зародышевого мешка.

Все зародышевые мешки, растущие в одной семязпочке, имеют оболочки, которые легко обнаруживаются на препаратах, окрашенных железным гематоксилином по Гейденгейну. Наряду с этим встречаются семязпочки, в полости которых насчитывается до 40—50 ядер (рис. 12), происходящих от различных зародышевых мешков; оболочки последних растворя-

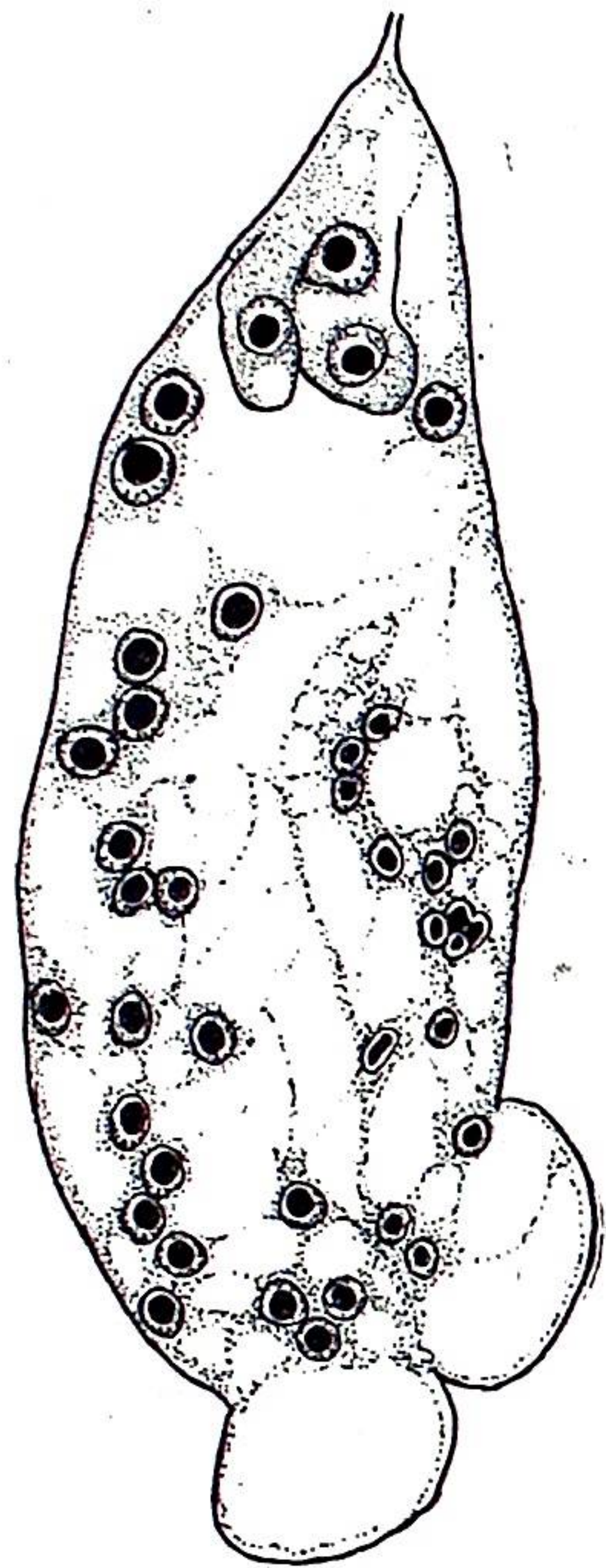


Рис. 12. Слияние трех зародышевых мешков в семязпочке *Pyrethrum roseum*

ются в процессе развития с образованием своеобразного синцития. После оплодотворения основного зародышевого мешка все дополнительные зародышевые мешки, как зрелые, так и не достигшие зрелого состояния, постепенно отмирают и, по видимому, служат одним из источников питания развивающегося зародыша. В различных цветках корзинок у обоих видов в день их цветения, наряду с семязпочками, имеющими один, два или три зрелых зародышевых мешка, встречаются семязпочки с зародышевыми мешками, находящимися на ранних стадиях развития. Обнаружены частые случаи отмирания всех зародышевых мешков, растущих в семязпочке. Это явление наблюдается как в краевых цветках, так и в цветках из центра соцветия, но среди последних число таких случаев выше, чем у первых.

Гибель зародышевых мешков в семязпочке на разных стадиях развития, нарушение их организации, недоразвитость ко времени опыления — все эти моменты обуславливают наличие высокого процента стерильных семязпочек в соцветиях изучаемых видов, что служит одной из причин пониженной их плодovitости.

Таким образом, характерной особенностью женского гаметофита розовой и красной ромашек является изменчивость в его организации. Процесс развития женского гаметофита розовой и красной ромашек осуществляется при наличии процессов взаимного влияния между многими зародышевыми мешками в семязпочке, развивающимися в различных физиологических условиях.

ЛИТЕРАТУРА

- Романов И. Д. Две новые формы зародышевого мешка в роде *Tulipa*. ДАН СССР, т. XXII, № 3, 1939.
- Федорчук В. Ф. Полиэмбриония у красного клевера (*Trifolium pratense* L.). Бюлл. Моск. с/х. обл. опытной ст. полеводства. № 4, 1935.
- Сосновский Д. И. Обзор некоторых кавказских представителей рода *Pyrethrum* (Gaertn.) Boiss. Тр. Тифл. бот. сада, в. 17, 1915.
- Fagerlind F. Embryologische u. a. Studien in der Familie Rubiaceae, Acta Horti Bergiani, II, 1937.
- Fagerlind F. Die Embryosackentwicklung bei *Tanacetum vulgare* L. und einigen *Chrysanthemum*-Arten. Sv. Bot. Tidskrift. B. 35, N. 2, 1941.
- Fagerlind F. Die tetrasporische Angiospermen Embryosack und dessen Bedeutung für das Verständnis der Entwicklungsmechanik und Phylogenie des Embryosackes. Arkiv für Botanik. B. 31. N. 4, 1944.
- Martinoli. Contributo all'embryologia delle Asteracee Nuovo Giorn. Bot. Ital., v. XVIII, 1940.
- Palm B. Studien über Konstruktionstypen und Entwicklungswege des Embryosackes der Angiospermen. Stockholh, Diss. 1915.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ

Р. Л. ПЕРЛОВА

В Главном ботаническом саду Академии Наук СССР большое внимание уделяется экспозиции культурных растений, в основу которой положена идея эволюции культурного растения. Картофель, как одна из важнейших культур человечества, естественно, должен занять почетное место в этой экспозиции. На картофеле можно убедительно и доходчиво показать происхождение его от дикого предка и дальнейшую эволюцию вплоть до наиболее совершенных новых сортов, отражающих развитие нового качества на базе старого под влиянием изменившихся окружающих условий среды и активной деятельности человека. Поэтому в экспозиции предполагается показ биологических особенностей вида или сорта как результат развития их наследственной основы в зависимости от происхождения из тех или иных эколого-климатических районов, где они исторически прошли процесс своего формирования. Кроме того, экспозиция должна отразить пластичность изменчивости биологических особенностей вида или сорта в результате активного вмешательства человека, показывая пути перестройки природы растения и получения новых качеств, нужных человеку.

Данная статья показывает на примере южноамериканских видов и европейских сортов картофеля перестройку растительного организма в зависимости от их наследственной основы и от конкретных условий выращивания.

В ней обобщается опыт нашей работы под Ленинградом на опытной станции Всесоюзного института растениеводства (ВИР) «Красный пахарь» (1932—1934) и на Западном Памире, в Хорогском филиале Памирской биологической станции, реорганизованном с 1940 г. в Памирский ботанический сад Таджикского филиала Академии Наук СССР (1935—1937 и 1940—1944).

Под Ленинградом нами исследовались интенсивность транспирации, развитие корневой системы, а также анатомия листа и стебля. В 1933 и 1934 гг. проводилось описание явлений вырождения, которые могли возникнуть в результате неблагоприятных условий предыдущих жарких лет.

На Западном Памире, в Хороге, на высоте 2320 м над ур. м., в условиях высокогорной пустыни и искусственного орошения, мы продолжали наши наблюдения за поведением различных видов и сортов картофеля для того, чтобы этим путем подойти к выяснению экологической пластичности и изменчивости различных биологических особенностей исследованных видов. Изучалось развитие растений, учитывался урожай клубней и ягод, велись наблюдения за морозостойкостью, засухоустойчивостью, изучалось осмотическое давление и углеводный обмен.

Таким образом, настоящая статья является результатом многолетних исследований в условиях горного и равнинного районов. В каждом

географическом пункте в силу тех или иных причин изучались и разные биологические особенности картофельного растения, но изучение их, равно как и анализ полученных данных, проводилось с точки зрения взаимоотношения организма и среды и влияния изменившихся условий на изменчивость наследственности различных видов и разновидностей картофеля.

МАТЕРИАЛ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для исследования служила богатая коллекция картофеля, собранная Всесоюзным институтом растениеводства путем организации экспедиции в Центральную и Южную Америку и посредством широкой корреспондентской связи с различными районами Советского Союза и зарубежных стран и включающая большое число видов, разновидностей, форм и сортов. Многочисленные литературные данные по характеристике этой коллекции, изученной в основном в Ленинграде, вкратце сводятся к следующему.

С и с т е м а т и к а. Открытия новых видов картофеля экспедициями Всесоюзного института растениеводства лишь незначительно дополнены последующими экспедициями США, Германии, Швеции и Англии. Кроме единственного вида ранее известного культурного картофеля *Solanum tuberosum* L., описано, в основном Букасовым и Юзепчуком, еще 25 новых видов культурного и свыше 50 видов дикого картофеля. Некоторые из них отличаются исключительным полиморфизмом. Так, горноандийский *S. andigenum* Juz. et Buk. и чилийский *S. tuberosum* L. насчитывают много десятков форм и разновидностей, а селекционных сортов *S. tuberosum* известно сейчас около трех тысяч.

Все это систематическое многообразие клубненосных видов рода *Solanum* L. приведено Юзепчуком и Букасовым (Юзепчук и Букасов, 1929, 1930; С. В. Юзепчук, 1937; Букасов, 1933, 1938, Букасов и Камераз, 1948) в систему, которая состоит из различных крупных и мелких таксономических единиц: групп, подгрупп, видов сложных (sp. coll.), видов в узком смысле (sp. s. str.), подвидов, разновидностей и форм.

Г е о г р а ф и я. Картофель является в настоящее время культурой всех поясов земного шара. Ареал возделывания и ареал распространения в диком состоянии южноамериканских видов на их родине простирается от северной Мексики (30° с. ш.) до южной оконечности Чили (43° ю. ш.). Селекционные сорта картофеля из Европы проникли в США и в Канаду, а из России на Аляску, до 60° с. ш. В Евразии, особенно в СССР, картофель возделывается еще севернее, за полярным кругом — на Кольском полуострове, на Игарке, Колыме, Чукотском полуострове и даже на островах Диксон и Тикси (в парниковых условиях), до 71° с. ш. В южном полушарии картофель возделывается на островах Цейлон, Борнео, Ява, в Австралии.

Однако различные виды картофеля отличаются разными ареалами возделывания или распространения в диком состоянии. Классическим примером картофеля с широким ареалом служит *S. tuberosum* L., который культивируется почти во всех странах мира. Из горных видов широким ареалом возделывания отличается *S. andigenum* Juz. et Buk., который культивируется в горных районах Анд, Мексики, Гватемалы, Колумбии, Эквадора, Перу и Боливии. С другой стороны, известны виды с крайне ограниченными ареалами, как, например, эндемичные культурные виды в Колумбии — *S. Rybinii* Juz. et Buk., *S. boyacense* Juz. et Buk., эквадорские эндемы — *S. Kesselbrenneri* Juz. et Buk., *S. cañiarense* Juz. et Buk., центральноперуанский эндем *S. gonicalyx* Juz. et Buk., дикие эндемич-

ные виды Мексики (из группы *Demissa* Buk., *Longipedicellata* Buk., *Pinnatisecta* Buk. и пр.), Уругвая (группы *Commerstoniana* Buk.), Чили и острова Чилоэ (группы *Eutuberosa* Buk.) К эндемам относится и культурный родич европейского селекционного картофеля — чилийский *S. tuberosum* L., который возделывается у себя на родине в равнинных районах чилийского побережья и острова Чилоэ.

Э к о л о г и я. Широкое географическое распространение влечет за собой и экологическое разнообразие, так как виды картофеля и в Западном и в Восточном полушариях возделываются в культуре или произрастают в диком состоянии в различных экологических условиях. Так, в пустынных районах Лимы (центральное Перу), где выпадает всего лишь 40 мм осадков в год, и то в основном в виде туманов, росы, и в исключительно влажных районах Темуко и Пуэрто-Монт в Чили, где выпадает от 1300 до 5000 мм осадков в год, в равнинных прибрежных районах Чили или в теплых горных долинах Боливии (1000 м над ур. м.), в холодных высокогорных зонах Перу (до 5000 м над ур. м.) — возделываются или произрастают в диком состоянии различные виды картофеля. В Мексике некоторые дикие виды засоряют мансовые и картофельные поля или растут в виде сорно-рудеральной растительности на отбросах близ жилья, мусорных кучах, на открытых лесных полянах, а также и в густых тенистых хвойных лесах. В Уругвае одни виды произрастают на сухих песчаных местах, а другие в условиях физиологической сухости на заболоченных местах. Все это эколого-географическое разнообразие видов картофеля приведено Букасовым (1940), Букасовым и Камераз (1948) в систему, включающую 19 эколого-географических групп.

Такие же контрасты в отношении экологических условий возделывания сортового картофеля (*S. tuberosum* L.) отмечаем и на обширной территории нашей страны. Так, например, различные сорта картофеля возделываются в Ленинграде в равнинных условиях морского и влажного климата, на Памире — на высоте от 1600 до 3500 м, в условиях высокогорной пустыни с резко континентальным сухим климатом, на Кольском полуострове и Чукотке — с холодным и коротким летом и длинным днем Заполярья и в среднеазиатских республиках — с жарким, сухим, длинным летом и коротким днем юга.

Поэтому различные виды и сорта картофеля отличаются разной пластичностью экологических и биологических особенностей. Наряду с видами и сортами, требующими для своего роста и развития увлажнения, известны виды засухо- и жароустойчивые.

Ф и з и о л о г и я. Ряд авторов (Букасов, 1932; Коваленко, 1932; Разумов, 1935) выделяют несколько групп разных видов картофеля по морозостойкости ботвы в равнинных районах Ленинграда, Хибин и т. д. У одной группы видов ботва погибает в этих районах при -1 , $-1^{\circ}, 5$, у другой группы ботва выдерживает -5 , -6° и даже -8 , -10° .

Различные виды картофеля отличаются и различной фотопериодической реакцией. Многие из них в условиях длинного дня Ленинграда характеризуются незначительными урожаями или полным отсутствием клубней. С другой стороны, известны виды, высокоурожайные и в условиях более северных широт, чем Ленинград. По признаку цветения большинство исследованных видов — растения, наоборот, длинного дня, но ряд видов фотопериодически нейтральны, хорошо цветут и в условиях короткого дня.

Виды картофеля различаются и длиной их вегетационного периода. Наряду с поздними сортами или очень поздними видами, не успевающими завязывать клубни в северных и даже в центральных районах Советского

Союза, известны виды, у которых отсутствует период покоя клубней и которые в этих районах рано кончают вегетацию.

И м м у н и т е т. Широко известно, что ботва и клубни картофеля в центральных районах в условиях теплой и влажной погоды (в июле, августе) часто поражаются картофельной гнилью, вызываемой грибом *Phytophthora infestans* de Bary. Но некоторые виды в этих же условиях не поражаются данным заболеванием, особенно некоторые разновидности *S. demissum* Lindl., *S. semidemissum* Juz., *S. Antipoviczii* Buk. и др. В последние 10—15 лет советские селекционеры, используя названные виды, научились выводить фитофтороустойчивые сорта. Виды и сорта картофеля различаются по восприимчивости и к другим заболеваниям, так, например, к раку, вызываемому грибом *Synchytrium endobioticum* Perc. (наряду с поражающимися сортами и видами известно много ракоустойчивых сортов и видов), к колорадскому жуку *Leptinotarsa decemlineata* Say (наряду с сортами, листья которых поедаются указанным жуком, известны виды, не поедаемые им). Это относится также и ко многим другим заболеваниям, бактериальным и вирусным.

Б и о х и м и я. Содержание сухого вещества у различных видов картофеля в условиях Ленинграда колеблется от 13,1 до 36,7%. Такие же колебания наблюдаются и по составным частям сухого вещества. Например, у одних видов крахмала наблюдалось 8—10%, у других 30% и выше; содержание белка видовое — от 2,5 до 5%, сортовое — от 1,29 до 2,65%; содержание витамина С у сортов от 5,2 до 17,7 мг%, а у видов — от 2,7 до 22 мг% и т. д. (Прокошев, 1947).

Ц и т о л о г и я. В прошлом считалось, что картофель — растение тетраплоидное ($2n = 48$), каким и является *S. tuberosum* L. Рыбиным (1932), а впоследствии и другими авторами установлен полиплоидный ряд, включающий 5 кариологических групп — от диплоидов ($2n = 24$) до гексаплоидов ($2n = 72$). Работами последних довоенных лет сотрудников Всесоюзного института растениеводства путем межвидовой гибридизации получены в Ленинграде и октаплоидные растения ($2n = 96$).

С е л е к ц и о н н о е з н а ч е н и е. Наличие у разных видов ценнейших хозяйственных качеств, как морозостойкость, засухоустойчивость, иммунитет к разным заболеваниям, высокое содержание крахмала, белка, аскорбиновой кислоты, скороспелость, урожайность и т. д., является могучим орудием в руках селекционера, создающего на основе мичуринского учения новые морозостойкие, высококрахмалистые, высокоурожайные, скороспелые и иммунные сорта. Советские селекционеры достигли в этом отношении значительных успехов, совершивших подлинную революцию в истории селекции картофеля. Созданы фитофтороустойчивые сорта, не подвергающиеся заболеванию картофельной гнилью. Выведены скороспелые урожайные, не поражающиеся ранними осенними заморозками сорта, чем разрешена проблема продвижения данной культуры далеко на север.

Широко известен предложенный академиком Лысенко (1935, 1948) агротехнический прием летних посадок на юге для борьбы с вырождением картофеля, разрешивший проблему развития картофелеводства на юге.

Очередной задачей наших дней является изыскание путей выведения новых сортов картофеля, устойчивых к колорадскому жуку и одновременно фитофторо- и ракоустойчивых, а также морозо- и вирусостойчивых.

В связи с тем, что многие дикие и культурные виды используются в селекции в качестве исходного материала, необходимо изучить изменчивость биологических особенностей и степень экологической пластичности их в различных климатических условиях культуры.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

При массовом полевом исследовании интенсивности транспирации мы пользовались методом Иванова (1918). В связи с большой чувствительностью торсионных весов к ветру работу на них можно было проводить только в специально сделанном фанерном передвижном шкафчике со стеклянной дверцей. Так как лист картофеля весит больше 1 г, то после предварительного исследования было установлено, что для определения транспирации достаточно пользоваться не всем листом, а долей его. При этом наиболее характерными являются доли первой пары пятого или шестого листа, считая вниз от соцветия первого яруса, так как эти листья обычно наиболее развиты и более сравнимы по своей возрастной. Растения исследовались только в фазе цветения.

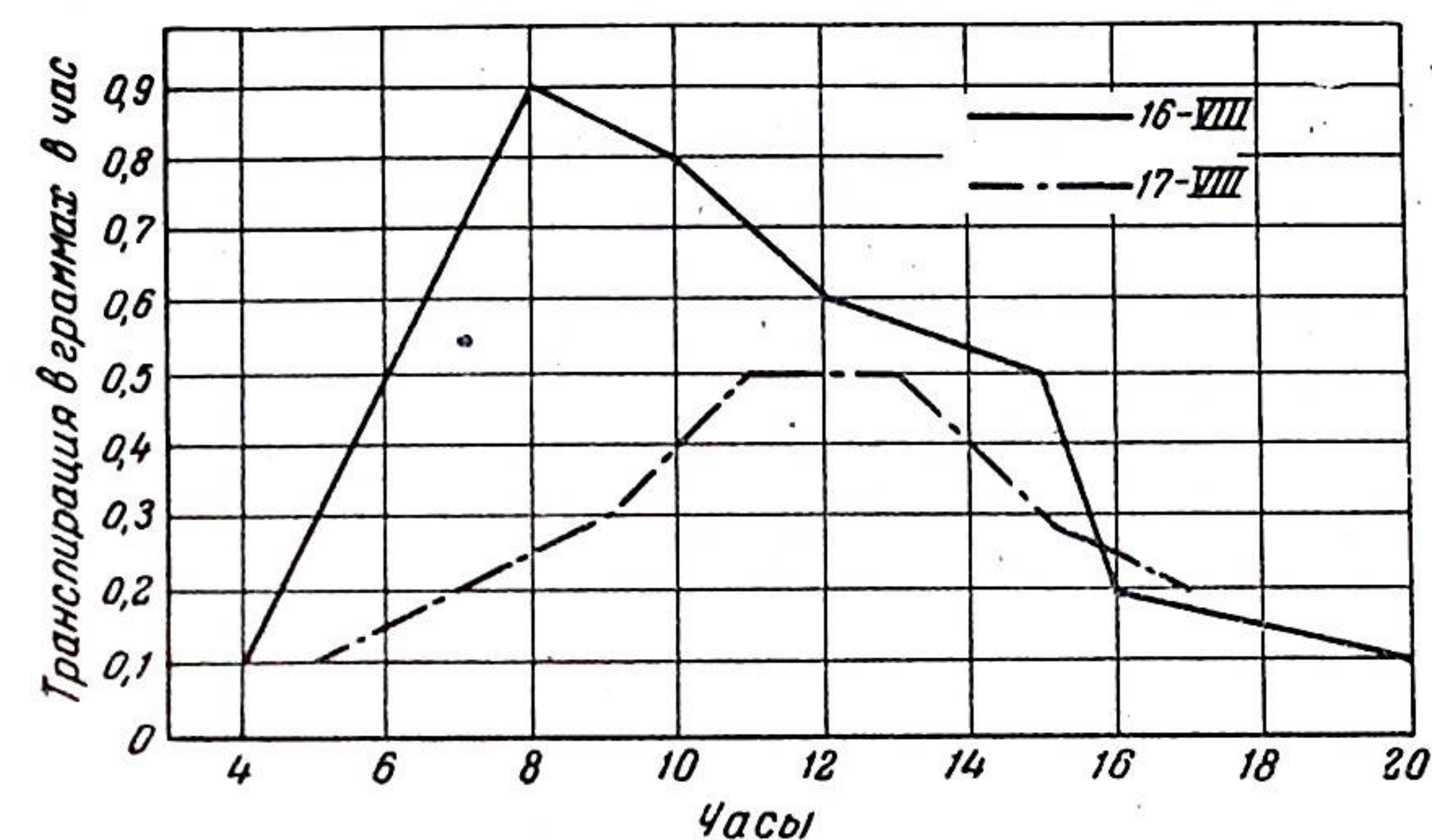


Рис. 1. Суточный ход интенсивности транспирации у сорта Эпикур

Исследуя суточный ход транспирации¹ и динамику суточного движения устьиц у сорта Эпикур и у *Solanum Rybinii*, мы установили, что наиболее интенсивно растения транспирируют в июле — августе от 10 до 15 часов дня, а в сентябре от 11 до 14 часов (рис. 1 и 2). Поэтому учет транспирации мы производили строго в эти часы.

Вследствие неодинаковых погодных условий в разные дни транспирация учитывалась только в ясные солнечные дни, когда общая облачность была не выше 4—5. Кроме того, в дни учета в одни и те же часы (в 15—16 часов — в августе и в 14—15 часов — в сентябре) определялась интенсивность транспирации у сорта Эпикур и у *S. Rybinii*. Этим путем устанавливались колебания транспирации в зависимости от метеорологических условий; с полученными для указанных видов показателями сравнивалась интенсивность транспирации всех исследуемых образцов картофеля. Таким образом, мы в пределах одного и того же участка поля получали сравнимые данные.

Параллельно проводилось морфологическое описание растения: опушение листа (густое, редкое, длинное и короткое) и жилкование листа (глубокое, поверхностное), а также состояние растения (хорошее, среднее, плохое).

¹ Интенсивность транспирации отнесена к единице свежего веса (1 г) в 1 минуту.

Изучение корневой системы проводилось методом профилей Уивера (Weaver, 1919). На расстоянии 25—30 см от куста вырывали траншею глубиной в 1 м и глубже, длиной 80 см и шириной 40 см. Препарируя корневую систему непосредственно в почве, мы схематически зарисовывали полученный профиль на миллиметровой бумаге. При этом подсчитывали основные корни, столоны, клубни, боковые корни на 10 см длины главного корня, измеряли длину поверхностных и глубинных корней.

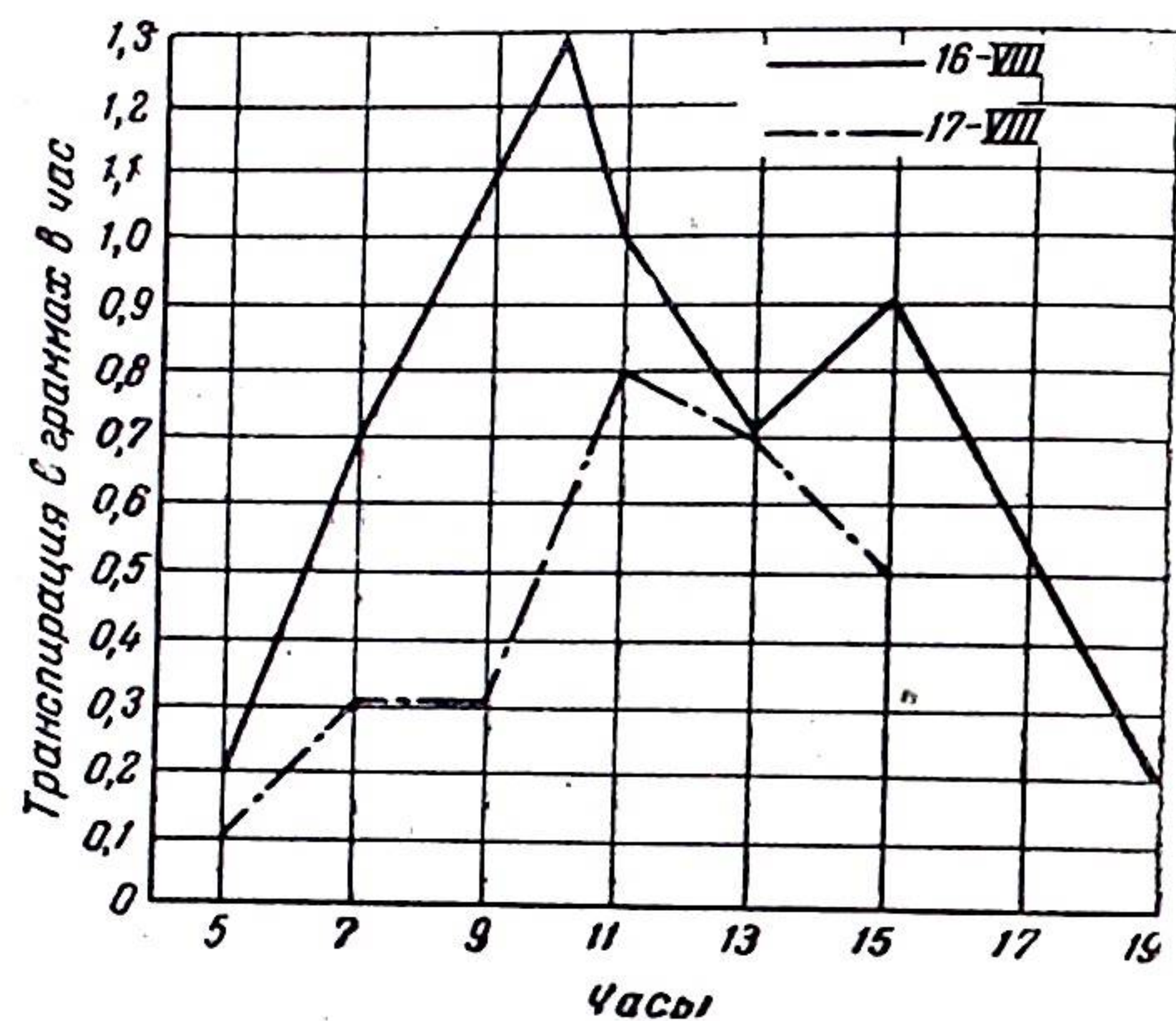


Рис. 2. Суточный ход интенсивности транспирации у *Solanum Rybinii*

Крахмал определялся по удельному весу путем взвешивания на специальных крахмальных весах с навеской в 500 г.

Учет урожая проводился покустно взвешиванием и подсчетом клубней каждого куста.

В связи с тем, что указанные выше пункты, где проводились исследования, сильно различались своим географическим положением (60 и 37° с. ш.) и отличались климатическими и почвенными условиями, мы сочли более удобным вести изложение результатов изучения разных видов в пределах каждого района в отдельности.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ В УСЛОВИЯХ ЛЕНИНГРАДА

Климат Ленинграда (60° с. ш.) морской и влажный, осадков выпадает 500—600 мм в год, с почти равномерным распределением по временам года. Лето 1932 г. в Ленинградской области было сухим и жарким. По данным декадного гидрометеорологического бюллетеня погоды Ленинградской области, средняя летняя температура в 1932 г. была выше многолетней средней (1876—1930 гг.) на 1,6 до 6°,6.

Рис. 3 дает представление о температуре и влажности воздуха, которые измерялись на уровне расположения испытуемого листа психрометром Ассмана в дни и часы учета транспирации различных видов картофеля.

Картофельное поле в «Красном пахаре» представляло собой невысокий склон, направленный на северо-северо-восток. Различные виды картофеля произрастали в различных условиях микрорельефа этого склона. Так, виды горного культурного картофеля были высажены на ровном участке, расположенном наверху склона. Почва суглинистая, за пахотным слоем следует смесь глины с песком. Уровень грунтовых вод высок (до 1 м). Селекционный картофель произрастал на середине склона. Почва суглинистая, за пахотным слоем следует глина, уровень грунтовых вод от 1 до 1,5 м. Дикие виды картофеля произрастали на нижнем участке

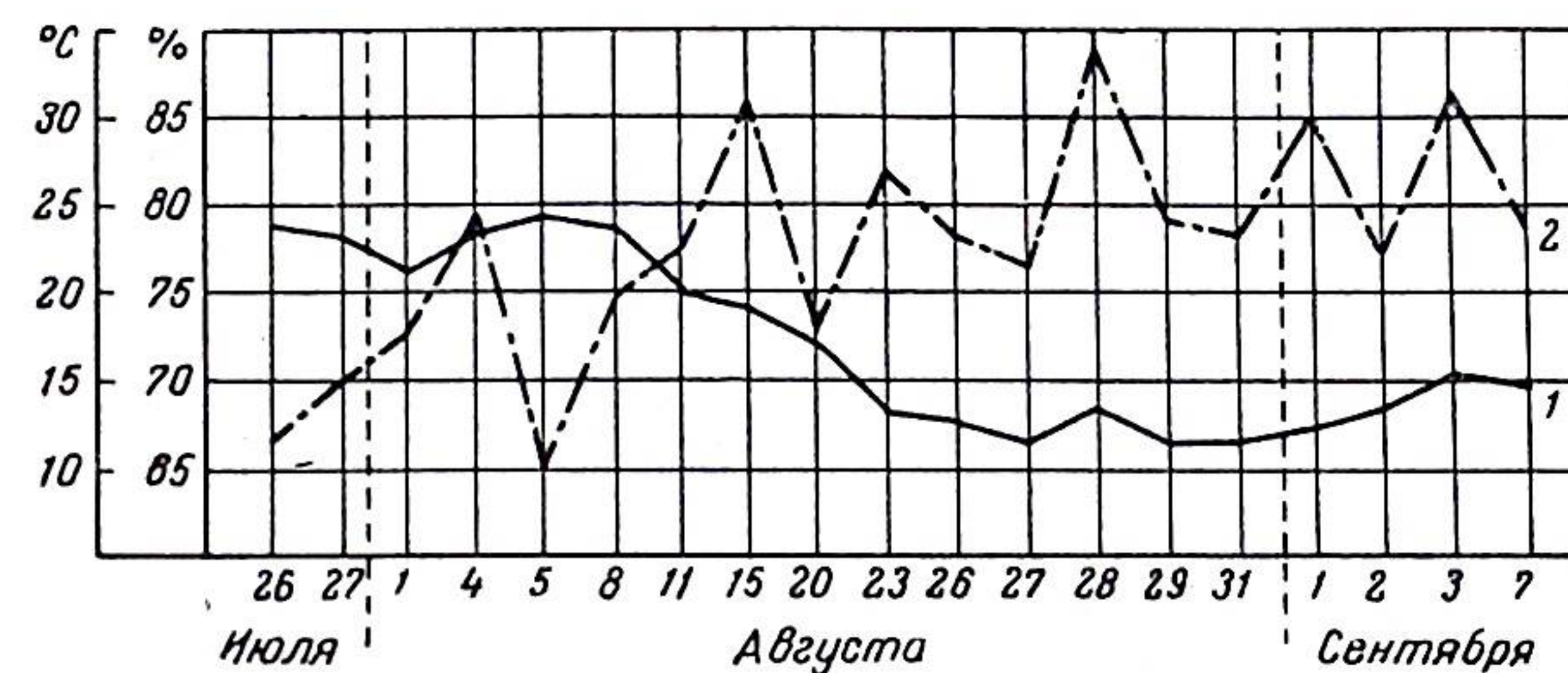


Рис. 3. Температура и влажность воздуха в дни и часы учета транспирации:

1 — температура; 2 — влажность воздуха

у основания склона. Почва суглинистая, за пахотным слоем — песок. Уровень грунтовых вод низок, 2,5—3 м.

Следовательно, весь склон отличался разнообразием почвенных условий. Сравниваться же между собой могли только виды или сорта, произрастающие в однородных условиях. Поэтому в нашем опыте в Ленинграде мы выделяем три группы объектов исследования: дикие виды, горные культурные виды и селекционные сорта европейского *S. tuberosum*, которые мы и вынуждены рассматривать отдельно.

Дикие виды картофеля

Одиннадцать видов изучавшегося дикого картофеля отличаются различными ареалами распространения у себя на родине, следовательно, и различным положением в эколого-географической классификации, а также в системе видов рода *Solanum* L. sectio *Tuberosum* Bitt. Отличаются они и физиологическими особенностями, иммунитетом к разным заболеваниям, степенью морозостойкости и фертильности.

Общей характерной особенностью для всех диких видов картофеля является маломощная корневая система, длинные столоны и клубнеобразование в условиях короткого дня. В естественных условиях Ленинграда они клубней не образуют.

1. Лаплатская группа

S. Commersonii Dun. Дикий картофель из Уругвая, Монтевидео; субтропический вид произрастает в Лаплатской низменности на сухих песчаных местах. Средняя годовая температура Монтевидео 16°,1, осадков выпадает 1000 мм в год.

S. Commersonii относится к систематической группе *Commersoniana* Вук. Растение низкорослое, почти розетковидное. Доли листа тонкие,

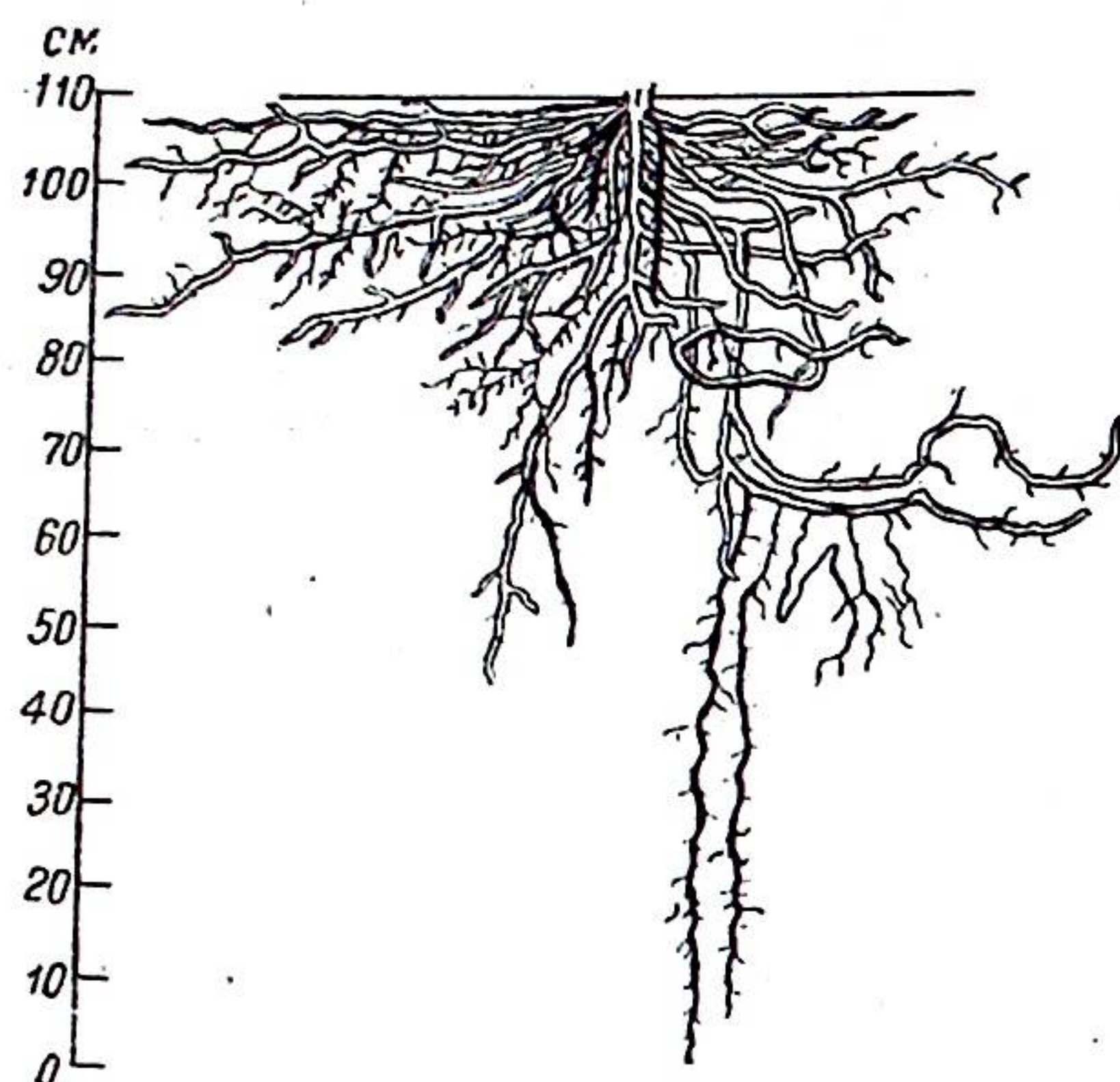


Рис. 4. Корневая система *Solanum Commersonii*. На всех рисунках тонкими линиями обозначены поверхностные корни, жирными — глубинные, двойными — столоны

коротко опушенные, жилкование редкое. В Ленинграде стерилен, т. е. ни от самоопыления, ни от скрещивания, как правило, не завязывает ягод. Морозостоек и не поедается колорадским жуком. Анатомически исследован только стебель. Наблюдалось хорошее развитие древесины и склеренхимных частей. Корневая система расположена главным образом в пахотном слое, но некоторые корни доходят до глубины 48—60 см; у поверхностных корней насчитывается 61—92 боковых корня на 10 см длины основного, а у глубинных — до 35 (рис. 4). Интенсивность транспирации очень высокая — 1,141 г, что составляло 286% от интенсивности транспирации сорта Эпикур. Общее состояние растения хорошее.

2. Тихоокеанская чилийская влажная группа

S. leptostigma Juz. Собран С. В. Юзепчуком в Чили на острове Чилоэ и в Темуко. По Кноху (Кнох, 1930), Темуко характеризуется высокой летней температурой, резко выраженным дождливым периодом и высокой

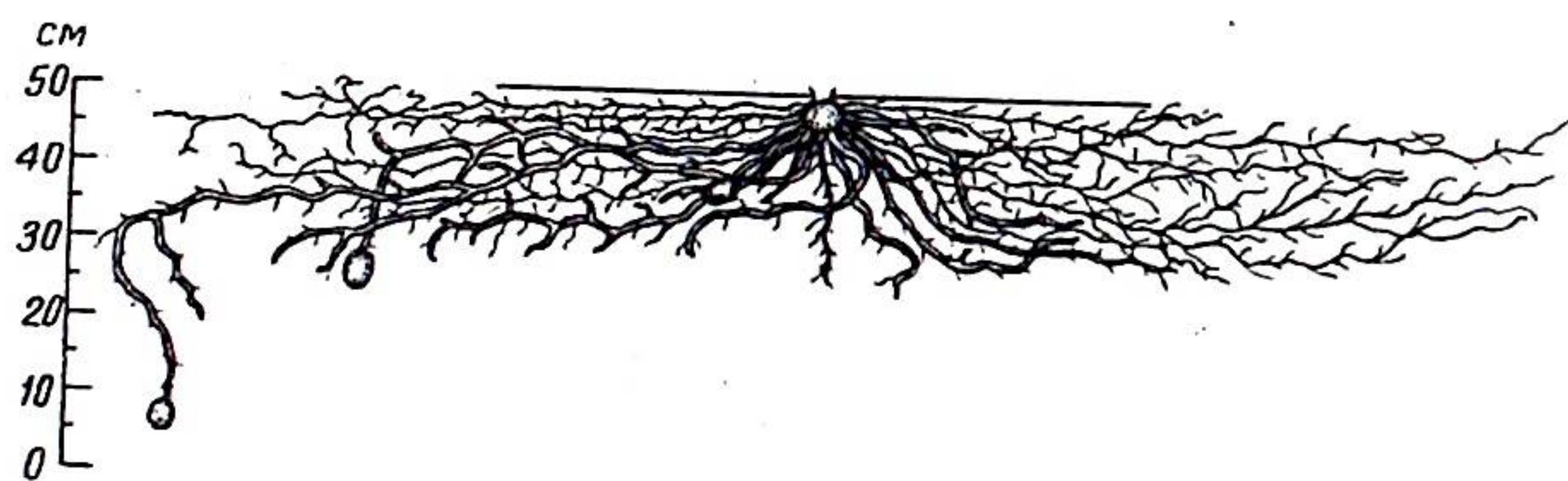


Рис. 5. Корневая система *Solanum leptostigma*

облачностью. Темуко расположен на 110 м над ур. м. ($38^{\circ}15'$ ю. ш.). Средняя годовая температура $+11^{\circ},6$, январская средняя (самый теплый месяц) $+15^{\circ},6$, июльская (самый холодный месяц) $+6^{\circ},8$. В особенно жаркие годы в Темуко температура доходит до $35-36^{\circ}$. Осадки выпадают в количестве 1300 мм и больше в год. Картофель и овощи здесь хорошо созревают. *S. leptostigma* по внешнему виду близок к *S. tuberosum* и относится к той же систематической подгруппе *Eutuberosa* Juz. Листья крупные, стебли густо облиственные. Доли листа на длинных стерженьках, тонкие, зеленые, с гофрированными краями, жилкование густое, поверхностное. Цвел хорошо. По Букасову (1933), в отдельные годы дает много ягод, в 1932 и 1933 гг. ягод не образовал. В условиях длинного дня хотя и плохо, но иногда образует клубни, в годы исследования клубней не завязал. Восприимчив к фитофторе, неморозостоек.

Стебель характеризуется хорошим развитием сосудистой системы и среднеразвитой древесиной. Палисадная ткань листа занимает 35—37% толщины листовой пластинки. На 1 мм^2 нижнего эпидермиса листа расположено 228 устьиц, размер одного устьица $33\text{ }\mu^1$.

Корневая система расположена главным образом на глубине 5—10 см. Глубже идут столоны, от которых отходят редкие и короткие корешки в 2—3 см длины (рис. 5). Интенсивность транспирации 0,6 г, или 127% относительно сорта Эпикур.

Хотя ни угнетенного состояния, ни засохших и пожелтевших листьев не наблюдалось, но было заметно выраженное скручивание листьев.

3. Сорно-индийская южноперуанская группа

S. agass-papa Juz. Высокогорный вид южного Перу близ Куско (3388 м). Куско (12° ю. ш.) расположен между горными цепями Анд и характеризуется следующими климатическими особенностями: средняя годовая температура $10^{\circ},7$, годовые колебания средних месячных от $12^{\circ},1$ в ноябре до $8^{\circ},3$ в июле; осадков выпадает 804 мм в год. Октябрь — ноябрь и апрель сильно дождливые, июль — август — самое сухое время. Самое влажное время, таким образом, совпадает с вегетационным периодом.

S. agass-papa Juz. — вид систематической группы *Tuberosa* Rydb. и подгруппы *Agassiana* Вук. с малоразвитой вегетативной массой. Доли листа мелкие, сидячие, с густым коротким опушением и глубоким жилкованием. Цветение хорошее. Ягодообразование и клубнеобразование в условиях длинного дня отсутствуют. Анатомически характеризуется средним развитием древесины в стебле, однослойной палисадной тканью листа, которая занимает 35—37% листовой пластинки. Число устьиц на 1 мм^2 — 239, размер одного устьица в среднем $24,8\text{ }\mu$.

Корневая система — вся в пахотном слое, единичные корни доходят до 25—30 см глубины. На поверхностных корнях короткие и многочисленные боковые корни — до 72 на 10 см длины.

Общее состояние плохое, листья в жаркое время засыхали. Наблюдалось сильное угнетение, часто — явление крапчатости и морщинистой мозаики.

4. Группа пумы

S. pumae Juz. Образец собран С. В. Юзепчуком близ Серро-де-Паско (11° ю. ш.). Самый высокогорный из исследованных видов найден на высоте 4300 м над ур. м.

В Винокайо (4377 м) близ Серро-де-Паско средняя годовая температура $+1^{\circ},9$, средняя месячная самого теплого месяца $+4^{\circ},8$. Суточные колебания температур в дождливое время от $+1^{\circ},5$ ночью до $+9^{\circ}$ днем, а в сухое время от -6° ночью до $+12^{\circ}$ днем; абсолютный минимум -14° . Осадков выпадает 1256 мм в год.

Растение розетковидное: листья плотные, очень редко опушенные, но волоски длинные. Жилкование редкое, слегка углубленное. Стебель характеризуется слабо развитой древесиной, прерывистым механическим кольцом, широкой коровой паренхимой — признаки, не наблюдаемые у других исследованных нами видов.

Палисадная ткань листа двухслойная, занимает 30% листовой пластинки. На 1 мм^2 нижнего эпидермиса — 292 устьица. Размер одного устьица

¹ Измерения проведены В. А. Насоновым. Цифры являются арифметическим средним из 10 измерений.

в среднем 32,5 μ . Корневая система слабо развита, вся в поверхностном слое; придаточные корни иногда идут вглубь, но не глубже 10 см (рис. 6). Цветение и ягодообразование обильное. Самый морозостойкий вид картофеля, выдерживает в Ленинграде -8 , -10° , восприимчив к фитофторе. Интенсивность транспирации 0,588—0,648 г, что составляет 120—173% по отношению к сорту Эпикур. Общее состояние растений было среднее

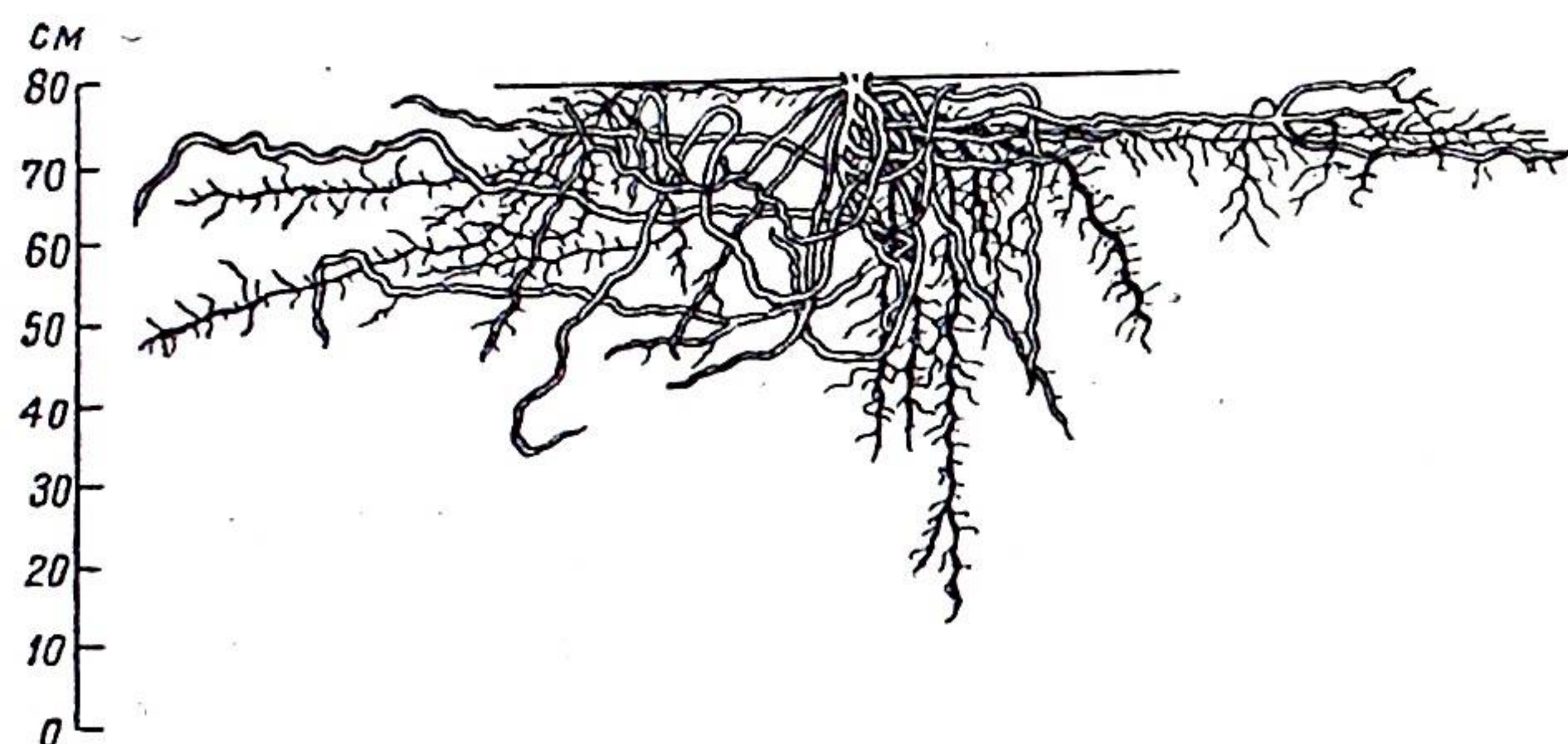


Рис. 6. Корневая система *Solanum pinnae*

или ниже среднего. В момент исследования транспирации нижние листья увядали, некоторые засыхали. При экспонировании срезаемых долей в процессе транспирации края их загибаются кверху, плохо переносят засушливый период.

5. Виды картофеля Мексиканской долины и окаймляющих ее хребтов

Из произрастающих в Мексиканской долине многочисленных видов дикого картофеля были исследованы четыре представителя трех экологических групп. Климат Мексиканской долины — Валье-де-Мехико (20° с. ш.), лежащей на высоте 2280 м над ур. м., характеризуется средней годовой температурой $15^\circ,8$. Средние годовые осадки — 600 мм. Колебания средней месячной температуры от $+11^\circ,3$ в январе и до $+18^\circ$ в мае. Абсолютный минимум от $-1,7$ до $-8^\circ,2$. Средняя месячная температура почвы на глубине 85 см — в январе $13^\circ,3$, в июне $17^\circ,5$.

а) Мексиканская высокогорная морозостойкая группа

S. demissum Lindl. Высокогорный вид, растет на высоте от 2000 до 3500 м над ур. м. Распространен в качестве сорного растения в следующих штатах Мексики: Мехико, Вера-Крус, Хидальго, Сан-Луис, Потоси, Сакатекас. Относится к группе Demissa Buk.

Растение розетковидное или образует очень короткий стебель. Широкие доли листа на очень коротких стерженьках, опушение короткое, жилкование слабо вдавленное. Обильно цветет, ягодообразование также обильное. Морозостоек до -5° и фитофтороустойчив.

Палисадная ткань листа двуслойная, занимает 35—37% толщины листовой пластинки. На 1 мм^2 нижнего эпидермиса до 238 устьиц, длина их 33 μ .

Подземная часть характеризуется длинными и толстыми столонами и отсутствием клубней в условиях длинного дня. Основная масса корней расположена в пахотном слое, но некоторые корни идут вглубь

до 25—30 см (рис. 7). Поверхностные корни более ветвистые, чем глубинные. Так, на 10 см длины поверхностного корня насчитывается до 76, а на 10 см длины глубинного корня всего только 40—45 придаточных корней.

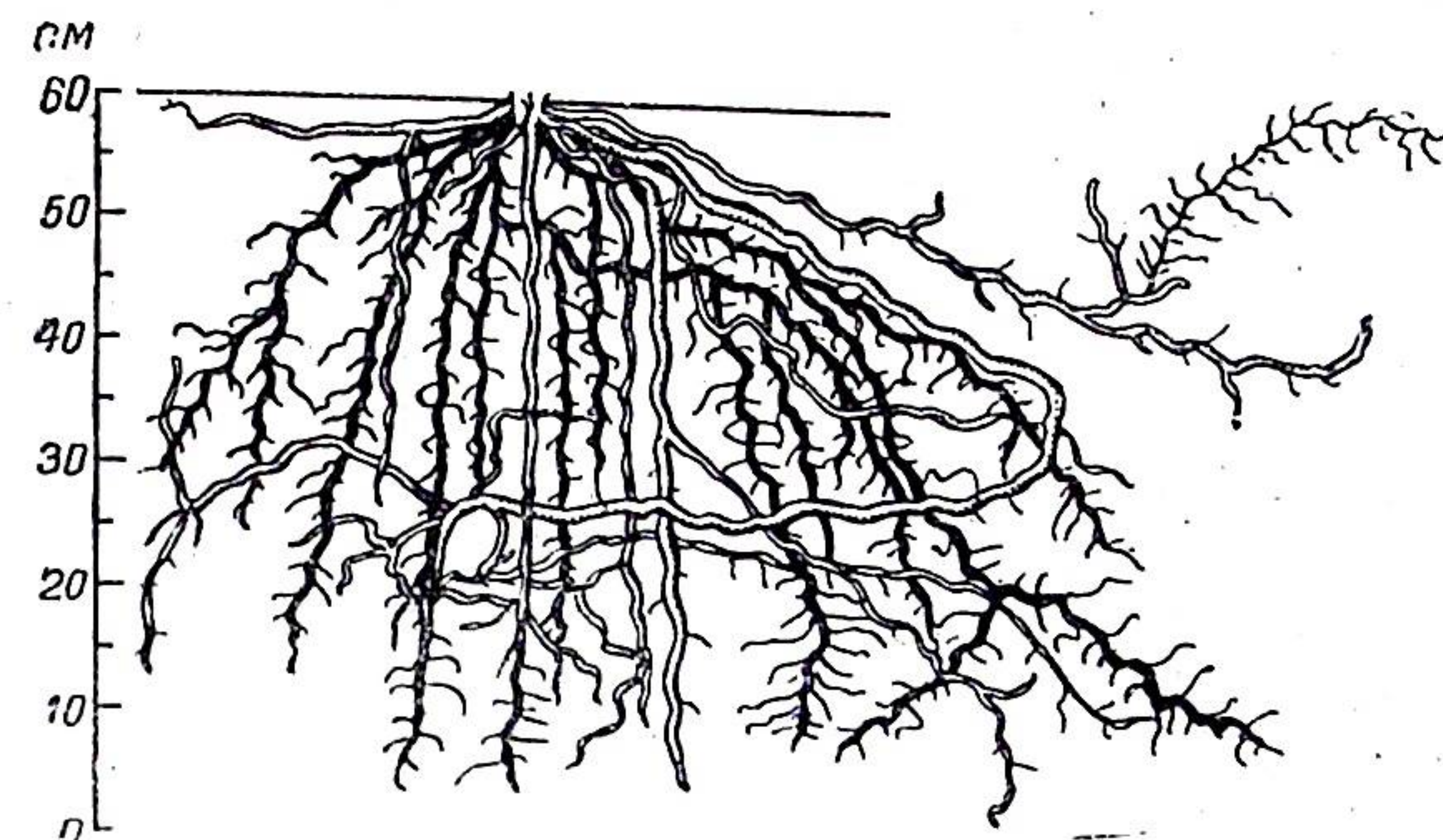


Рис. 7. Корневая система *Solanum demissum*

Интенсивность транспирации 0,659—0,520 г, или 110—134% к сорту Эпикур. Общее состояние растений в 1932 г. было хорошее. В последующие годы растения имели угнетенный вид, с явно выраженными признаками морщинистой и полосчатой мозаики.

б) Мексиканская горная сорно-лесная группа

S. vallis-mexici Juz. Горный вид из штата Дистрито Федераль. Его местонахождение — потухший вулкан Малинале, 3250 м над ур. м., на поляне в сосновом лесу, на песке. Относится к группе Longipedicellata Buk., фитофтороустойчив, но поражается аукубой, неморозостоек.

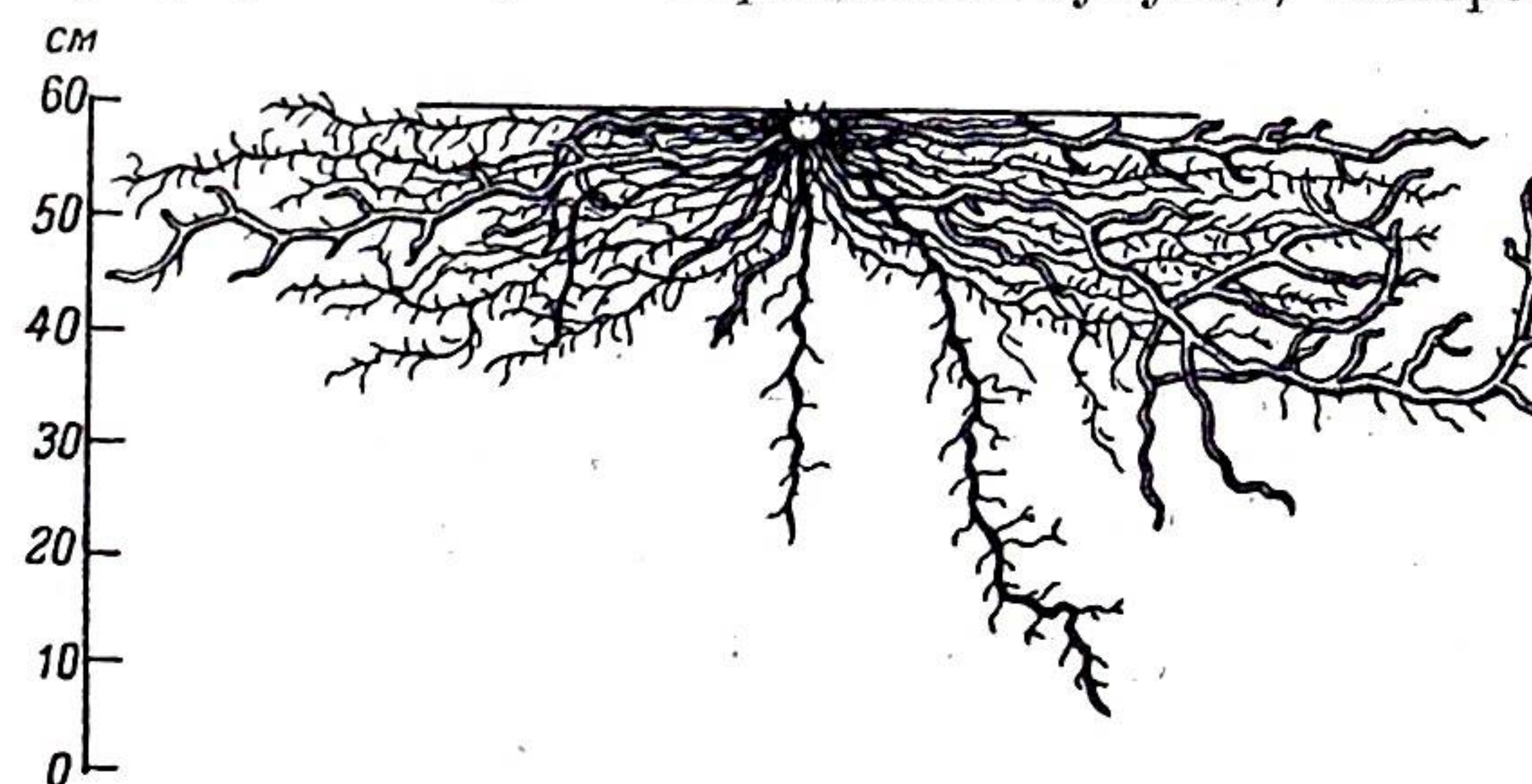


Рис. 8. Корневая система *Solanum vallis-mexici*

Стебель высокий, ветвистый. Доли листа удлиненные, сидячие, густо опушенные, плотные, цветение хорошее, ягодообразование отсутствует. Стебель характеризуется исключительно мощно развитым механическим кольцом и узкой коровой паренхимой. Этот признак отличает данный вид от всех других видов дикого картофеля. Палисадная ткань листа однослойная, занимает 33—35% толщины листовой пластинки. На 1 мм^2 эпидермиса 265 устьиц, средний размер 31,6 μ .

Корневая система по сравнению с другими исследованными видами дикого картофеля мощно развита. Главная масса корней расположена

в пахотном слое, но некоторые корни идут вглубь до 45—50 см. На 10 см длины поверхностного корня насчитывается до 62, а глубинного — до 35 боковых корней (рис. 8). Интенсивность транспирации очень высокая — 1,141 г, или 286% по отношению к сорту Эпикур. Общее состояние в жаркое время хорошее. *S. vallis-mexici* относится к видам, выносливым к засушливым условиям.

S. Antipoviczii Buk. Горный вид, также из штата Дистрикто Федераль и из той же группы *Longipedicellata* Buk. Найден в отдыхающем поле среди кукурузы на высоте около 2350 м над ур. м. Сравнительно высокий прямостоячий стебель. Листья мелкие, редко опушенные. Цветение обильное, ягодообразование иногда хорошее. Фитофтороустойчив, особенно некоторые его разновидности, неморозостоек. Анатомически характеризуется средним развитием древесины в стебле. Палисадная ткань занимает 35—37% листовой пластинки. На 1 мм² эпидермиса расположено 201 устьице, размером в среднем 32,5 м. Интенсивность транспирации 0,900 г, или 190% от сорта Эпикур. Общее состояние в жаркое время 1932 г. было плохое. Нижние листья засохли, в последующие годы наблюдались полосчатая мозаика и крапчатость.

в) Северомексиканская горная группа

S. Jamesii Torr. встречается в Мексике близ Гуаделупо и в северных штатах Мексики; кроме того, распространен и в США. Относится к систематической группе *Pinnatisecta* (Rydb.) Buk. Фитофтороустойчив и устойчив к колорадскому жуку. Стебель прямой, доли листа серо-зеленые, ланцетные, на очень коротких стерженьках, плотные, покрыты восковым налетом; опушение очень короткое и редкое. Жилкование редкое, поверхностное. Цветение хорошее, ягодообразование отсутствует, в условиях длинного дня клубней не образует. Корневая система слабо развита, расположена в пахотном слое, единичные корни достигают до 18—23 см глубины, придаточных корней мало, всего только 18—26 на 10 см длины основного корня. Много столонов. Интенсивность транспирации, как у предыдущего вида, высокая — 1,122 г, или 228% по отношению к сорту Эпикур.

Очень слабо поражался крапчатостью и болезнями с некротическими явлениями. Данный вид может быть отнесен к наиболее устойчивым к засушливым условиям.

S. edinense Berth. Происхождение его не выяснено, неизвестно и его положение в системе видов. Растение низкое, почти розетковидное. Доли листа на очень коротких стерженьках. Опушение густое, короткое, бархатистое, жилкование густое. Ягод обычно не завязывает, клубнеобразование в условиях длинного дня отсутствует. Палисадная ткань листа однослойная, занимает 32—34% листовой пластинки. На 1 мм² эпидермиса 254 устьица, размер их 30 м. Интенсивность транспирации 0,779 г, что составляет 177% по отношению к сорту Эпикур. Корневая система поверхностная и редкая, столоны длинные и ветвистые. Общее состояние растений хорошее.

В дополнение к описанным выше исследованным видам, произрастающим в открытом грунте, проводилось изучение интенсивности транспирации у двух видов Перуанской эфемерной группы — *S. Vavilovii* Juz. et Buk. и *S. medians* Bitt. и у одного вида чилийской сухой группы — *S. maglia* Schlecht, которые находились еще в карантине и выращивались в оранжерее и в бетонированных парниках. Эти виды представляли интерес как представители сухих пустынных районов.

Для сравнения в оранжерее одновременно определялась транспирация у двух форм *S. andigenum*: f. *tocanum* Buk. и f. *caiceda* Buk., у сорта Меркер и дикого вида *S. catarthrum* Juz., относящегося к *S. aracc-papa* Buk. sp. coll., а в парниках — у *S. catarthrum* и у селекционных сортов Лонг-Кипер и Грин Маунтен, которые в то время также проходили карантин.

Особый интерес представлял *S. Vavilovii*, собранный в окрестностях Лимы. Кнох дает следующее описание климата Лимы. В Лиме ясное мартовское и апрельское небо в мае сменяется облачным; в это же время спускаются густые туманы над морем и побережьем. В следующие месяцы туманы становятся гуще и только в октябре они поднимаются. К началу и концу зимы туманы поднимаются в 9—10 часов утра и опускаются к 3 часам пополудни. В августе и сентябре туманы наиболее густые и остаются лежать на земле неделями. Настоящих дождей здесь не бывает, но выпадают мелкие, пронизывающие осадки, которые туземцы называют «гарруа». Таким образом, *S. Vavilovii* произрастает у себя на родине в условиях крайней бедности осадками, в условиях конденсационной влаги. По внешнему виду он отличается от всех известных диких видов картофеля своим сильным опушением стебля, особенно на нижних междоузлиях и на листьях. Волоски двойного рода: очень длинные, мягкие и короткие, бархатистые. Доли листа тонкие, мягкие, темнозеленые, узколанцетные или ланцетно-линейные на черешках. Составляет систематическую группу *Vaviloviana* Buk.

В оранжерее и в парниках у *S. Vavilovii* наблюдалась исключительно высокая интенсивность транспирации. Так, в оранжерее 18 августа интенсивность транспирации составляла 2,03 г, в то время как у *S. catarthrum* было 0,902, а у *S. andigenum* f. *tocanum* всего только — 0,460 г; 22 августа в пасмурный день у *S. Vavilovii* — 1,026 г, у *S. catarthrum* 0,421, а у *S. andigenum* f. *tocanum* 0,273 г. В парнике мы наблюдали ту же картину: у *S. Vavilovii* 2,11 г, у *S. catarthrum* 1,466, у сорта Лонг-Кипер 0,826, сорта Эрли-пуритан 1,040 г и т. д.

Нами был проделан следующий опыт: 21 августа вазон с небольшим растением *S. Vavilovii* (высота растения 10 см) был помещен в большой эксикатор с водой таким образом, что вазон стоял на высоте 15 см над поверхностью воды. Эксикатор стоял в оранжерее. Ежедневно в 5—6 часов вечера эксикатор плотно закрывали крышкой до 8—9 часов утра следующего дня. Растение никогда не поливалось. Таким образом искусственно были созданы для данного растения условия конденсационной влаги. Ежедневно проводилось наблюдение за ростом, появлением и развитием листьев. Параллельно велись наблюдения и за контрольным растением, которое стояло рядом с эксикатором и ежедневно поливалось. Оба растения были совершенно одинаковыми, и только 30 сентября было отмечено различие по высоте куста, длине листа и размеру долей листа: рост растения в эксикаторе за это время увеличился на 17 см (всего 27 см), контрольного — на 18,5 см (всего 28,5 см); длина листьев в средней части стебля в среднем у испытуемого растения равна 11,7 см, а у контрольного 8,0 см. Размер долей первой пары средних листьев у растения в эксикаторе: 3,19 см длины, 1,01 см ширины, индекс, т. е. отношение длины к ширине — 3,16; у контрольного — 2,29 см длины, 0,80 см ширины, индекс — 2,83. 7 октября высота растения в эксикаторе достигла 30 см, а контрольного — 34 см. Кроме того, у контрольного 30 сентября появились бутоны, но растение не цвело. Оба растения не завязали клубней. Хотя растение в эксикаторе, начиная с 30 сентября, отставало несколько в развитии и в росте от контрольного, но других

признаков угнетения не было. Оба растения погибли в начале ноября от низкой температуры.

На основании этих данных мы можем предполагать, что *S. Vavilovii* обладает широкой экологической пластичностью и выносливостью к условиям сухости почвы; кроме того, как и упомянутые выше дикие экологически пластичные виды, обладает высокой интенсивностью транспирации.

S. medians, так же как и *S. Vavilovii*, собран близ Лимы в Перу, но поведение его и облик были совершенно другие. Листья длинные, мало рассеченные, опушение стебля редкое, волоски длинные и жесткие. Конечная доля очень крупная и широкая. Доли листа светлозеленые с жестким опушением, редким поверхностным жилкованием. В отличие от *S. Vavilovii* очень слабо транспирирует. Опыт посадки в эксикатор не удался, так как растение очень быстро погибало от фитофторы.

S. maglia — дикий вид из Чили, Сант-Яго, на высоте 500 м над ур. м. Растение высокое, хорошо облиственное, доли листа широкие. Интенсивность транспирации в условиях оранжереи низкая. Поведение его в последующие годы в открытом грунте указывает на его большую экологическую пластичность.

Интенсивность транспирации изучалась в парниках и у многолетних клубненосных видов из группы *Eutuberosa* — *S. brevidens* Phil. и *S. Looserii* Juz. Первый вид произрастает в Чили, в Темуко, где, как мы указывали, выпадает не менее 1300 мм осадков, а второй близ Сант-Яго, с 365 мм осадков в год, из которых на август падает 277 мм, а на апрель, сентябрь и октябрь незначительное количество.

S. Looserii испаряет больше, чем *S. brevidens*. Так, 31 августа у *S. brevidens* интенсивность транспирации была 1,603 г, а у *S. Looserii* — 1,999 г. Оба вида испаряют значительно больше, чем дикий картофель *S. aracc-papa* в этих же условиях, — 0,441 г.

Итак, поведение диких видов картофеля в Ленинграде в 1932—1934 гг. по признакам общего состояния растений в засушливый период, по интенсивности транспирации, развитию корневой системы, анатомическим и другим признакам указывает на различие их по степени экологической пластичности в зависимости от условий произрастания их на родине, где они формировались. Так, к группе видов экологически пластичных, т. е. сравнительно выносливых к неблагоприятным условиям засушливого периода, относятся: *S. Commersonii*, *S. vallis-mexici*, *S. JAMESII*, *S. maglia*, *S. Vavilovii*. Эти виды хорошо переносили засуху в Ленинграде в 1932 г. с начала июля до конца августа и не обнаружили признаков угнетения или вырождения в последующие два года. На родине они произрастают в засушливых условиях: на сухих песках, как *S. Commersonii* Dup. в Уругвае (Gassner, 1910) и *S. vallis-mexici* Juz. в Мексике, или в пустынных условиях Лимы — *S. Vavilovii* или Сант-Яго — *S. maglia*.

Группу экологически непластичных, влаголюбивых видов составляют: *S. leptostigma*, *S. aracc-papa*, *S. punae*, *S. medians*. На родине они произрастают в условиях влажного климата: *S. punae* в Серро-де-Паско — 1200 мм осадков, *S. leptostigma* в Темуко — 1300 мм осадков в год и т. д. В Ленинграде у *S. leptostigma* наблюдалось скручивание листьев, у *S. aracc-papa* — крапчатость и морщинистая мозаика, а у *S. punae* — увядание и засыхание листьев и т. д.

Третью группу составляют дикие виды картофеля, требующие для нормального роста и развития среднего увлажнения, как *S. demissum* и *S. edinense*.

Виды дикого картофеля, отнесенные к экологически пластичной группе, отличаются и следующими приспособительными особенностями:

более мощной корневой системой (корни их доходят до 0,5—0,6 м глубины) и мощным развитием древесины в стебле. Эти виды характеризуются высокой интенсивностью транспирации — от 1,122 до 2,110 г, или 228—286% по отношению к сорту Эпикур.

Влаголюбивую группу составляют виды со слабо развитой корневой системой, слабым или средним развитием древесины стебля и пониженной интенсивностью транспирации — от 0,588 до 0,988 или 120—190% в сравнении с сортом Эпикур.

Виды третьей группы занимают по всем перечисленным признакам промежуточное положение.

Отсутствует соотношение между степенью экологической пластичности вида и исследованными признаками листа: числом и размером устьиц, развитием палисадной ткани, жилкованием и опушением.

Горные культурные виды картофеля

Родина исследованных восьми примитивных¹ видов культурного картофеля — горные районы Анд, Колумбии, Перу и Боливии. Эти виды отличаются друг от друга не только морфологическими признаками, но и физиологическими особенностями: фотопериодической реакцией, фертильностью, морозостойкостью и интенсивностью транспирации и пр. Корневая система у всех видов сравнительно маломощная, но с большим количеством глубинных корней, чем у диких видов картофеля.

1. Северная (эквадорско-колумбийская) горная равнинная группа

S. Rybinii Juz. et Buk. возделывается в Колумбии близ Боготы (4°36' с. ш.) на высоте 2660 м. В Боготе колебания среднемесячных температур равны 1°, крайние годовые средние температуры колеблются от 28,5 до 6°,1, осадков выпадает около 1040 мм в год.

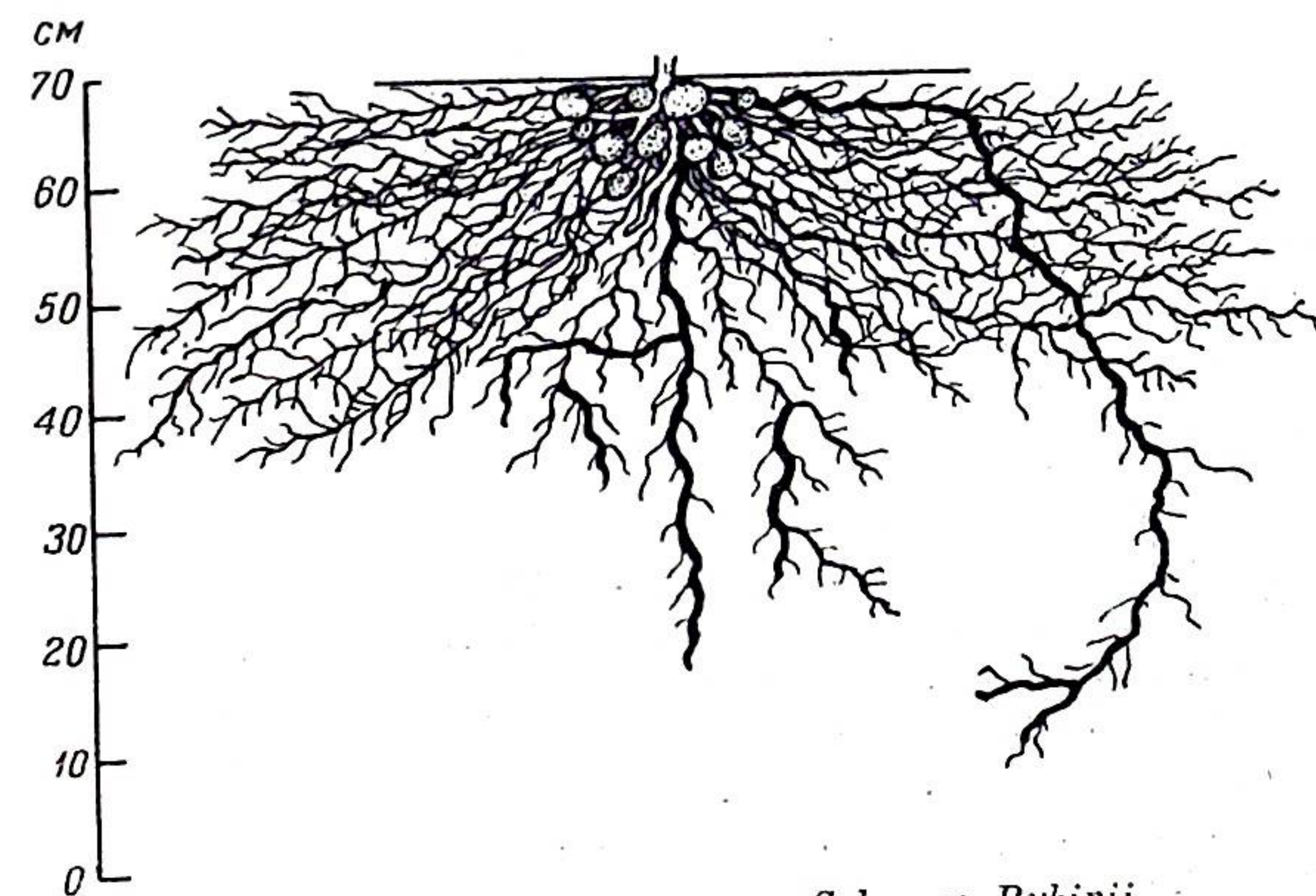


Рис. 9. Корневая система *Solanum Rybinii*

¹ Примитивными условно называют виды с малым числом форм и небольшими ареалами возделывания, в отличие от полиморфных *S. andigenum* и *S. tuberosum* (Букасов и Камераз, 1948).

Растение с мало рассеченными листьями, доли светлозеленые, блестящие, плотные, коротко опушенные. Относится к систематической подгруппе *Andigena*. Цветение в Ленинграде хорошее, ягодообразование исключительно редкое. Клубнеобразование в условиях длинного дня хорошее, до 500 г с куста. Анатомически характеризуется сильным развитием древесины и узкой коровой паренхимой стебля. Палисадная ткань занимает 30% листовой пластинки, на 1 мм² нижнего эпидермиса насчитывается 265 устьиц, размер их в среднем 23 м. Корневая система более мощная, чем у других видов, корни достигают до 60 см глубины (рис. 9). Интенсивность транспирации высокая: в июле 1,09 — 1,14 г, в августе 0,755 — 0,890 г.

Состояние очень хорошее, растение выносливо к неблагоприятным условиям засухи.

2. Восточноевропейская долинная (ранняя теплолюбивая)

S. phureja Juz. et Buk. — боливийский картофель. В отличие от других видов картофеля горных районов Анд, возделываемых выше 2000 м, *S. phureja* культивируется в теплых горных долинах на высоте 1000 м. Стебли полегают. Доли листа блестящие, очень тонкие, густо опушенные, с частым жилкованием. Корневая система вся поверхностная, но густая. Боковых корней много — 78—89 на 10 см длины основного корня. Анатомически характеризуется средним развитием древесины, устьиц очень много — 572 на 1 мм². Это максимальное число, которое наблюдалось у исследованных видов картофеля; размер их в среднем 26 м. Интенсивность транспирации очень высокая — 1,305—1,667 г, или 119—146,2% по отношению к *S. Rybinii*. Общее состояние в 1932 г. было плохое, и в последующие годы наблюдалось угнетение, некротические явления, засыхание.

S. chaucha Juz. et Buk. — культурный картофель Боливии и Перу. Вегетативная масса не мощная, доли листа блестящие, на удлинённых стерженьках. Частое и глубокое жилкование, близок к *S. phureja*. Анатомически характеризуется слабым развитием древесины стебля, широкой палисадной тканью листа, которая занимает 37% листовой пластинки. Много устьиц — 395 на 1 мм², размер устьица 31,6 м. Общее состояние ниже среднего. Интенсивность транспирации 0,720—0,900 г, или 95,3% по отношению к *S. Rybinii*. Клубней, как правило, не образует, хотя в отдельные более благоприятные годы давал до 300—400 г, но ягод не завязывает.

3. Южная (болливийско-перуанская) горная ранняя группа

S. stenotomum Juz. et Buk. Горный вид южного Перу (Куско, 13° ю. ш.) и Боливии (Ла-Пас, 16° ю. ш.). Доли листа блестящие, на длинных черешках, коротко опушенные, со средним жилкованием, узколанцетные. Стебель характеризуется мощным развитием древесины. Интенсивность транспирации очень высокая — 1,305 г (27 июля) и 1,661 г (20 июля), или 120% по отношению *S. Rybinii*.

Состояние в 1932 г. и в последующие годы угнетенное. Ягодообразование отсутствует.

S. gonicalyx Juz. et Buk. — культурный картофель из центрального Перу, департаментов Лимы и Парма. Ягодообразование обильное. На 1 мм² нижнего эпидермиса 312 устьиц, размер одного устьица в среднем 26,5 м. Интенсивность транспирации 0,602 г, т. е. 80% по отношению к *S. Rybinii*.

S. tenuifilamentum Juz. et Buk. — горный культурный картофель из южного Перу и Боливии. Доли листа крупные, на коротких стерженьках. Жилкование среднее. Корневая система не густая, но поверхностные корни очень длинные, до 80 см длины, боковые корни до 12 см длины. Корни достигают до 30 см глубины (рис. 10). Стебель характеризуется средним развитием древесины. Общее состояние в 1932 г. ниже среднего. В последующие годы наблюдались морщинистая мозаика и скручивание листьев.

S. tamilliferum Juz. et Buk. — культурный картофель южного Перу (Урубамба, Оллантайтамбо

и Куско). Доли листа матовые, на черешках. Жилкование поверхностное, редкое. Интенсивность транспирации 0,898 г, или 119% по отношению к *S. Rybinii*.

Наблюдалось угнетение и свертывание листьев, клубнеобразование в 1932 г. отсутствовало, в последующие годы максимальный урожай был до 200 г с куста.

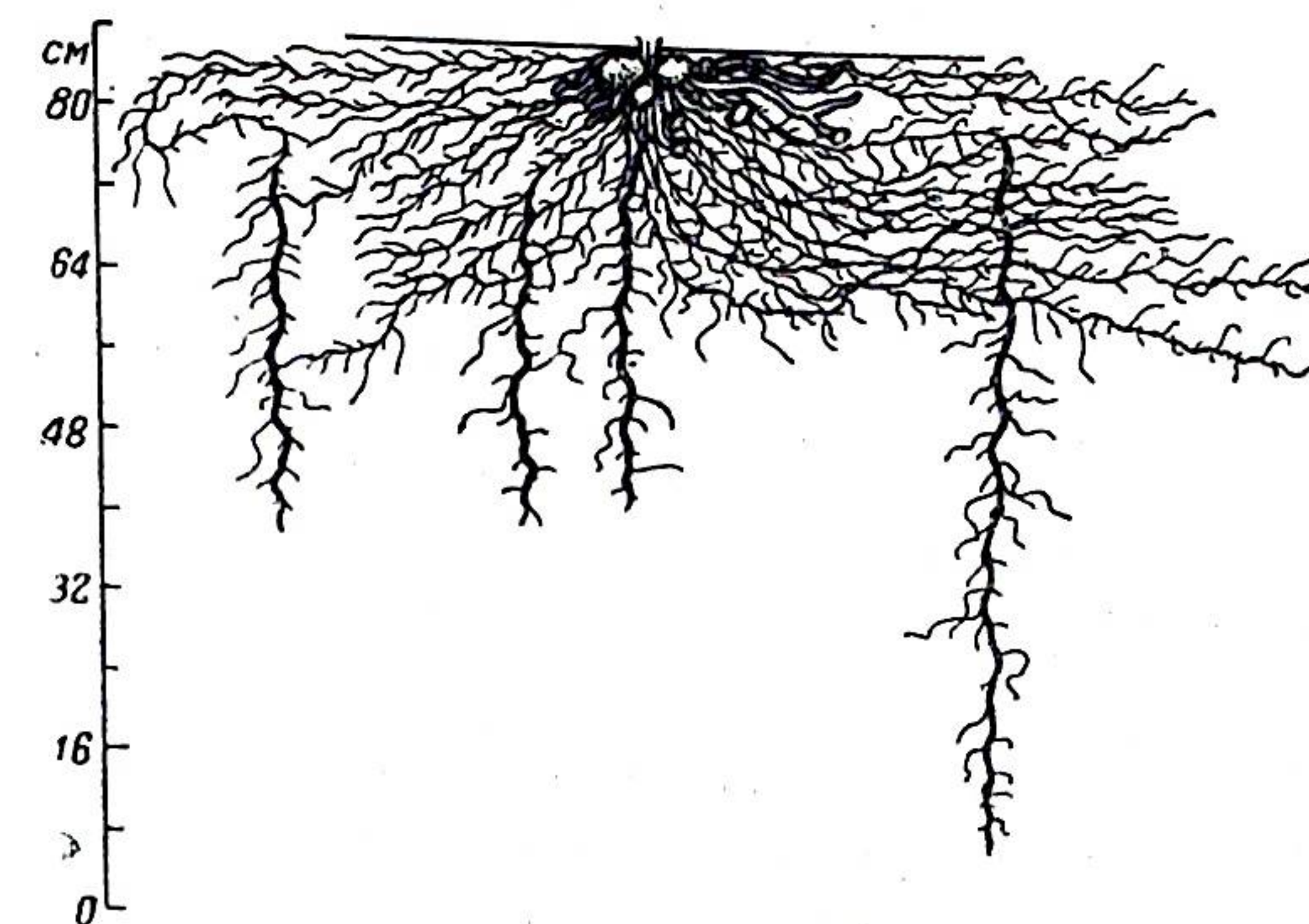


Рис. 10. Корневая система *Solanum tenuifilamentum*

4. Высокоморозостойкая культурная группа

S. ajanhuiri Juz. et Buk. Возделывается в Боливии близ Ла-Пас (3690 м надур. м., средняя годовая температура 9°,3 и 649 мм осадков в год). Морозостоек. Доли листа темнозеленые, на коротких черешках. Опушение густое, короткое. Корневая система редкая, поверхностная, слабо ветвистая, на 10 см длины основного корня 24—48 боковых корней. Анатомически характеризуется слабым развитием древесины и широкой коровой паренхимой стебля. Палисадная ткань занимает 34% листовой пластинки. Устьиц на 1 мм² — 424. Средний размер одного устьица 25,6 м. Интенсивность транспирации 0,725—1,260 г, или 96—120% по отношению к *S. Rybinii*.

Общее состояние растений в 1932 г. было плохое, наблюдалось много засохших листьев; в последующие годы отмечено угнетение и некроз.

Исследованные примитивные виды культурного картофеля резко отличаются по интенсивности транспирации. Отмечаются две крайние группы по данному признаку.

Высокая интенсивность транспирации:

	Дата	В г	В % к <i>S. Rybinii</i>
<i>S. stenotomum</i> . . .	26.VII	1,661	145
» . . .	27.VII	1,305	120
<i>S. phureja</i> . . .	26.VII	1,675	147

Низкая интенсивность транспирации:

	Дата	В г	В % к <i>S. Rybinii</i>
<i>S. chaucha</i>	26. VII	0,900	79
»	27. VII	0,720	66
<i>S. tenuifilamentum</i>	26. VII	0,558	49
»	27. VII	0,798	73
»	1. VIII	0,480	57

По развитию древесины резко отличаются между собой *S. Rybinii*, у которого древесина исключительно мощно развита, и *S. ajanhuiri*, у которого она, наоборот, слабо развита, в виде узкой полоски. По числу устьиц виды различаются следующим образом: у *S. phureja* на 1 мм² насчитывается 572 устьица, у *S. ajanhuiri* — 424, у *S. goniocalyx* — 312, а у *S. Rybinii* — всего 265 устьиц.

По корневой системе эти виды мало отличаются друг от друга, исключая *S. Rybinii*, у которого корневая система сравнительно мощная.

В описанной группе видов культурного картофеля не наблюдается коррелятивной зависимости интенсивности транспирации от развития корневой системы, зависимости, которую мы отмечаем у диких видов и горноандийского *S. andigenum*.

Широкой экологической пластичностью характеризуется *S. Rybinii*. Остальные виды требуют оптимального увлажнения, особенно *S. phureja*, *S. chaucha* и др.

5. Горноандийская культурная группа

S. andigenum Juz. et Buk. — полиморфный вид, включающий большое число ботанических форм и разновидностей, большинство которых эндемичны. По гипотезе Букасова (Букасов и Камераз, 1948), он состоит из ряда видов.

Интенсивность транспирации у *S. andigenum*, так же как и у сортов *S. tuberosum*, учитывалась в конце августа и в начале сентября, т. е. когда метеорологические условия значительно изменились: температура воздуха понизилась, а относительная влажность повысилась. Весьма вероятно, что это является одной из причин пониженной транспирации по сравнению с другими видами картофеля.

Исследуемые формы *S. andigenum* отличаются от описанных выше видов более мощной надземной массой. Корневая система также более мощная, густая, ветвистая, как видно из нижеследующего описания различных форм данного вида.

S. andigenum f. *tolucanum* Buk. — культурный картофель Мексики (из штата Мехико). Доли листа широкоовальные, на длинных черешках, блестящие, густо короткоопушенные. Жилкование глубокое. Слабое развитие древесины в стебле. Корневая система с обильным разветвлением, с большим количеством придаточных корней, но все корни расположены в пахотном слое. Интенсивность транспирации 0,355—0,458 г, или 78—113% по отношению к сорту Эпикур. Общее состояние в 1932 г. среднее; а в последующие годы хорошее, редко наблюдалась крапчатость.

S. andigenum f. *tocatum* Buk. — возделывается в Колумбии близ Боготы (2660 м) с годовой температурой 14°,5 и 816 мм осадков в год. Доли листа крупные, широкояйцевидные, на коротких черешках, слабоблестящие, темнозеленые, плотные. Опушение очень густое, бархатистое. Корневая система очень ветвистая, с большим числом боковых корней, 79—95 на 10 см длины основного корня. Вглубь корни достигают до 85 см, почти до

грунтовых вод (рис. 11). Анатомически характеризуется средним развитием древесины. Палисадная ткань листа занимает 35% листовой пластинки. Интенсивность транспирации 0,247—0,422 г, или 70—79% по отношению к сорту Эпикур. Общее состояние в 1932 г. было хорошее, в последующие

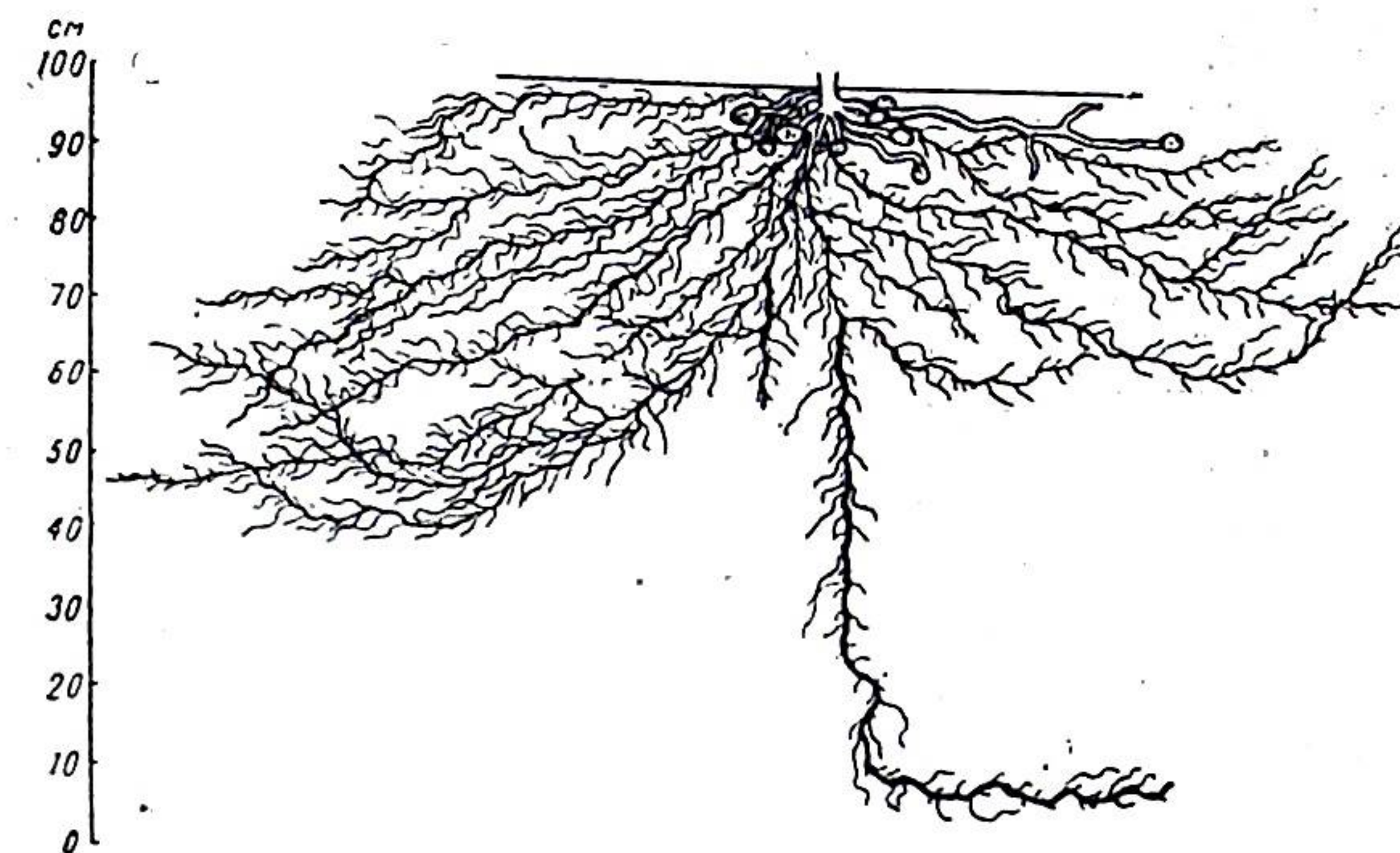


Рис. 11. Корневая система *Solanum andigenum* f. *tocatum*

годы — слабое угнетение. Урожай в особо благоприятные годы — 500—600 г с куста

S. andigenum f. *caiceda* Buk — возделывается по всей Колумбии. Доли листа мелкие, матовые, на удлинённых черешках. Опушение мел-

кое, короткое, жилкование редкое, поверхностное. Корневая система слабо развита, редкая, поверхностная. Анатомически характеризуется слабым развитием сосудистых пучков, средним развитием древесины и крупноклетчатостью стебля. Палисадная ткань очень широкая — 38—42% толщины листовой пластинки. Устьиц много, на 1 мм² — 403, размер их 30 м. Интенсивность транспирации 0,396 г, или 133% по отношению к сорту Эпикур. В 1932 г. наблюдалось плохое состояние растений, в последующие — сильное угнетение. Урожай до 150 г с куста.

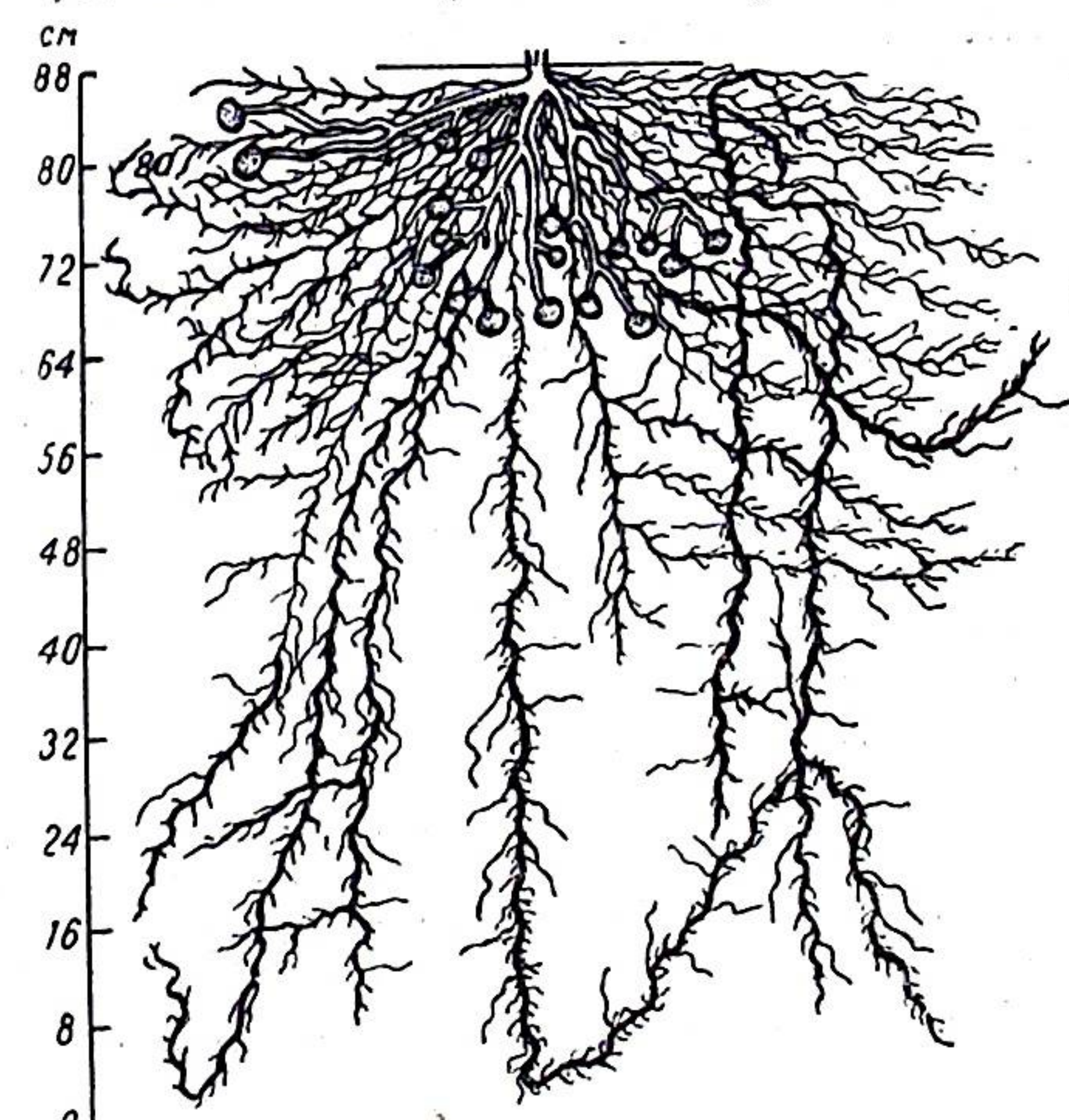


Рис. 12. Корневая система *Solanum andigenum* v. *chiar-imilla*

S. andigenum f. *taccla* Buk. et Lech. — картофель южного Перу. Прямостоящий густо облиственный куст. Доли листа сидячие или блестящие. Опушение очень короткое, на коротких черешках, слабо жилкование резко выражено. Корневая система поверхностная, почти единичные корни достигают до 30—40 см

глубины. Стебель характеризуется очень слабым развитием древесины и крупными клетками. Палисадная ткань, как и у *f. caiceda*, очень широкая — 38—42% листовой пластинки. Устьиц 219 на 1 мм², очень крупные — 35,9 м. Интенсивность транспирации 0,319 г, или 107% по отношению к сорту Эпикур. Общее состояние хорошее. Урожай до 200 г с куста.

S. andigenum f. racus Lech. — из южного Перу. Доли листа зеленые, плотные, редко опушенные, жилкование углубленное. Корни очень ветвистые, 65—70 придаточных корней на 10 см основного корня. Некоторые корни достигают до 40—50 см глубины. Вглубь иногда идут и придаточные корни. Следовательно, корневая система достаточно мощная. Интенсивность транспирации 0,458 г, или 154% по отношению к сорту Эпикур. Состояние растения в 1932 г. и последующие годы хорошее.

S. andigenum f. praqui Buk. et Lech. — из южного Перу (Куско). Доли листа широкие, густо опушенные, с густым и глубоким жилкованием. Корневая система очень редкая (всего 53 корня), слабо ветвистая (42 придаточных корня на 10 см длины основного) и поверхностная. Интенсивность транспирации 29 августа была 0,695 г или 233% по отношению к сорту Эпикур (максимальная за этот день). Общее состояние плохое, нижние листья высохли и отпали. Урожай 100—200 г с куста.

S. andigenum f. ccusi Buk. et Lech. — южное Перу. Доли листа блестящие, на удлиненных черешках, с редким опушением и углубленным жилкованием. Корневая система поверхностная, вглубь идут тонкие придаточные корни первого и второго порядка, и то не глубже 16—24 см. На 10 см длины поверхностного корня — 70—95 боковых или придаточных корней. Интенсивность транспирации очень низкая — 0,229 г, или 92% по отношению к сорту Эпикур. Общее состояние растений плохое. Урожай максимальный — 300 г с куста.

S. andigenum v. chiar-imilla Buk. et Lech. — возделывается в Боливии близ Ла-Пас. Доли листа светлозеленые, слабо блестящие, очень густо опушенные. Жилкование глубокое. Корневая система хорошо развита, много корней, идущих вглубь до 80—90 см. У поверхностного корня насчитывается в среднем на 10 см длины 75, а на глубинных — 30—50 придаточных корней (рис. 12). Палисадная ткань листа занимает 35% всей пластинки, устьиц — 519 на 1 мм², размер устьиц — 32 м. Интенсивность транспирации 0,310 г, или 99% к сорту Эпикур. Общее состояние хорошее.

Крайними формами по интенсивности транспирации у *S. andigenum* являются следующие.

Высокая интенсивность транспирации:

	Дата	В г	В % к сорту Эпикур
<i>huasense</i>	28. VIII	0,600	198
<i>piña</i>	28. VIII	0,495	158
<i>praqui</i>	29. VIII	0,695	233
<i>beruntum</i>	29. VIII	0,713	240

Низкая интенсивность транспирации:

	Дата	В г	В % к сорту Эпикур
<i>tolucanum</i>	27. VIII	0,468	78
<i>tocanum</i>	28. VIII	0,247	79
<i>ccusi</i>	28. VIII	0,229	92
<i>taccla</i>	29. VIII	0,319	107

Из многочисленных форм *S. andigenum* более пластичными оказались *f. tocanum*, *f. taccla*, *v. chiar-imilla*, а влаголюбивыми с ограниченной

пластичностью: *f. caiceda*, *f. tolocanum*, *f. praqui*, *f. ccusi*. Экологически пластичные формы отличаются мощно развитой корневой системой, особенно *f. tocanum* и *v. chiar-imilla*, корни которых достигают до 80—85 см глубины, почти до уровня грунтовых вод. У влаголюбивых форм корневая система расположена в пахотном слое. Следовательно, в этом отношении у полиморфного *S. andigenum* наблюдается та же закономерность, какая была отмечена для диких видов картофеля.

Селекционные сорта *Solanum tuberosum* L.

В настоящей статье мы не имеем возможности дать подробное описание исследованных нами 35 сортов *S. tuberosum* L. Для сравнительной характеристики с вышеописанными видами приводим описание лишь тех из них, которые в годы исследования были наиболее распространены в культуре Советского Союза; и сейчас они еще включены в состав районированных сортов.

Эпикур — ранний столовый сорт. Доли листа темнозеленые, блестящие, на черешках, края гофрированные, опушение редкое, волоски короткие. Механическая ткань крупноклетчатая, но в виде узкого кольца. Устьиц мало — на 1 мм² 120 устьиц, но довольно крупные — 31,6 м длины. Корневая система поверхностная, вся в пахотном слое, редкая, на 10 см основного корня — 57—60 боковых корней. Интенсивность транспирации низкая — 0,500—0,700 г. Состояние растений в сухое лето 1932 г. было среднее или ниже среднего. Сорт влаголюбивый.

Ранняя роза — ранний столовый сорт. Доли листа широкие, слабо сложенные, тонкие, на длинных стерженьках, блестящие, светлозеленые. Опушение короткое, жилкование поверхностное. От предыдущего сорта отличается более мелкими клетками и мощным развитием механической ткани. Интенсивность транспирации 0,800 г, т. е. 190% по отношению к сорту Эпикур. Состояние в 1932 г. очень хорошее. Экологически пластичный сорт.

Альма — среднеранний заводский сорт. Доли листа темнозеленые, блестящие, очень широкие, крупные, на черешках. Опушение редкое. Волоски очень короткие, жилкование углубленное. Механическое кольцо стебля слабо развито и состоит из крупных клеток. Устьиц сравнительно мало — 120 на 1 мм², размер — 31,7 м. Интенсивность транспирации 0,400—0,900 г, или 93—100% по отношению к сорту Эпикур. Состояние растений среднее. Требуется оптимального увлажнения.

Юбель — среднеранний столовый сорт. Доли листа темнозеленые, блестящие, слабо сложены. Опушение редкое, короткое. Жилкование углубленное. Механическое кольцо развито средне. Устьиц 286 на 1 мм², они крупные — 37,5 м. По интенсивности транспирации приближается к сорту Эпикур (100—104% по отношению к нему). Состояние хорошее. Ближе к влаголюбам, но экологически более пластичен, чем сорт Эпикур.

Вольгман — позднеспелый заводский сорт. Доли листа удлиненно-широколанцетные, слабо блестящие. Опушение очень короткое, жилкование углубленное. Механическое кольцо у поздних сортов обычно широкое, но у данного сорта оно развито сравнительно слабо. Устьиц 286 на 1 мм², очень крупные — 42 м. Корневая система мощно развита. Много корней, идущих вглубь до 85 см, но эти корни слабоветвистые и идут главным образом по старым ходам почвенных насекомых. Интенсивность транспирации 128% по отношению к сорту Эпикур. Состояние растения в 1932 г. было среднее, имелись засохшие листья. Требуется среднего увлажнения, но пластичен в сторону избыточного увлажнения.

Все эти сорта, как известно, в Ленинграде довольно урожайны. *Solanum tuberosum* по мощности развития корневой системы занимает первое место среди всех исследованных видов, что соответствует и наиболее мощной надземной массе. Характерным является то, что ранние сорта картофеля, вероятно вследствие короткого периода вегетации, образуют более редкую, менее мощную корневую систему, чем поздние сорта. Так, у раннего влаголюбивого сорта Эпикур корневая система очень редкая, почти вся поверхностная или в пахотном слое, боковых корней в среднем около 60 на 10 см длины основного корня. У позднего, также влаголюбивого сорта Вольтман корневая система состоит из большого числа глубинных корней, идущих вглубь до 85 см, но глубинные корни очень слабо ветвятся — до 16 боковых корней на 10 см глубинного корня; на 10 см поверхностного корня насчитывается до 70 боковых корней (рис. 13). Поздний и экологически пластичный сорт Силезия характеризуется мощной корневой системой с ветвистыми поверхностными (до 68 придаточных корней на 10 см длины основного) и ветвистыми глубинными корнями (до 54 на 10 см длины основного корня). Корни идут до 90 см глубины.

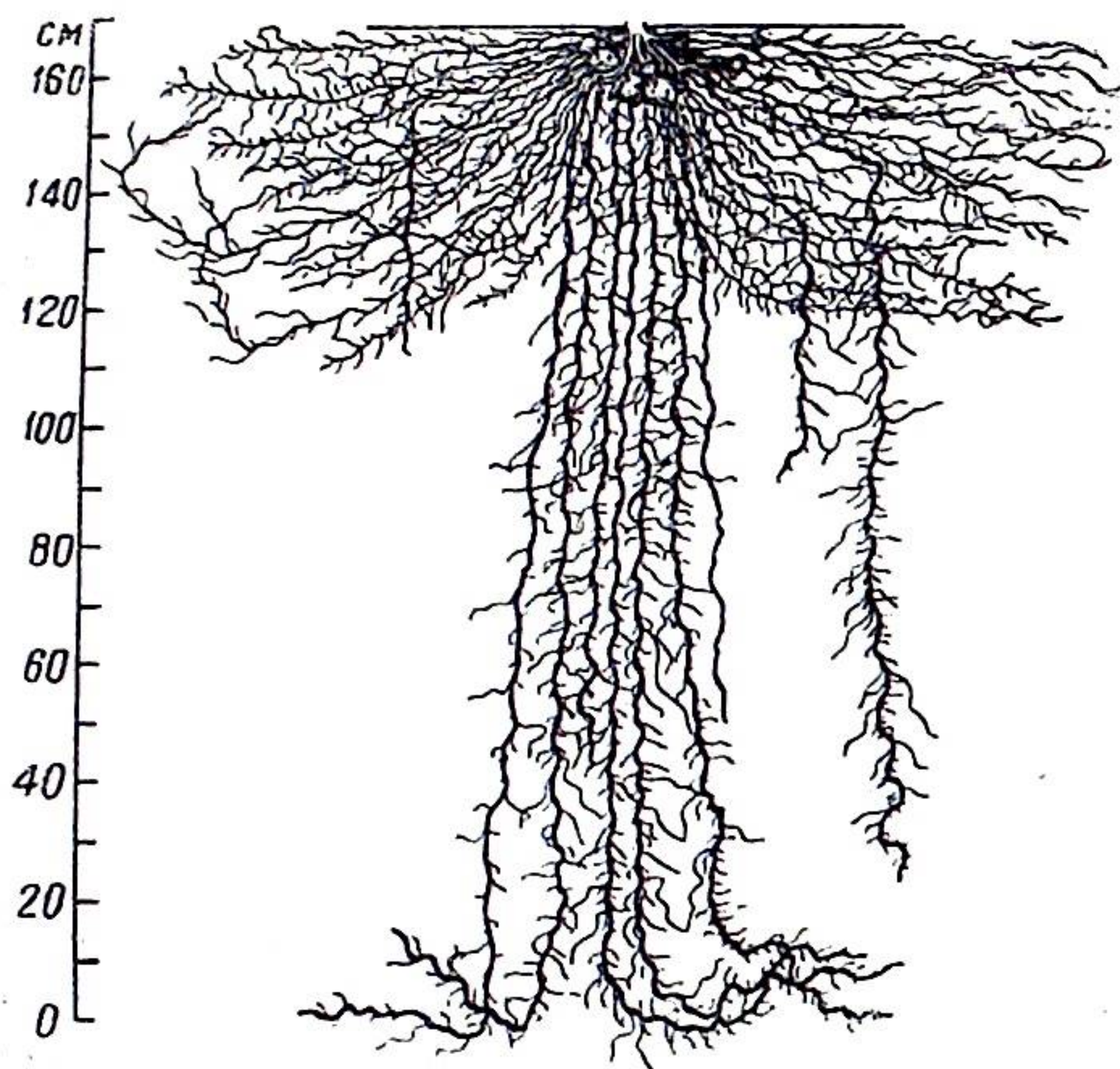


Рис. 13. Корневая система сорта Вольтман

Онищенко (1950) в условиях Харькова наблюдал у ранних и поздних сортов такое же различие в развитии корневой системы.

Мощность развития древесины также зависит от скороспелости сорта, т. е. более поздние сорта Вольтман и Силезия отличались более мощно развитым механическим кольцом, чем скороспелые сорта Ранняя роза и Эпикур. Это явление было ранее отмечено Дановичем и Крынкиной (1929).

По интенсивности транспирации выделяются следующие крайние сорта из исследованных нами.

Низкой транспирацией отличаются сорта: Цитрус — 0,319 г, Эрли Хеброн — 0,215 г, Феникс — 0,380 г, Зейдлиц — 0,337 г, Дабер — 0,223 г, Модель — 0,276 г (от 50 до 100% от интенсивности транспирации у сорта Эпикур). Высокой интенсивностью транспирации характеризуются: Белладонна — 1,143 г, Абунданс — 0,725 г, Один — 0,670 г, Шенкендорф — 0,802 г, Иогансен — 0,945, Гратиола — 0,888 г (от 170 до 250% по отношению к сорту Эпикур).

Из перечисленных сортов корневая система исследована у сортов Феникс и Белладонна. Первый сорт обладает густой корневой системой, но она почти вся расположена в пахотном слое, вглубь идут лишь немногие корни, до 60 см. Поверхностные корни очень ветвистые, до 80 придаточных корней на 10 см длины основного (рис. 14). Белладонна отличается более мощной и густой корневой системой, чем Феникс, и большим количеством корней, идущих вглубь до 1 м. Корни, как поверхностные, так и глубинные, очень ветвистые.

Следовательно, и в данном случае отмечается закономерная взаимосвязь интенсивности транспирации с развитием корневой системы.

Сопоставляя результаты исследований в Ленинграде биологических особенностей различных видов картофеля — дикого и культурного — в связи с условиями происхождения их у себя на родине, мы получаем следующие фактические данные.

Различные виды картофеля характеризуются различной экологической пластичностью, которая в значительной степени зависит от развития корневой системы, что особенно наблюдалось у южноамериканских видов.

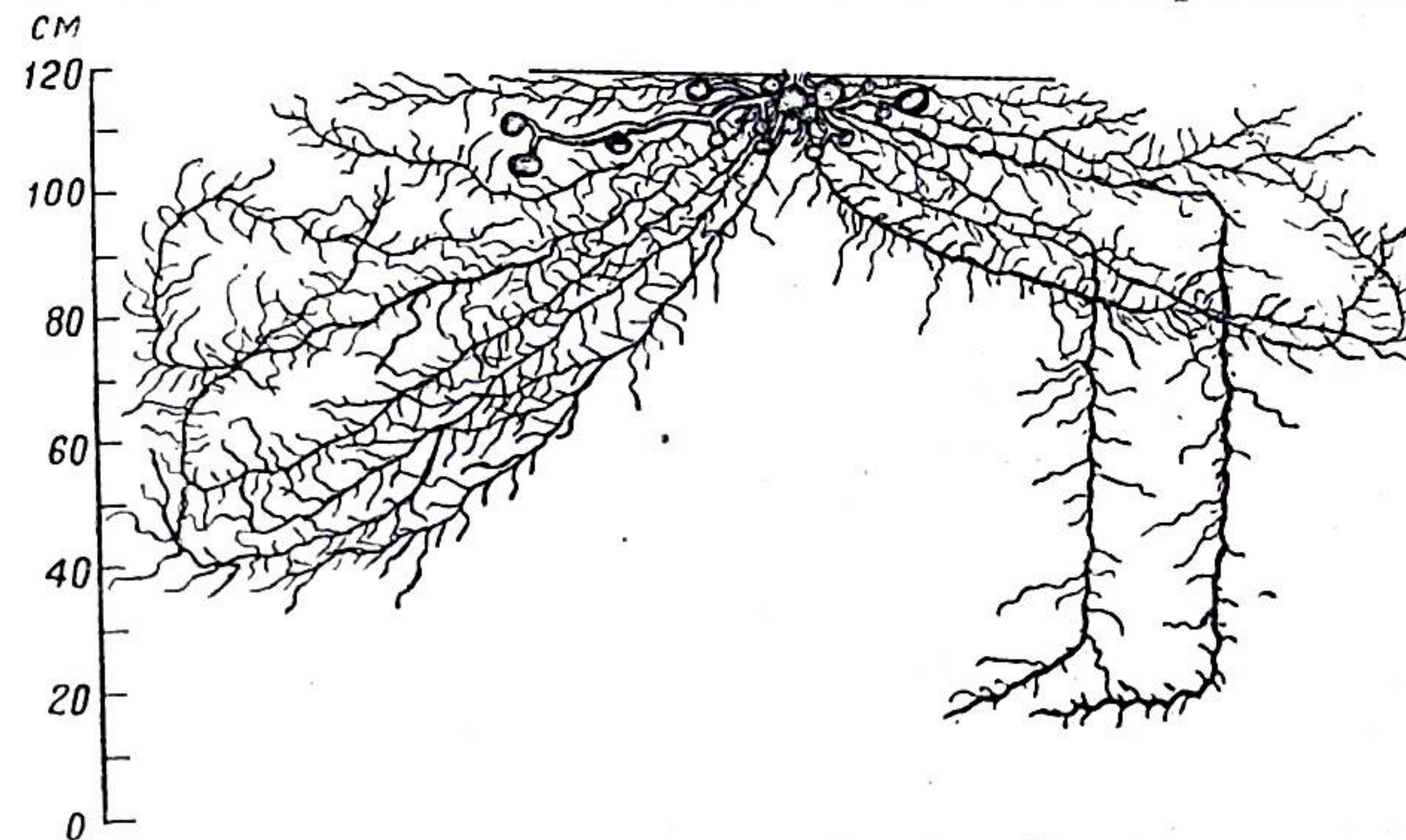


Рис. 14. Корневая система сорта Феникс.

К экологически пластичным видам следует отнести: *S. vallis-mexici*, *S. Jamesii*, *S. Commersonii*, *S. Rybinii*, *S. andigenum* v. *chiar-imilla*, *S. andigenum* f. *tocatum*, которые характеризуются более мощной корневой системой. К влаголюбивым непластичным видам относятся: *S. leptostigma*, *S. aracc-papa*, *S. punae*, *S. phureja*, *S. chaucha*, *S. ajanhuiri*, *S. andigenum* f. *ppaqui* и *S. andigenum* f. *caiceda*, отличающиеся, наоборот, слабо развитой или поверхностной корневой системой.

В ряде случаев отмечена связь степени экологической пластичности со степенью развития древесины в стебле. Так, влаголюбивые виды характеризуются слабым развитием древесины (*S. punae*, *S. aracc-papa*, *S. andigenum* f. *caiceda*), а у экологически пластичных видов древесина развита мощно (*S. vallis-mexici*, *S. Commersonii*, *S. Rybinii*, *S. andigenum* v. *chiar-imilla*).

У селекционных сортов *S. tuberosum* наблюдается зависимость между степенью развития корневой системы и скороспелостью сорта или, вернее, длиной периода его вегетации. Но в пределах группы скороспелых или позднеспелых сорта с более глубокой корневой системой наиболее пластичны. Онищенко (1950) также отмечает, что сорта с более глубокими корнями в условиях юга УССР дают более высокие и устойчивые урожаи и более устойчивы к почвенной и воздушной засухе, чем сорта с мелкой корневой системой.

У диких картофелей наблюдалась повышенная интенсивность транспирации у всех экологически пластичных видов. У культурных видов эта закономерность отмечена лишь у некоторых образцов из этой группы. Высокая транспирация наблюдалась, например, и у видов влаголюбивых, как *S. phureja*, *S. stenotomum*, а низкая — у *S. andigenum* f. *tocatum*, как *S. phureja*, *S. stenotomum*, а низкая — у *S. andigenum* f. *laccla* и др., которые отнесены к экологически пластичным видам. Это, повидимому, объясняется числом устьиц у

перечисленных видов: так, у *S. phureja* устьица хотя и мелкие (26 μ), но в большом количестве — 572 на 1 мм², а у *S. andigenum* f. *taccla* устьица крупные (35,4 μ), но их всего 219 на 1 мм² и т. д. На зависимость интенсивности транспирации от числа устьиц указывает в своих работах Максимов (1944).

Келлер и его сотрудники (1922, 1926) обращают внимание на жилкование листа, число устьиц и степень развития палисадной ткани при исследовании экологических особенностей некоторых видов родов *Asperula*, *Galium* и *Veronica*; у степных видов наблюдалось значительно большее число устьиц, более развитая палисадная ткань листа, чем у лесных видов. У изученных нами видов картофеля такая закономерность в связи с их экологической пластичностью отсутствует.

Колкунов (1905, 1907) наблюдал коррелятивную зависимость транспирации, осмотического давления от числа и размера устьиц у сахарной свеклы, пшеницы и других культурных злаков. Исследованные им засухоустойчивые сорта характеризуются пониженной транспирацией и мелко-клетчатостью, мелкими устьицами. Такая закономерность у различных видов картофеля в условиях Ленинграда не отмечена.

Новиков (1940), изучая поведение некоторых видов картофеля в засушливые годы (1938 и 1939 гг.) в Ростове-на-Дону и в Коренево (под Москвой), выделяет две группы: 1) особенно стойкие к засухе — *S. leptostigma*, *S. dolichostigma*, *S. Molinae*, *S. andigenum* f. *taccla*, *S. andigenum* v. *hederaforme*, которые к концу вегетации отличались мощно развитой зеленой ботвой и характеризовались стойкостью тканей к длительному обезвоживанию, и 2) совершенно нестойкие к засухе — *S. phureja*, *S. mamilliferum*, *S. Rybinii*, *S. Antipoviczii* v. *Martinezii*, *S. andigenum* ssp. *tarmense*. Только по двум видам из перечисленных у нас расхождение с указанным автором: *S. leptostigma*, который, по нашим данным, является скорее влаголюбивым, с ограниченной экологической пластичностью, и *S. Rybinii*, отнесенный нами к группе экологически пластичных. Что касается первого вида, то автор, повидимому, не обратил внимания на скручивание листьев. Букасов (Букасов и Камераз, 1948) предполагает, что *S. leptostigma* засухоустойчив, но не жароустойчив и под влиянием жары подвержен скручиванию листьев. Экологическая характеристика остальных видов совпадает. Хотя в настоящей статье мы не приводим анализа видов *S. Molinae*, *S. dolichostigma* и др., но наши наблюдения за поведением их в Ленинграде в последующие годы вполне подтверждают характеристику, данную им Новиковым.

Подводя общий итог исследованиям биологических особенностей видов картофеля в Ленинграде, необходимо особо отметить, что мы далеки от мысли считать экологически пластичные виды ксерофитами. Любой из исследованных видов является типичным мезофитом и достигает своего лучшего роста и развития при оптимальных условиях увлажнения и температур, которые требуются для разных фаз его развития. Но виды отличаются различной способностью адаптации к новым для них условиям.

Положение же различных видов картофеля в эколого-географической классификации и в системе, составленной Букасовым и Камераз (1948), не объясняет поведения этих видов в Ленинграде.

К экологически пластичным видам относятся представители отдаленных систематических групп (*Pinnatisecta*, *Longipedicellata*, *Eutuberosa*, *Andigena*) и различных эколого-географических групп (северомексиканской, перуанской, эфемерной, уругвайской, субтропической и чилийской сухой). То же относится и к видам ограниченной экологической пластичности, которые также представлены систематически отдаленными группами

(*Andigena*, *Araccinea*, *Eutuberosa*, *Acaulia* и др.) и занимают различное положение в эколого-географической классификации (чилийской влажной группы пуны, восточноболливийской, долинной ранней теплолюбивой, андийской поздней и др.). Это говорит о том, что эколого-географическая классификация, равно как система видов, должна быть построена не по формальным признакам, а на основе истории видов в конкретных условиях среды, определяющих их природу, и на основе особенностей приспособления к новым для них условиям.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ НА ЗАПАДНОМ ПАМИРЕ

Изучение коллекции картофеля, завезенного нами из Ленинграда, проводилось на Западном Памире, в 6 км от города Хорога (37° с. ш.), на высоте 2320 м, где сейчас расположен Памирский ботанический сад Таджикского филиала Академии Наук СССР.

Климат Западного Памира, по классификации Райковой (1936), относится к типу климатов высокогорных пустынь средиземноморского типа. Последние весенние заморозки кончаются в первой декаде мая, а первые осенние наступают в конце сентября или в начале октября. Но минимумы, близкие к 0°, наблюдаются уже во второй половине августа. Осадков выпадает от 160 мм до 220 мм в год с зимне-весенним распределением. Летом, с мая по октябрь, дождей не бывает. Поэтому возделывание картофеля, как и любой другой культуры, возможно лишь при искусственном орошении. Характерна также большая сухость воздуха; нередко в летние дни, особенно в дневные часы, относительная влажность воздуха падает до 20—15%. Большое число ясных и безоблачных дней способствует длительному и интенсивному влиянию солнечной радиации на растительный организм.

Вегетационный период продолжается до 5—6 месяцев. Средние летние месячные температуры г. Хорога 20—22°, средняя температура почвы на глубине 10—12 см превышает температуру воздуха на 1—2°. Летняя суточная температурная амплитуда на поверхности почвы в отдельные дни достигает 50—60°.

Почвы — сероземы, заиленные, тяжелые, очень бедны органическими веществами. Уровень грунтовых вод чрезвычайно низок.

Вся коллекция выращивалась в однородных условиях почвы, рельефа и агротехнических мероприятий. Последние менялись только по годам: в 1935 и 1936 гг. посадка проводилась на зигзагообразных джояках¹, а с 1937 г. — на гребнях. В первые два года обработка проводилась омачем, кетменем и лопатой, а в последующие конная обработка плугом, бороной, культиватором, окучником.

Р и т м р а з в и т и я р а с т е н и й. Выше указывалось, что многие виды картофеля являются растениями длинного дня по цветению и ягодообразованию. В литературе также указывается, что лучшими условиями для цветения и повышенной фертильности у картофеля являются условия районов с влажным морским климатом. Поэтому представляет особый интерес обильное цветение и ягодообразование у разных видов картофеля в условиях Хорога, отличающегося, наоборот, коротким днем, сухим и континентальным климатом.

В табл. 1 приводятся данные по ритму развития 30 видов дикого картофеля в первый год выращивания их из клубней ленинградской репродукции.

¹ Джояки — гряды при зигзагообразной системе поливов.

Ритм развития диких видов картофеля

	Число дней от всходов до цветения				Число дней от всходов до ягодообразования			
	16—25	26—35	36—45	45	31—50	51—70	71—90	90
<i>S. Commersonii</i>	<i>S. maglia</i>	<i>S. Antipoviczii</i>	<i>S. aracc-papa</i>	<i>S. Commersonii</i>	<i>S. Jamesii</i>	<i>S. aracc-papa</i>	<i>S. Herrerae</i>	<i>S. Herrerae</i>
<i>S. rionegrinum</i>	<i>S. demissum</i>	<i>S. ajuscoense</i>	<i>S. bulbocastanum</i>	<i>S. gibberulosum</i>	<i>S. maglia</i>	<i>S. aracc-papa</i>	<i>S. vallis-mexici</i>	<i>S. vallis-mexici</i>
<i>S. gibberulosum</i>	<i>S. coyoacanum</i>	<i>S. Schickii</i>	<i>S. cardiophyllum</i>	<i>S. Macolae</i>	<i>S. demissum</i>	<i>S. vallis-mexici</i>	<i>v. polyploideum</i>	<i>v. polyploideum</i>
<i>S. Jamesii</i>	<i>S. Abbottianum</i>	<i>S. dolichostigma</i>	<i>S. Vavilovii</i>	<i>S. catarthrum</i>	<i>S. Abbottianum</i>	<i>S. Antipoviczii</i>		
<i>S. Macolae</i>		<i>S. Horovitzii</i>	<i>S. leptostigma</i>	<i>S. semidemissum</i>	<i>S. Schickii</i>	<i>S. ajuscoense</i>		
<i>S. Millanii</i>		<i>S. Herrerae</i>	<i>S. laplaticum</i>	<i>S. rionegrinum</i>	<i>S. Molinae</i>	<i>S. leptostigma</i>		
<i>S. catarthrum</i>		<i>S. pamiricum</i>		<i>S. Boegerii</i>	<i>S. Millanii</i>			
<i>S. vallis-mexici</i>		<i>S. Molinae</i>		<i>S. dolichostigma</i>				
<i>S. semidemissum</i>		<i>S. Boegerii</i>		<i>S. Horovitzii</i>				
<i>S. punae</i>				<i>S. pamiricum</i>				
<i>S. deperum</i>				<i>S. punae</i>				
				<i>S. deperum</i>				

Раннее цветение в Хороге наблюдалось у 11 видов дикого картофеля и позднее — у 6. Раннее ягодообразование у 12 видов, причем 8 из них рано зацветали, 2 вида поздно завязывали ягоды. Интересен сам факт цветения и ягодообразования у всех исследованных видов.

На двух чилийских видах *S. leptostigma* и *S. Molinae* показываем зависимость ритма развития и урожайности от мест происхождения посадочных клубней, т. е. от ленинградской или памирской репродукции (табл. 2).

Таблица 2

Название	Место репродукции посадочных клубней	Число дней			Урожай с куста (в г)		
		от посадки до всходов	от всходов до цветения	от всходов до ягодообразования	1936 г.	1937 г.	Максимальный
<i>S. leptostigma</i>	Ленинград	30	75	95	80	220	320
	Хорог	23	40	60	—	141	260
<i>S. Molinae</i>	Ленинград	16	34	51	243	333	720
	Хорог	21	33	50	—	546	810

S. leptostigma сильно реагирует на условия репродукции клубней. Растения, выращенные из клубней ленинградской репродукции, значительно запаздывают в своем развитии: всходы появились на 7 дней позже, цветение и ягодообразование наблюдалось на 35 дней позже, чем у растений памирской репродукции. Кроме того, растения памирской репродукции обильно цвели и дали много ягод. Среди растений ленинградской репродукции скудно цвел лишь один куст, давший единственную ягоду. Ягоды растений обеих репродукций содержали большое число семян очень хорошей всхожести. Растения памирской репродукции закончили вегетацию в первой половине октября, а ленинградской ко дню уборки — 23—25 октября — стояли еще зеленые. У первых к моменту цветения наблюдалось сильное скручивание листьев, у вторых — скручивание только нижних листьев. Это явление отразилось на урожайности: растения памирской репродукции дали меньший урожай, чем ленинградской.

У *S. Molinae* фазы развития растений обеих репродукций наступают почти в одно время. Обильное цветение и обильное ягодообразование наблюдались в обоих случаях. Но у растений ленинградской репродукции наблюдается хлороз листьев. По урожайности памирская репродукция превышает ленинградскую.

Оба вида, таким образом, реагируют на условия репродукции посадочных клубней, что указывает на адаптацию их к условиям Памира. Различие в этой реакции между анализируемыми видами указывает и на различную их наследственную основу, причем *S. leptostigma* легче подвергается расшатыванию и перестройке, чем *S. Molinae*.

Исследованные 17 примитивных видов культурного картофеля распределяются следующим образом по ритму развития (табл. 3).

Таблица 3

Ритм развития примитивных видов картофеля

Число дней от всходов до цветения			Число дней от всходов до ягодообразования		
25—40	41—60	61—80	51—70	71—90	91—117
<i>S. phureja</i>	<i>S. Juzepczuckii</i>	<i>S. Kesselbrennerii</i>	<i>S. goniocalyx</i>	<i>S. phureja</i>	<i>S. mamilliferum</i>
<i>S. chaucha</i>	<i>S. mamilliferum</i>			<i>S. chaucha</i>	<i>S. cuencanum</i>
<i>S. stenotomum</i>	<i>S. tenuifilamentum</i>			<i>S. stenotomum</i>	<i>S. Kesselbrennerii</i>
<i>S. goniocalyx</i>				<i>S. caniarensense</i>	<i>S. Macmillanii</i>
<i>S. caniarensense</i>				<i>S. Rybinii</i>	
<i>S. Rybinii</i>				<i>S. ajanhuiri</i>	
<i>S. ajanhuiri</i>				<i>S. tenuifilamentum</i>	
<i>S. Macmillanii</i>				<i>S. curtilobum</i>	
<i>S. choclo</i>				<i>S. Cieçae</i>	
<i>S. cuencanum</i>				<i>S. riobambense</i>	
<i>S. curtilobum</i>					
<i>S. Cieçae</i>					
<i>S. riobambense</i>					

Большинство примитивных видов зацветает через 25—40 дней после появления всходов, но процесс ягодообразования наступает не раньше чем через 2,5—3 месяца после всходов, т. е. в сентябре — октябре, за исключением *S. goniocalyx*, который образует ягоды через 51—70 дней после всходов. Позднее цветение наблюдается у *S. Juzepczuckii*, *S. mamilliferum*, *S. tenuifilamentum* и особенно у *S. Kesselbrennerii*; очень позднее ягодообразование у *S. mamilliferum*, *S. cuencanum*, *S. Kesselbrennerii*, *S. Macmillanii*. У этих видов процесс ягодообразования наступает в период понижения температур — среднесуточной до 15—11° и минимальной до +3°, —1°.

S. andigenum и чилийский *S. tuberosum*, как уже указывалось, очень полиморфные виды. На Памире было исследовано 168 разновидностей и форм *S. andigenum* в количестве 752 образцов, которые распределяются по странам происхождения следующим образом: Колумбия — 95, Эквадор — 72, центральное Перу — 64, южное Перу — 165 и Боливия — 356 образцов. *S. tuberosum* был представлен 42 формами.

Ввиду большого количества материала поведение всех разновидностей *S. andigenum* и *S. tuberosum* представляем по географическим группам и в процентном отношении (табл. 4).

Короткий период от всходов до цветения характерен для большинства южноперуанских и боливийских форм *S. andigenum* и чилийских форм *S. tuberosum*, длинный период — для эквадорской и центральноперуанской групп. Колумбийские формы в этом отношении занимают среднее место.

У эквадорских и центральноперуанских форм ягодообразование наступает не ранее 60 дней после всходов. Раннее ягодообразование

Ритм развития *S. andigenum* и *S. tuberosum*

Таблица 4

Вид по происхождению	Число дней от всходов до цветения				Число дней от всходов до ягодообразования			
	31—50	51—70	71—90	90	41—60	61—80	81—100	101—120
Число форм в %								
<i>S. andigenum</i> :								
Колумбия	20,8	58,4	16,7	4,1	34,6	30,7	27,0	7,7
Эквадор	9,6	28,3	47,6	14,5	—	23,7	57,3	19,0
Центральное Перу	6,6	40,1	46,7	6,6	—	48,3	41,4	10,3
Южное Перу	55,3	23,7	16,3	4,7	5,0	44,0	41,5	9,5
Боливия	72,4	10,3	17,3	—	7,0	44,8	44,4	3,8
<i>S. tuberosum</i> : Чили	56,2	43,8	—	—	33,3	55,5	5,6	5,6

наблюдалось у значительного числа колумбийских форм *S. andigenum* и у чилийского *S. tuberosum*. В различии форм по указанным особенностям проявляется их наследственная основа. Виды, формирование которых проходило в широтах от 15 до 43° ю. ш., отличаются и более длинной световой стадией, чем виды из экваториальных широт Колумбии и Эквадора (от 5° с. ш. до 5° ю. ш.).

Интересен факт ускоренного зацветания и длительного периода цветения, отмеченный у большинства исследованных образцов, потому что виды картофеля, за исключением фотопериодически нейтральных, как *S. maglia*, *S. Commersonii*, *S. dolichostigma*, *S. gibberulosum* и др., являются растениями длинного дня. Известен ряд видов, которые хорошо цветут в Ленинграде, но плохо или редко цветут в Москве и совершенно не цветут в южных районах. В связи с этим высказывается обобщающее мнение, что оптимальными условиями для цветения картофеля являются повышенная влажность и пониженные температуры и длинный день. Наблюдения на Западном Памире опровергают это мнение, построенное на формальном подходе к биологическим особенностям вида. На Памире, где день, наоборот, более короткий¹, чем в указанных районах, а климат сухой и резко континентальный, наблюдалось хорошее цветение почти у всех исследованных видов картофеля. Это указывает на диалектическое единство растений и среды, когда неблагоприятный фактор превращается в благоприятствующий переходу его вегетативного состояния путем скачка в другое качественное состояние, в световую стадию.

Длительное влияние интенсивности солнечной радиации с высоким содержанием красных и инфракрасных лучей спектра в сочетании с низкими ночными температурами компенсирует влияние короткого и жаркого дня и стимулирует ускоренное зацветание и длительное цветение у различных видов картофеля.

Исключительный интерес представляют наблюдавшиеся нами факты (Перлова, 1940а, 1940б) о повышенной фертильности на Памире большинства исследованных видов картофеля. В литературе обычно указывается, что оптимальными условиями для ягодообразования картофеля

¹ В мае — июне 15—16 часов, в июле — августе 14—12, в сентябре — октябре 12—10 часов.

также являются условия влажного морского климата в сочетании с длинным днем. И, действительно, известны виды и сорта картофеля фертильные в Ленинграде, но слабо фертильные в Москве и совершенно стерильные в условиях континентального климата Ульяновска или южного жаркого климата Ташкента. В Хороге же, на 37-й параллели, с пустынным резко континентальным климатом и коротким днем, открыта повышенная фертильность не только у видов, фертильных в Ленинграде, но и слабо фертильных или стерильных во всех районах Советского Союза. Чилийские дикие виды *S. leptostigma* и *S. Molinae* в Ленинграде дают в отдельные годы единичные ягоды, в других районах они самостерильны. В Хороге во все годы исследования оба вида отличались высокой фертильностью, особенно *S. Molinae*, с одного куста которого в 1937 г. было собрано 350 ягод, содержащих по 200—250 семян, хорошо выполненных и с высоким процентом всхожести. То же относится и к *S. gonicalyx*, *S. caniarensis*, *S. phureja*, *S. aracc-papa*, *S. catarthrum*, *S. dolichostigma* и многим другим. Многосеменные ягоды получены и у триплоидов *S. tamilliferum*, *S. tenuifilamentum*, *S. chaucha* и пентаплоида *S. curtilobum*. Малосеменные ягоды или ягоды с единичными семенами получены у триплоидов *S. maglia*, *S. Commersonii*, *S. cuencanum*, *S. Millanii*, *S. vallis-mexici*, у пентаплоидов *S. semidemissum* и *S. edinense*, получение семян у которых считается исключительной редкостью. Ягоды с хорошо выполненными семенами получены также и у многих межвидовых гибридов, стерильных в Ленинграде. Это явление представляет не только общебиологический интерес, оно открывает новые возможности разворачивания генетико-селекционных работ с использованием многих видов, а также позволяет получать F_2 , F_3 и т. д. у гибридов, стерильных в обычных условиях выращивания.

Сочетание климатических факторов Памира — низкие ночные температуры, исключительная сухость воздуха, интенсивность солнечной радиации с высоким содержанием ультрафиолетовых, а также красных и инфракрасных лучей спектра — стимулирует ягодообразование у интродуцируемых, новых для Памира видов картофеля.

Таким образом, и в данном случае мы имеем пример того, как неблагоприятные в равнинных условиях факторы (короткий день, сухость воздуха) благоприятствуют на Памире развитию биологических особенностей картофельного растения. Причина этому лежит во взаимоотношении организма и среды. Конкретно в данном случае причина заключается в своеобразии фотосинтеза растений в указанных условиях Памира, которое приводит к накоплению большого количества сахара. Количественное накопление углеводов, как известно, способствует цветению и плодоношению у растений.

Морозостойкость. В вводной части мы указывали на дифференциацию видов картофеля по морозостойкости. Эта особенность позволила С. М. Букасову и другим авторам выделить ряд групп по данному признаку — от видов, ботва которых погибает при $-1,0$, $-1,5$, до видов, ботва которых выдерживает -8 , -10 . При этом в группу морозостойких включены не только высокогорные виды — *S. punae*, *S. Schreiterii*, *S. depressum*, *S. demissum*, *S. curtilobum*, *S. ajanhuiri* и другие, но и виды теплых субтропических равнин — *S. Millanii*, *S. Commersonii*, *S. rionegrinum*. На Памире, в Хороге, наблюдалась повышенная морозостойкость ботвы (-5 , -8) у всех исследованных видов и сортов, независимо от положения их в классификации по морозостойкости ботвы, установленной в равнинных условиях. К низким температурам оказались устойчивыми не только вегетативные органы, но и генеративные.

Повышенная морозостойкость ботвы на Западном Памире объясняется постепенной закалкой растения благодаря постепенному снижению температуры в осенние месяцы, а также высоким содержанием растворимых углеводов в результате своеобразия фотосинтеза на Памире. П. А. Баранов в ряде статей (1936, 1938, 1940) отмечает значение накопления сахара для адаптационной способности интродуцированных растений на Памире.

Нами¹ изучен углеводный обмен листьев 4 видов картофеля: *S. punae*, *S. Millanii*, *S. andigenum* v. *hederiforme*, *S. tuberosum* сорт Центифолия. Все эти виды отличаются между собой по происхождению, экологической пластичности и морозостойкости ботвы. Сорт Центифолия взят в исследование потому, что он распространен в колхозах Горного Бадахшана. Характеристика этих видов приводится в табл. 5.

Таблица 5

Название	Экологическая характеристика
<i>S. punae</i>	Высокогорный дикий. В Перу и Боливии произрастает на высоте 4000—4500 м. В Ленинграде влаголюбивый и высокоморозостойкий, выдерживает -8 , -10 , а на Памире и более низкие температуры, предел не отмечен.
<i>S. Millanii</i>	Равнинный из жаркой тропической Аргентины. Дикая, засухоустойчивый, высокоморозостойкий. В Ленинграде выдерживает -8 , -10 , на Памире более низкие температуры, предел не отмечен.
<i>S. andigenum</i> v. <i>hederiforme</i>	Горный культурный. В Колумбии возделывается на высоте от 2000 до 3000 м. В Ленинграде экологически пластичный. Ботва выдерживает не ниже -2 , -3 , на Памире -8 , -10 .
<i>S. tuberosum</i> сорт Центифолия	Влаголюбивый сорт, ботва в равнинных районах погибает при $-1,5$, на Памире выдерживает -6 — 8 .

Данные табл. 6, в которой приводится содержание сахаров в листьях картофеля, показывают, что у всех видов повышенное содержание растворимых углеводов, а образование крахмала слабое. Особый интерес представляет то, что равнинные *S. Millanii* и сорт Центифолия содержат значительно больше растворимых углеводов, чем горные *S. punae* и *S. andigenum* v. *hederiforme*. Для сорта Центифолия, кроме того, характерно и более высокое, чем у других видов, содержание крахмала. Эта особенность сорта связана с длительностью культуры его (с 1934 г.) в условиях горного климата Памира. Центифолия более акклиматизированное растение, чем другие исследованные в этом отношении виды, которые были завезены лишь в 1940 г. У высокогорного высокоморозостойкого *S. punae* наблюдалось низкое содержание моносахаров, а у горного маломорозостойкого *S. andigenum* v. *hederiforme* — низкое содержание сахарозы. Но для морозостойкости не имеет значения преобладание сахарозы над моносахарами, или наоборот, так как моносахара и сахароза обладают одинаковым водоудерживающим свойством.

¹ Анализы проведены О. В. Заленским и О. А. Семихатовой.

Таблица 6
Содержание сахаров в листьях картофеля в % к абсолютно сухому весу

Срок взятия пробы	Моноза	Сахароза	Мальтозная фракция	Крахмал	Сумма растворимых сахаров	Общая сумма сахаров
14 октября	<i>S. pinnae</i>					
8 ч.	5,45	6,41	1,24	0,48	13,10	13,58
11 ч.	—	—	—	—	—	—
14 ч.	5,52	8,76	2,97	0,86	17,25	18,11
17 ч.	4,85	7,60	3,50	0,95	15,96	16,91
14 октября	<i>S. Millanii</i>					
8 ч.	10,39	5,60	3,95	0,46	19,94	20,40
11 ч.	11,91	7,31	1,64	0,55	20,86	21,41
14 ч.	9,80	7,62	2,62	1,06	20,04	21,00
17 ч.	9,85	5,59	2,29	0,64	17,73	18,37
14 октября	<i>S. andigenum v. hederiforme</i>					
8 ч.	7,13	4,20	2,77	0,85	14,10	14,95
11 ч.	7,13	4,20	2,77	0,85	14,10	14,95
14 ч.	7,45	4,42	2,50	0,50	14,37	14,87
17 ч.	7,33	4,57	2,73	0,50	14,63	15,13
14 октября	<i>S. tuberosum</i> сорт Центифоллия					
8 ч.	10,58	5,28	4,21	2,09	20,07	22,16
11 ч.	10,36	6,76	3,09	3,81	20,21	24,02
14 ч.	9,98	6,18	3,09	1,82	19,25	20,37
17 ч.	9,06	7,04	3,26	2,46	19,36	21,82

Равнинные виды, приспособившись к высокогорным условиям Памира, резко увеличивают содержание растворимых углеводов; у высокогорных видов такой реакции на условия горного климата Памира не отмечается.

Следовательно, углеводный обмен исследованных видов картофеля отражает прежде всего влияние условий климата Памира и, повидимому, в первую очередь низких температур. Но у разных видов степень этой реакции различна в зависимости от природы каждого вида, связанной с условиями его происхождения у себя на родине, где прошел процесс формирования.

Экологическая особенность. В начале казалось, что условия Западного Памира, как самой южной области Советского Союза, отличающейся сухим континентальным климатом горной пустыни, особенно районов, расположенных ниже 2500 м, не должны благоприятствовать нормальному развитию картофельного растения, но уже в первые годы нашей работы на Памире наблюдалось расширение рамок экологической пластичности растений даже у видов, которые в Ленинграде были экологически не пластичны и страдали от сухих и теплых условий лета 1932 и 1933 гг.

Низкие ночные температуры нивелируют действие дневной жары и при правильном уходе за растениями, своевременных поливах, рыхлении, окучивании и прочих агромероприятиях способствуют устойчивости растений к высоким дневным температурам и сухости воздуха. Кроме того, по наблюдениям Василевской¹, в листовых тканях разных

¹ Цитировано по статье П. А. Баранова (1940).

видов картофеля образуются капли масла, которые, как известно, играют защитную роль. При этом в растениях, выращенных из клубней памирской репродукции, т. е. у растений второго года культуры, содержание масла было увеличено почти вдвое, а на третий год культуры отмечено еще большее. В Ленинграде этот признак у исследованных видов картофеля отсутствует. Следовательно, накопление масла в листьях картофеля на Памире является несомненно новым и приспособительным признаком.

На Западном Памире было исследовано 52 вида, являющихся представителями 14 различных эколого-географических групп. Они произрастают у себя на родине в различных экологических условиях, совершенно отличных от условий Памира. Поэтому интересно проследить поведение их на Памире с целью установить их экологическую пластичность и этим путем. Мы лишены возможности представить весь накопленный в этом отношении материал, ограничимся лишь изложением данных по фенологии, биологии цветения (продолжительность жизни отдельных цветков и продолжительность открытия их в течение дня), степени фертильности (процент нормально выполненной пыльцы, процент образовавшихся ягод и число семян в ягоде) и урожайности (число клубней с куста, вес максимального клубня, урожай куста), которые сведены в табл. 7. В качестве примера приводим данные лишь 1941 г., когда посадка была проведена 11 мая, уборка 21—22 октября.

Из табл. 7 видно, что эколого-географические группы состоят из видов, различающихся по своему поведению.

Так, виды лаплатской группы отличаются между собой по фазам развития, биологии цветения, степени фертильности и урожайности. Короткая фаза от всходов до цветения наблюдалась у *S. Commersonii*, *S. rionegrinum*, *S. Millanii* (через 19—23 дня после появления всходов), длинная — у *S. laplaticum* и *S. Boergerii* (через 38—53 дня после всходов). У *S. Commersonii*, *S. Millanii* и *S. laplaticum* начало завязывания ягод отмечено через 10—15 дней после зацветания, а у *S. Boergerii* и *S. rionegrinum* через 30 дней.

Крайними видами по продолжительности жизни цветка являются *S. Boergerii* — 3 дня и *S. Millanii* — 8 дней, но оба вида сходны по динамике суточного движения венчика¹, который открывается в 6 часов утра, т. е. сразу же, как начинает рассветать, и закрывается после 20 часов вечера, т. е. с наступлением сумерок. У *S. Commersonii* венчик открыт с 8 до 19 часов, а у *S. laplaticum* с 8 до 17 часов, т. е. у последнего вида цветки открыты только при интенсивном освещении. Слабо фертильны *S. Millanii* и *S. Commersonii*, особенно первый вид, у которого обнаружено от 8 до 15% нормально выполненной пыльцы, незначительное число завязавшихся ягод, ягоды с единичными семенами или бессеменные, а *S. laplaticum*, *S. Boergerii* и *S. rionegrinum* отличаются, наоборот, повышенной фертильностью с обильной и хорошо выполненной пыльцой, многочисленными и многосеменными ягодами. Самым урожайным видом оказался *S. rionegrinum* (20 г) и т. д. *S. Millanii* (200 г с куста), малоурожайным *S. rionegrinum* лишь ритмом развития.

Виды пампасовых съерр отличаются лишь ритмом развития. *S. gibberulosum* сравнительно быстро взшел — через 20 дней после посадки, а *S. dolichostigma* через 35 дней, но последний вид быстро зацветает — через 7 дней после всходов, а у *S. Horovitzii* начало цветения наблюдалось лишь через 45 дней после всходов. Все виды данной группы высокофертильны, хотя у *S. dolichostigma* и *S. Horovitzii* всего лишь

¹ Наблюдения за динамикой движения венчика проводились 1 сентября 1941 г. в солнечный день.

Эколого-географические группы и подгруппы	Название вида	Дата всходов	Дата цветения	Дата ягодообразования	
VIII. Сорная Андийская	Аргентинская	<i>S. Macolae</i>	21.VI	22.VIII	7.VIII
	Южноперуанская	<i>S. aracc-papa</i>	24.VI	22.VI	7.VII
		<i>S. catarthrum</i>	30.V	24.VI	10.VII
IX. Культурная высокогорная морозостойкая	<i>S. Juzepczuckii</i>	5.VI	—	—	
	<i>S. curtilobum</i>	8.VI	29.VI	—	
X. Группа пуны высокоморозостойкая дикая	<i>S. punae</i>	27.V	8.VI	6.VII	
	<i>S. derezum</i>	26.V	8.VI	6.VII	
XI. Мексиканская высокогорная лесная морозостойкая	Неморозостойкая	<i>S. semidemissum</i>	20.V	12.VI	10.X
		<i>S. verrucosum</i>	27.V	8.VI	6.VII
XII. Мексиканская горная сорнолесная	<i>S. vallis-mexici</i>	24.V	16.VI	1.X	
	<i>S. vallis-mexici</i> v. <i>polyploideum</i>	24.V	30.VI	4.X	
	<i>S. Antipoviczii</i> v. <i>Gandarae</i>	28.V	19.VI	17.VIII	
	<i>S. ajuscoense</i>	22.V	16.VI	15.X	
XIII. Долинная мексиканская быстрорастущая	<i>S. cardiophyllum</i>	8.VI	17.VII	—	
	<i>S. coyoacanum</i>	30.VI	30.VII	—	
XIV. Северная мексиканская горная	Виды, не вошедшие в эколого-географическую классификацию	<i>S. Jamesii</i>	2.VI	30.VI	13.VII
		<i>S. mechonguense</i>	28.V	10.VI	7.VII
	<i>S. edinense</i>	8.VI	2.VII	8.IX	

30—45% цветков завязывают ягоды; но благодаря обильному цветению у обоих видов получено значительное число ягод.

Среди тихоокеанской группы особняком стоит *S. Vavilovii* по позднему цветению, длительности цветения отдельных цветков, отсутствию ягод и очень слабому клубнеобразованию. *S. Molinae* и *S. leptostigma* — с повышенной фертильностью и хорошим клубнеобразованием.

Восточноболливийская долинная группа включает близкие виды *S. phureja* и *S. chaucha*, которые характеризуются очень коротким периодом покоя клубней и ранней всхожестью. Они скудно цветут, в завитке не больше 3—5 цветков, поэтому ягоды в небольшом количестве, но все многосеменные. Оба высокоурожайны и дают крупные для примитивных видов клубни — 165—170 г.

Виды культурного картофеля южной горной боливийско-перуанской группы, являясь ранними, отличаются короткими фазами развития. Почти все они хорошо цвели и образовали ягоды, за исключением *S. chosclo*, у которого не были получены ягоды во все годы исследования. Все виды урожайны.

Для видов северной (экваторско-колумбийской) горной ранней эколого-

Таблица 7 (продолжение)

Продолжительность цветения отдельных цветков в днях	Продолжительность открывания цветков в течение дня	% нормально выполненной пыльцы	% завязавшихся ягод в соцветии	Максимальное число семян в ягоде	Максимальное число клубней с куста	Вес максимального клубня (в г)	Максимальный вес клубней с куста (в г)
4	с 5 до 20 ч.	88,1	53,1	130	9	25	100
—	с 8 до 20 ч.	87,6	—	189	6	20	35
—	с 6 до 18 ч.	98,5	—	120	2	35	50
—	—	—	—	—	7	50	100
—	—	—	—	—	21	140	560
—	с 9 до 15 ч.	97,6	—	270	14	—	—
—	с 9 до 15 ч.	96,9	—	250	16	—	—
—	с 8 до 17 ч.	46,5	—	1	1	—	—
—	с 6 до 20 ч.	83,1	—	195	12	—	—
6	с 7 до 20 ч.	11,5	—	—	23	—	—
—	с 6 до 20 ч.	76,8	—	—	5	—	—
4	с 7 до 20 ч.	70,0	10,4	91	1	—	—
—	—	43,7	—	—	—	—	—
—	—	—	—	—	5	15	30
4	с 5 до 19 ч.	45,9	—	—	4	30	55
—	с 6 до 20 ч.	68,4	25,0	—	—	15	180
—	с 6 до 20 ч.	20,5	36,1	153	5	30	45
—	с 9 до 19 ч.	51,1	—	9	12	76	245

географической группы характерны: ранняя всхожесть, хорошее цветение и хотя позднее (в середине октября), но обильное ягодообразование.

Андийская поздняя группа представлена двумя видами: диким *S. Herrerae* и культурным *S. andigenum*. Первый вид отличается скудным цветением и ягодообразованием, что наблюдалось и в 1941 г., но, как и в предыдущие годы, образует много семян, *S. andigenum* во все годы дает обильные ягоды. Оба вида высокоурожайны.

Из сорно-андийской группы поздней всхожестью и вследствие этого и более поздним цветением и ягодообразованием отличается *S. Macolae*. У *S. Macolae* цветки очень рано открываются и поздно закрываются. Все виды данной группы высокофертильны и дали клубни. В Ленинграде они стерильны и не образуют клубней.

Высокогорная морозостойкая группа включает два культурных вида: *S. Juzepczuckii* и *S. curtilobum*. Первый стерилен во все годы исследования, второй фертилен. Интересно клубнеобразование обоих видов, так как в Ленинграде они клубней не дают, особенно *S. Juzepczuckii*.

Для видов группы пуны — *S. punae*, *S. derezum* — характерна короткая фаза развития, особенно от всходов до цветения, с очень коротким

периодом открытия венчика, всего в течение 6 часов. Цветок открыт только при интенсивном освещении, когда солнце в зените или близко к зениту. Интересно также и клубнеобразование, так как в Ленинграде они клубней в открытом грунте не завязывают.

Различно поведение обоих видов мексиканской высокогорной лесной группы — *S. verrucosum* и *S. semidemissum* по биологии цветения, фертильности и клубнеобразованию. У *S. semidemissum* поздно завязываются ягоды, в большинстве случаев они бессеменные или с незначительным числом семян, а *S. verrucosum*, наоборот, образует многочисленные многосеменные ягоды.

Дикие картофели мексиканской горной сорно-лесной группы отличаются между собой в основном различной степенью фертильности. *S. vallis-mexici* отличается незначительным содержанием нормально выполненной пыльцы, поздним ягодообразованием и значительным числом ягод, некоторые содержат единичные семена, большинство же бессеменные. *S. Antipoviczii* и *S. ajuscoense* — высокофертильные виды. У всех видов — скудное клубнеобразование, но в равнинных районах они совершенно не образуют клубней.

Долинная мексиканская группа представлена двумя близкими видами: *S. coyoacanum* и *S. cardiophyllum*. Оба вида во все годы исследования не давали ягод из-за опадания бутонов и цветков, но отличались хорошим клубнеобразованием.

Северомексиканская горная группа представлена одним видом *S. Jamesii*, который на Памире дает обильное ягодообразование, но только незначительное число ягод бывает с семенами, и отличается обильным клубнеобразованием.

Известно, что растения, устойчивые к засушливым условиям, характеризуются высоким осмотическим давлением. Казалось бы, что и в данном случае наиболее выносливые виды должны отличаться более высокими показателями сосущей силы корней. И действительно, у диких видов мы такую закономерность наблюдали, т. е. экологически пластичные виды, как *S. vallis-mexici*, *S. maglia*, *S. Jamesii* и *S. Commersonii* отличаются довольно высокой сосущей силой корней — от 15,5 до 17,2 атм., а влаголюбивые, как *S. punae*, *S. aracc-papa* и *S. semidemissum* дали низкие показатели по сравнению с другими видами — от 11,8 до 13,5 атм.¹ У культурных видов мы такой закономерности не обнаружили. Исследованные три вида характеризуются очень высокой сосущей силой — от 22,5 до 26,7 атм., включая и *S. phureja*, который отнесен нами в условиях Ленинграда к влаголюбивым видам. Повидимому, эта особенность для культурных видов является одной из приспособительных к засушливым условиям Памира и служит причиной расширения их экологической пластичности на Памире, на которую мы указывали выше.

Данные, приведенные в табл. 8, показывают, что интенсивность сосущей силы корней различных видов является также видовым признаком в конкретных условиях Памира и не зависит от положения их в эколого-географической классификации.

Виды одной и той же эколого-географической группы часто резко отличаются и по данному признаку. Так, например, в пределах лаплатской группы у *S. rionegrinum* осмотическое давление определяется в 19,1 атм., а у *S. Millanii* в 15,5 атм.; среди сорно-андийской группы у *S. Macolae* оно определяется в 14,8 атм., а у *S. aracc-papa* — 11,8 атм. и т. д. И, на-

¹ Определение сосущей силы корней проведено по нашей просьбе В. Н. Свешниковой.

оборот, виды различных эколого-географических групп характеризуются одинаковой сосущей силой корней: у *S. Millanii* (лаплатская группа), у *S. maglia* и *S. Molinae* (тихоокеанская чилийская сухая и чилийская влажная), *S. dolichostigma* (пампасовых съерр) и *S. vallis-mexici* (мексиканской горной лесной) сосущая сила составляет 15,5—15,8 атм.; у *S. phureja* (восточноевропейская) и у *S. caniarensis* (северная горная — эквадорско-колумбийская) сосущая сила также одинакова — 22,5 атм. (табл. 8).

Таблица 8

Сосущая сила корней различных видов картофеля

Эколого-географические группы	Виды	Сосущая сила (в атм.)
Лаплатская	<i>S. Commersonii</i>	17,2
»	<i>S. rionegrinum</i>	19,1
»	<i>S. Millanii</i>	15,5
Пампасовых съерр	<i>S. dolichostigma</i>	15,8
Тихоокеанская чилийская влажная	<i>S. Molinae</i>	15,8
Тихоокеанская чилийская сухая .	<i>S. maglia</i>	15,5
»	<i>S. pamiricum</i>	16,9
Восточноевропейская долинная .	<i>S. phureja</i>	22,5
Северная (эквадорская) горная ранняя	<i>S. caniarensis</i>	22,5
Андийская поздняя	<i>S. andigenum</i> v. <i>hederiforme</i>	26,7
Сорно-андийская	<i>S. Macolae</i>	14,8
»	<i>S. aracc-papa</i>	11,8
Высокогорная морозостойкая . . .	<i>S. curtilobum</i>	11,8
Пуны, высокоморозостойкая	<i>S. punae</i>	13,5
Мексиканская высокогорная лесная	<i>S. semidemissum</i>	12,2
Мексиканская горная сорно-лесная	<i>S. vallis-mexici</i>	15,5
»	<i>S. vallis-mexici</i> v. <i>polyploideum</i>	19,1
Северная мексиканская	<i>S. Jamesii</i>	16,9

Следовательно, и в данном случае положение вида в эколого-географической системе не обуславливает поведения их на Памире. Часто виды одной и той же эколого-географической группы ведут себя по-разному. Поведение их зависит от их наследственной основы, сформировавшейся под влиянием условий произрастания их на родине, и от развития приспособительных к новым для них условиям Памира особенностей.

Клубнеобразование и урожайность. Как указывалось выше, южноамериканские виды картофеля по клубнеобразованию являются в основном растениями короткого дня. Короткий день Памира и служит одной из причин клубнеобразования у многих видов, не образующих клубней в естественных условиях Ленинграда.

Все исследованные дикие виды совершенно не образуют клубней в открытом грунте в Ленинграде, если не считать чилийских видов *S. leptostigma* и *S. Molinae*, у которых в особо благоприятные годы в условиях длинного дня были получены у первого вида 90 г, а у второго до 240 г с куста. На Памире оба вида во все годы были довольно урожайны, особенно в 1937 г.: у *S. leptostigma* получено по 400 г, *S. Molinae* — 840 г, *S. Herrerae* — 580 г, *S. edinense* — 300 г, *S. gibberulosum* — 200 г с куста и т. д. Кроме того, на Памире наблюдалось обильное клубнеобразование: у *S. Jamesii* до 240 клубней с куста, особенно в 1940 г., у *S. maglia* — до 125 клубней, *S. dolichostigma* 98 клубней с куста.

Примитивные виды культурного картофеля в естественных условиях Ленинграда характеризуются очень посредственным клубнеобразованием,

а часто вообще не дают клубней. Но в особо благоприятные годы были получены следующие урожаи: у *S. phureja* — 300—400 г, *S. Rybinii* — до 500 г, *S. caniarensis* и *S. cuencanum* до 400 г с куста и т. д. В Хиби-нах, где день более длинный, чем в Ленинграде, урожай был еще более низким.

В Хороге с 1935 по 1941 г. у всех исследованных примитивных видов культурного картофеля получены хорошие клубни, и некоторые оказались высокоурожайными: *S. Rybinii*—1230 г (1935 г.), *S. mamilliferum*—1300 г (1935 г.), *S. phureja* — 850 г (1936 г.), *S. stenotomum* — 930 г (1941 г.), *S. curtilobum* — 1050 г (1941 г.), *S. caniarensis* — 1150 г (1941 г.), *S. riobambense* — 1125 г с куста (1941 г.) (табл. 9). В прилагаемой таблице мы приводим и данные о весе максимального клубня и содержании крахмала в сравнении с Ленинградом. Урожай растений из клубней ленинградской репродукции, привезенные из Ленинграда в 1935, 1936 и 1940 гг., были ниже во всех случаях, чем при выращивании их из клубней памирской репродукции. По крахмалистости клубней *S. mamilliferum*, *S. tenuifilamentum*, *S. ajanhuiri*, *S. Rybinii* в Хороге уступают этим видам в Ленинграде. У остальных видов наблюдалось одинаковое содержание крахмала в Ленинграде и в Хороге.

Таблица 9

Урожай примитивных видов культурного картофеля

Название вида	Урожай куста в Хороге (в г)					Вес максимального клубня (в г)	Содержание крахмала (в %)			
	Средний из 5 кустов						Хорог	Ленинград		
	1935 г.	1936 г.	1937 г.	1940 г.	1941 г.				Хорог	Ленинград
<i>S. phureja</i>	—	—	604	297	453	850	240	70	10—13,5	10,0—12,0
<i>S. stenotomum</i>	—	140	512	433	469	930	150	50	11—15	8,0—22,0
<i>S. gonioalax</i>	340	364	324	—	—	450	70	30	14,0	—
<i>S. chocclo</i>	—	210	250	100	562	750	190	—	15,0	15,0
<i>S. mamilliferum</i>	295	398	650	175	478	1300	195	80	11,0—14,0	18,5
<i>S. tenuifilamentum</i>	80	145	400	255	600	865	160	—	11,5—14,0	18,0
<i>S. ajanhuiri</i>	75	318	372	—	—	550	120	—	14,0	16,0—18,0
<i>S. curtilobum</i>	170	620	577	380	980	1050	140	30	10,0—12,0	13,0
<i>S. Juzepczuckii</i>	—	65	101	—	130	170	60	—	—	—
<i>S. caniarensis</i>	—	—	431	426	713	1150	250	—	10,0—14,0	12,0
<i>S. cuencanum</i>	—	—	331	188	210	635	80	—	11,0—12,0	12,0
<i>S. Rybinii</i>	568	820	—	—	—	1230	60	40	12,0	14,0
<i>S. chaucha</i>	150	195	265	250	586	800	170	—	10,0—11,0	—
<i>S. Macmillanii</i>	—	—	—	470	660	770	170	—	11,0—15,0	—
<i>S. riobambense</i>	—	—	—	974	540	1125	120	—	10,0—14,0	—
<i>S. Kesselbrennerii</i>	—	—	—	—	371	620	65	—	10,0	—

То же относится и к полиморфному *S. andigenum*, урожайность которого учитывалась у 328 образцов: из Мексики и Гватемалы — 10, Колумбии — 43, Эквадора — 21, центрального Перу — 38, южного Перу — 90, Боливии — 126.

S. andigenum в Ленинграде характеризуется посредственным клубнеобразованием или отсутствием клубней. В Хороге все формы и разновидности образовали клубни, а некоторые оказались высокоурожайными.

Если мы в первые два года выделяли колумбийские формы как более урожайные и лучше развивающиеся на Памире, то в 1937 г. многие

перуанские и боливийские формы не уступали колумбийским. Урожай их в 1937 г. был выше урожая предыдущих лет (табл. 10). Такое улучшение состояния растений по мере давности культивирования их на Памире указывает на адаптацию его к условиям Памира. Последнее подтверждается и высокими урожаями, которые являются рекордными в СССР для данного вида. В Ленинграде максимальный урожай в более благоприятные годы (1929 и 1937) не превышал 675 г с куста, в Майкопе — 290 г, в Хибианах — 108 г. В Хороге были получены у разных форм и более крупные клубни, чем в Ленинграде. Для иллюстрации в табл. 10 приводим данные об урожайности некоторых форм данного вида. У чилийского культурного картофеля *S. tuberosum* L. (исследовано 42 формы), высоко-

Таблица 10

Урожайность различных форм *S. andigenum*

Происхождение и название формы и разновидности	Урожай (в г)							Вес максимального клубня (в г)		Содержание крахмала в Хороге (в %)
	Средний вес куста в Хороге			Максимальный вес куста				Хорог	Ленинград	
	1935 г.	1936 г.	1937 г.	Хорог	Ленинград	Шунтун	Хибины			
Мексика <i>tolucanum</i>	290	766	708	920	400	50	—	70	—	14,0
Гватемала <i>guatemalense</i>	110	314	680	800	90	—	—	165	—	12,5
Колумбия <i>tolucanum</i>	350	1012	855	1220	675	120	108	220	60	15,0
<i>lilacino,lorum</i>	435	1270	976	1400	85	—	—	270	50	13,5
<i>rosada</i>	1045	910	975	1250	200	—	—	270	60	14,0
<i>usme</i>	550	898	996	1300	500	150	—	140	—	12,0
<i>hederiforme</i>	365	462	1042	1270	630	290	4	400	80	13,5
Эквадор <i>leonense</i>	470	1336	2000	—	—	—	—	—	—	14,5
<i>pichinchuense</i>	—	270	510	—	—	—	—	—	—	12,0
Центральное Перу <i>typicum</i>	—	—	1180	—	—	—	—	—	—	18,0
<i>recurvoacuminatum</i>	125	285	612	—	—	—	—	—	—	10,0
<i>jana-mata</i>	580	666	1104	—	—	—	—	—	—	13,0
<i>huasense</i>	225	338	812	—	—	—	—	—	—	14,0
<i>puca-mata</i>	605	500	804	—	—	—	—	—	—	10,0
<i>curao-blanca</i>	220	616	708	—	—	—	—	—	—	—
Южное Перу <i>ckello-huacotto</i>	220	670	894	—	—	—	—	—	—	12,5
<i>sunchu</i>	450	836	1198	—	—	—	—	120	50	13,5
<i>ccusi</i>	420	600	1000	—	—	—	—	—	—	12,0
<i>cuzco</i>	450	970	938	—	—	—	—	—	—	12,5
<i>lecko-umo</i>	400	600	948	—	—	—	—	—	—	14,0
Боливия <i>chiar-imilla</i>	—	305	404	—	—	—	—	80	60	14,0
<i>globosum</i>	435	480	852	—	—	—	—	185	60	14,0
<i>incrassatum</i>	133	570	554	—	—	—	—	180	50	13,0
<i>caesium</i>	123	422	735	—	—	—	—	—	—	12,5
<i>compressostygmatum</i>	135	212	940	—	—	—	—	—	—	—

урожайного в Ленинграде, Шунтуке и других районах СССР, в Хорго в 1935 и 1936 гг. наблюдалось слабое развитие ботвы и сравнительно низкий урожай. Такое явление мы объясняли сухостью воздуха и отсутствием осадков на Памире, так как в Чили сорта этого вида возделываются в условиях влажного морского климата. В 1937 г. при выращивании различных форм из клубней второго года репродукции развитие растений было хорошее и выделены высокоурожайные формы (табл. 11). В последующие годы чилийский *S. tuberosum* не был включен в наши исследования.

Таблица 11

Урожай различных форм чилийского картофеля *S. tuberosum* L.

Название формы и разновидности	Средний урожай (в г)		Максимальный урожай с куста (в г)	Вес максимального клубня (в г)	Содержание крахмала (в %)
	1936 г.	1937 г.			
<i>S. tuberosum</i> v. <i>camota</i>	147	1088	1620	570	15,0
» » f. <i>coraila</i>	132	1187	1620	170	12,0
» » v. <i>elegans</i> f. <i>guapa</i>	300	1056	1520	170	17,0
» » v. <i>elegans</i> f. <i>conicum</i>	340	1449	—	—	16,5
» » f. <i>pachaconia</i>	557	1138	1720	260	15,5
» » f. <i>pirihuana</i>	500	1044	1220	170	15,0
» » f. <i>araucana</i>	—	1072	1150	190	16,0
» » f. <i>thalassinum</i>	—	1187	1620	370	14,5
» » f. <i>roseum</i>	—	1300	1350	160	—
» » f. <i>latum</i>	—	1400	2050	200	13,5
» » f. <i>conicum</i>	—	1428	1800	300	16,5

У селекционных сортов европейского *S. tuberosum* L. в 1935—1937 гг. также наблюдалось повышение урожайности, особенно в 1937 г., из клубней второго года репродукции. В 1940 и 1941 гг. было завезено на Памир много новых сортов, преимущественно ракоустойчивых. В табл. 12 приведены данные по урожайности и крахмалистости наиболее перспективных в то время сортов.

Таблица 12

Урожайность сортов европейского *S. tuberosum* L.

Название сорта	Средний урожай с 5 кустов (в г)				Вес максимального клубня (1935—1941) (в г)	Содержание крахмала (в %)
	1935 г.	1936 г.	1937 г.	1941 г.		
Центифолия	3400	3500	3400	4500	2200	16,0—18,0
Корневский	2115	2500	2900	1900	—	17,0
Грэтскот	1380	1800	1950	—	—	20,0
Альма	1220	2500	2400	—	—	18,5
Мажестик	—	—	1900	—	220	15,5
Смысловский	—	—	2013	—	—	14,0
Глэдстон	—	—	1875	1490	380	14,0
Розафолия	—	—	1390	1600	350	14,5

Высокоурожайными в Хорго оказались и межвидовые гибриды различных комбинаций, включая и не образующие клубни в естественных условиях длинного дня Ленинграда.

Низкие ночные температуры, при условии искусственного орошения, своевременного рыхления и пр., повышают породность клубней. Своеобразие фотосинтеза, заключающееся в высокой ассимиляции и замедленной диссимиляции вследствие низких ночных температур, приводит к накоплению сухого вещества, а следовательно, к высоким урожаям корне- и клубнеплодов. В колхозах Западного Памира картофель выращивается к тому же и при более высоком агротехническом фоне, который приводит к рекордным урожаям. Бригадир колхоза им. Кирова Шугнанского района Мирзонаботов Худоназар с 1938 по 1941 г. получал урожай 600—800 ц/га, а с 1942 г. получает 1000 ц и больше с гектара. Урожай куста в 1942 и 1943 гг. достигал 13,5 кг, а вес самого крупного клубня — 4,5 кг, что является мировым рекордом.

Содержание аскорбиновой кислоты. Исследование Костенко (1943) содержания аскорбиновой кислоты в клубнях нескольких видов картофеля обнаружило различие их и по данному признаку (табл. 13).

Таблица 13

Содержание витамина С у некоторых видов картофеля и у других культур

Название культуры	Содержание витамина С в мг %
<i>S. curtilobum</i>	13,0
<i>S. phureja</i>	27,5
<i>S. Commersonii</i>	24,0
<i>S. Jamesii</i>	32,0
Сорт Центифолия	37,0
» Эдельгард	25,0
Смородина черная	32,0
Помидор сорт Буденновка	20,0
Пихт сушеный (тутовая мука)	21,0
Грецкий орех (сырой)	14,0

Интересно отметить, что дикий мексиканский вид — *S. Jamesii* по содержанию витамина С равен черной смородине, а сорт Центифолия превосходит черную смородину. Сорт Эдельгард и уругвайский дикий *S. Commersonii* характеризуются большим содержанием витамина С, чем помидор сорта Буденновка.

Следует особо отметить высокое содержание аскорбиновой кислоты у исследованных на Памире видов картофеля по сравнению с данными по Ленинграду, где самые высокие показатели не превышают 22 мг %.

* * *

Таким образом, комплекс своеобразных условий климата Памира — исключительная сухость воздуха, низкая ночная температура, высокая интенсивность солнечной радиации с большим содержанием ультрафиолетовых, красных и инфракрасных лучей спектра — приводит к развитию у новых для Памира видов картофеля приспособительных особенностей и к перестройке растительного организма. Благодаря этому приспособлению наблюдалось хорошее развитие картофельного растения. Отмечено

обильное цветение у всех исследованных видов, даже и у тех, которые в равнинных районах в сухих и теплых местностях плохо цветут или совершенно не цветут; обильное ягодообразование у многих видов, включая и те, которые в равнинных районах слабо фертильны или стерильны; повышенная засухоустойчивость даже у видов, которые плохо переносили теплое и сухое лето 1932 и 1933 гг. в Ленинграде, повышенная морозостойкость ботвы — до -5 , -6° и даже -8° у видов, которые в равнинных районах погибают при $-1,5$, -2° ; повышенная урожайность и крупные клубни даже у тех видов, которые в Ленинграде не образуют клубней или характеризуются посредственным клубнеобразованием.

Вышеуказанное позволило нам еще в первые годы (1935—1936) наших исследований на Памире широко развернуть работу по внедрению культуры сортового картофеля на колхозные поля горных районов Западного Памира. До 1935 г. картофель на Памире был малоизвестной культурой и занимал по всей области не больше 2—3 га, причем посадка этого картофеля, который назывался местным хорогским сортом, была сосредоточена в основном в центре трех районов Западного Памира: Шугнана — в Хороге, Рушана — в Кала-и-Вамаре и Ваича — в Рохарве. Большинство же памирского населения, особенно отдаленных от Хорога кишлаков, совершенно не имело представления не только о значимости и ценности данной культуры, но даже и о ее существовании.

В настоящее время, благодаря исключительному вниманию и помощи партийных и советских организаций Таджикской республики и Горно-Бадахшанской автономной области сортовой картофель стал одной из распространенных культур на колхозных полях и любимым продуктом питания населения на Памире. Культура картофеля на Памире доходит до 3400—3500 м над ур. м., давая и на этой высоте хозяйственно ценные урожаи.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Энгельс писал, что «раздражение протоплазмы и реакция протоплазмы имеются налицо всюду, где есть живая протоплазма. А так как протоплазма, благодаря действию медленно изменяющихся раздражений, подвергается таким же изменениям, — иначе она бы погибла, — то ко всем органическим телам необходимо применить одно и то же выражение, а именно «приспособление»¹.

В своей работе «Диалектика природы» Энгельс писал: «...теория развития показывает, как, начиная с простой клетки, каждый шаг вперед до наисложнейшего растения, с одной стороны, и до человека — с другой, совершается через постоянную борьбу наследственности и приспособления»².

Материалистическое учение И. В. Мичурина (1948) и Т. Д. Лысенко (1948) доказывает, что смена условий выращивания ведет к перестройке расщепленного организма, к его изменениям и новообразованиям. При этом растения в процессе перестройки часто, по образному выражению Тимирязева (1948), «обращают на пользу растения действие тех самых сил, с которыми оно ведет борьбу».

Все это наглядно подтверждается изложенными в статье фактами приспособления разных видов картофеля с различной наследственной основой при выращивании в новых для них районах, как Ленинград и Хорог.

¹ Ф. Энгельс, Анти-Дюринг. 1950, стр. 321.

² Ф. Энгельс. Диалектика природы. 1949, стр. 166.

Различие изученных образцов картофеля по интенсивности транспирации, по строению корневой системы и другим анатомическим и морфологическим признакам представляет интерес и с точки зрения дифференциации видов. Эти особенности появлялись в процессе эволюции как на их родине, так и в результате приспособления к условиям Ленинграда или Хорога, резко отличным от условий родины исследованных видов.

Виды картофеля, отнесенные к экологически пластичным, благодаря развитию корневой системы с корнями, идущими вглубь, развитию механического кольца в стебле, повышенной интенсивности транспирации и пр., легко переносили засушливый период лета 1932—1933 гг. в Ленинграде и легко оправлялись при наступлении дождливого периода. Они поэтому обладают и большей способностью к перестройке своей наследственной основы в новых условиях выращивания. На «полезную роль подвергается слишком сильному нагреванию лучами», и на значение корневой системы «для растений местностей, страдающих от недостатка влаги», обращал внимание К. А. Тимирязев (1948), указывая, что «растения обеспечивают себе доступ к более глубоким запасам воды в почве посредством развития глубоко идущих корней». Виды картофеля, не обладающие этой способностью приспособления, страдали в указанные годы в Ленинграде.

На Памире наблюдались факты, когда впервые завезенные виды картофеля вступали в противоречие с условиями своеобразного высокогорного пустынного климата. Вопреки установленным разными исследователями оптимальным условиям цветения и ягодообразования у картофеля, — длинный день и морской влажный климат, — на Памире, в условиях, наоборот, короткого дня и сухого пустынного климата, также было обнаружено у разных видов хорошее цветение и плодоношение. Низкие температуры, ниже -1 , -2° для большинства исследованных видов в равнинных районах губительны, на Памире эти же виды выдерживали и более низкие температуры. Растения, страдавшие в Ленинграде даже в сравнительно короткий период засухи 1932 и 1933 гг., хорошо развивались и росли в пустынных сухих условиях Памира.

В результате противоречия между наследственностью растения и средой на Памире происходила перестройка растительного организма и развивались новые признаки и физиологические особенности, отсутствующие у этих же видов при выращивании их в Ленинграде. Эта активная перестройка организма вызвана приспособлением его к новым для него условиям пустынного высокогорья. Так, накопление растворимых углеводов в результате своеобразия фотосинтеза приводило к обильному цветению, ягодообразованию и повышенной морозостойкости. Образование масла в листьях и повышенная сочная сила корней способствовали засухоустойчивости. Накопление сухого вещества благодаря усиленной ассимиляции и пониженной диссимиляции приводило к высоким урожаям и повышенному содержанию аскорбиновой кислоты.

Благодаря такой перестройке растительного организма, факторы климата Памира, которые в равнинных районах считаются неблагоприятными, становятся благоприятствующими росту и развитию картофельного растения. Доказательством этого являются рекордные урожаи картофеля в колхозах Памира и продвижение этой культуры до большой высоты — 3400—3500 м, с получением хозяйственно ценных урожаев. Эта высота возделывания картофеля на Памире является наибольшей не только для СССР, но и для зарубежных стран Европы, Африки и большинства стран Азии, где вертикальная граница возделывания картофеля

проходит гораздо ниже. Более высокие пределы культуры картофеля, чем на Памире, известны в горах юго-западного Китая — 3800 м и в нагорье Центральной Азии (Тибет, северо-западные и центральные Гималаи) — 4500 м, а также в тропической Америке: Колумбии — 3700 м, Перу — 4400 м, Боливии — 4200 м. Но данные по перечисленным странам Южной Америки не могут быть сравнимы с Памиром не только потому, что эти страны расположены в тропическом поясе, но также и потому, что высотные пределы картофеля в Андах представлены не селекционными сортами *S. tuberosum*, а дикими видами — *S. punae*, *S. Schreiterii*, *S. deperum*, или культурными *S. Juzepczukii*, *S. curtilobum* и пр. Нагорье же Центральной Азии и горы юго-западного Китая отличаются более южным положением, чем Памир. Указанная современная высота возделывания картофеля на Памире, конечно, не является предельной границей. Применяв активные методы при создании новых сортов на Памире и соответствующую передовую агротехнику, эту границу хозяйственно ценных урожаев можно продвинуть еще выше. Доказательством этого является наблюдаемое нами клубнеобразование у разных образцов картофеля на Восточном Памире на высоте 3700—3860 м — в Булункуле и в Чечекты (Перлова, 1939).

Л И Т Е Р А Т У Р А

- Баранов П. А. Акклиматизация на Памире. — «Вопросы экологии и биоценоза», 1936, вып. 3.
- Баранов П. А. Культура растений в крайних для жизни условиях высокогорного Памира. — «Яровизация», 1938, № 4—5.
- Баранов П. А. Проблема крайних условий среды в разрешении вопроса освоения новых территорий. — «Растение и среда», 1940.
- Букасов С. М. Морозостойкость у картофеля. — «Тр. по прикл. бот., сел. и генет.», 1932, вып. 11, 3.
- Букасов С. М. Картофели Южной Америки и их селекционное использование. — «Тр. по прикл. бот., сел. и генет.», 1933, прил. 58.
- Букасов С. М. Межвидовая гибридизация картофеля. — «Изв. АН СССР», биол. серия, 1938, 3.
- Букасов С. М. География эндемичных картофелей Южной Америки. — «Изв. Всес. геогр. об-ва», 1940, т. 81, вып. 2.
- Букасов С. М., Камераз А. Я. Селекция картофеля. 1948.
- Данович Н. Д., Крынкина Ф. Р. К сравнительной анатомии вегетативных органов некоторых ранних, средних и поздних сортов картофеля. — «Тр. Белор. ин-та сельск. и лесн. хоз-ва им. Ленина», 1929, т. 16, вып. I (на белорусском языке).
- Иванов Л. А. О методе определения испарения растений в естественных условиях их произрастания. — «Лесной журнал», 1918, № 48.
- Келлер Б. А., Лейсле Э. Ф. Сравнительное анатомическое исследование экологических особенностей у некоторых видов *Asperula* и *Galium*. — «Вестник опытно-дела Ср. черноз. обл.», 1922.
- Келлер Б. А., Проскуряков, Даулина. Интенсивность транспирации в экологических рядах вероник. — «Вестн. опытно. дела», 1926, вып. 1.
- Коваленко Г. М. Холодостойкие виды картофеля. — «Соц. растениеводство», 1932, № 3.
- Колкунов В. В. К вопросу о выработке выносливых к засухам рас культурных растений. I. Анатомо-физиологич. иссл. степени ксерофильности некоторых злаков. — «Изв. Киевск. политехн. ин-та», 1905, т. 5, вып. 4.
- Колкунов В. В. II. Анатомо-физиологические исследования некоторых рас свекловицы. «Изв. Киевск. политехн. ин-та», 1907, т. 7, вып. 1.
- Костенко В. Д. Содержание витамина С в культурных и диких растениях высокогорных районов Памира. — «Докл. АН СССР», 1943, 38.
- Лысенко Т. Д. Теория стадийного развития и борьба с вырождением картофеля на юге. — «Яровизация», 1935, № 2.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. 1948.
- Максимов Н. А. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивых растениях от Тимирязева до наших дней. — «Тимирязевские чтения», 1944, IV.

- Мичурин И. В. Собрание сочинений в четырех томах. 1948.
- Новиков Ф. А. Поведение различных видов и форм картофеля в засушливых условиях. — «Вестн. с.-х. науки. Овощеводство и картофель», 1940, № 4.
- Онищенко А. И. О глубине распространения корней картофеля. — «Агробиология», 1950, вып. 4.
- Перлова Р. Л. Картофель в высокогорных районах Памира. — «Докл. ВАСХНИЛ», 1939, вып. 20.
- Перлова Р. Л. Культура картофеля в горных районах Памира. — «Изв. Всесоюзн. географ. об-ва», 1940, т. 81, вып. 2.
- Перлова Р. Л. Поведение южноамериканских картофелей на Памире. — «Вестн. соц. раст-ва», 1940б, № 4.
- Прокошев С. М. Биохимия картофеля. 1947.
- Разумов В. Н. Морозостойкость некоторых видов картофеля. — «Тр. по прикл. бот., генет. и сел.», 1935, сер. III, 6.
- Райкова И. А. Климат и растительность Памира. — Тезисы докл. Памирск. конф. по с.-х. освоению Памира, 1936.
- Рыбин В. А. Результаты цитологического исследования южноамериканских культурных и диких картофелей и их значение для сельского хозяйства. — «Тр. по прикл. бот., генет. и сел.», 1933, сер. II, 3.
- Тимирязев К. А. Борьба растения с засухой. Избранные сочинения, т. II, 1948.
- Юзепчук С. В. Новые виды рода *Solanum* из группы *Tuberosum*. — «Изв. АН СССР», сер. биол., 1937, № 2.
- Юзепчук С. В. и Букасов С. М. К вопросу о происхождении картофеля. — «Тр. съезда генетиков-селекционеров», 1929—1930, т. 3.
- Gassner G. Ueber *Solanum Commersonii* und *Solanum Commersonii violet* in Uruguay. — «Ldw. Jahrb.», 1910, № 39.
- Knoch K. Klimmakunde von Südamerika. 1930.
- Weaver J. E. The ecological relation of roots. — «Carn. Inst. Publ. of Wash.», 1919, № 286.

БИОМОРФОЛОГИЯ КОРНЯ ГОРЦА ЗАБАЙКАЛЬСКОГО (*POLYGONUM DIVARICATUM* L.) И МЕТОДИКА ЕГО ИЗУЧЕНИЯ

В. М. КУЗНЕЦОВ

«Каждый орган, каждое свойство, каждый член, все внутренние и наружные части всякого организма обусловлены внешней обстановкой его существования».

И. В. Мичурин.

Горец забайкальский представляет собой многолетнее растение с очень разносторонними полезными свойствами. Оно изучалось нами пять лет в природных условиях Сибири и четыре года на экспериментальном участке Главного ботанического сада Академии Наук СССР. По нашим определениям, урожайность его достигает 60—70 т/га зеленой массы, весьма ценной для изготовления силосованного корма. Поедаемость и переваримость этого силоса экспериментально проверялась нами на животных и оказалась вполне удовлетворительной. Горец забайкальский отличается обильным плодоношением, достигающим до 40 ц/га. Зерно горца забайкальского, после некоторого изменения его качеств, может быть хорошим заменителем гречневой крупы.

Но особенно интересны в производственном и биологическом отношении корни. Они содержат 18—20% таннидов (от сухого вещества) и могут служить сырьем для добывания дубильных веществ. Вес корней этого растения в четырехлетнем возрасте, взятых из почвенного слоя глубиной около 35 см, доходит до 60 т/га, что дает возможность получить с этой площади около 4 т таннидов.

Горец забайкальский обладает еще одной очень ценной особенностью — необыкновенной способностью приспособления корневой системы, к рассмотрению которой мы и переходим.

В настоящее время существует довольно много методов изучения корневой системы; ее изучают в водных культурах, в ящиках и лизиметрах с насыпной почвой, в естественных зарослях, раскапывая корни по ходу их разветвления в почвенном покрове (траншейный метод).

Качинский (1930) предложил свой метод, состоящий в том, что окопанный столб почвы разделяется по вертикали на части в строгом соответствии с генетическими горизонтами, которые изучаются одновременно с изучением корня, что углубляет наше понимание взаимоотношений между корневой системой и почвой.

Бейдеман (1934), пользуясь методом монолитов, брала их не сразу на всю глубину, как это делал Качинский, а частями по 10 см; после очистки корни из этих монолитов высушивали, разделяли в пределах каждого горизонта на проводящие и поглощающие, затем взвешивали. Такое

дифференцированное взятие монолитов может дать более точную картину распределения массы корней по горизонтам. Культиасов (1925) при изучении корневой системы эфемеретумов Голодной степи брал более дробные части почвенного столба, последовательно снимая с него слои глубиной 5 см. Так же поступала и Советкина (1929), изучая эфемероиды Голодной степи.

Пушкарев (1926) предложил новый способ — тонких монолитов, предназначенный для изучения корневой системы посеянных растений или взятых из ценозов в природных условиях. Для взятия монолита почвенно-кально поставленный ящик с отнятой крышкой, как при взятии почвенных монолитов; затем при помощи стамесок по всей длине монолита прорезывают щель, по которой он отделяется в ненарушенном состоянии. После удаления избытка и неровностей почвы с поверхности взятого монолита на ящик накладывают крышку. При изучении корневой системы в естественных условиях берут несколько таких тонких срезов, корни каждого из них омывают и сопоставляют для получения общей картины корневой системы данного вида растения.

Метод Пушкарева довольно сложен и трудоемок и, нам думается, менее точен, чем методы других авторов.

При критической оценке перечисленных методов выяснилось, что ни одним из них без коренных изменений мы воспользоваться не могли. Из методов, применяемых при изучении корневой системы растений в природных условиях, следует считать основным метод Качинского, предназначенный для изучения взаимоотношений корня и почвенной среды, и затем метод Уивера (Weaver, 1919), служащий для изучения морфологии корня. Эти методы, как бы дополняющие друг друга, более соответствовали нашим целям, чем остальные; но и они оказались неприменимыми в том виде, как изложены авторами.

Метод Качинского сводится к следующему. Выбирают место с наиболее выравненными растениями, очерчивают квадрат, стороны которого имеют по 50 см, затем по линиям квадрата, после учета на нем стеблей, окапывают столб почвы, на который надевают ящик, как это делается при взятии монолитов. Закончив выемку монолита из верхнего горизонта, берут такие же монолиты из следующих за ним горизонтов. После этого почвенные монолиты помещают на сита для отборки корней, промывки, просушивания и взвешивания их. Полученные цифры характеризуют соотношение массы корней по отдельным горизонтам и подгорizontам. Эти соотношения, по мнению Качинского, «будут соответствовать средним данным в соотношении корней отдельных растений» (Качинский, 1925). Нам думается, что это мнение не имеет достаточных оснований: для того чтобы установить соотношение корней отдельных растений, нужно прежде всего знать число особей каждого вида, которые попадают в столб монолита. Но по массе корней едва ли можно сказать, какому количеству отдельных растений (особей) они соответствуют, так как количество стеблей, учитываемых перед выемкой монолита, далеко не всегда может совпасть с числом особей отдельных растений. Кроме того, не все особи растений, корни которых присутствуют в почвенном монолите одного горизонта, будут иметь их в другом, так как корни, пройдя один горизонт, при дальнейшем углублении могут отклониться от вертикали и уйти за пределы взятого монолита и, наоборот, в его толщу на какой-то глубине могут включиться корни соседних участков. Таким образом, действительные средние данные в соотношении корней отдельных растений монолита, повидимому, будут иными, чем средние данные по методу Качинского.

Мы считаем, что для получения данных, характеризующих соотношение массы корней по отдельным горизонтам, недостаточно брать один монолит. Ведь корни, взятые при выемке монолита для изучения, должны представлять собой среднюю пробу, и, подобно тому как при изучении экологических закономерностей в развитии надземных частей мы не ограничиваемся пробой побегов, взятых в одной точке, так и при изучении закономерностей в распределении корней по горизонтам следует брать монолиты в нескольких повторностях, приурочивая их к наиболее типичным пунктам местности.

Метод, которым пользовались мы, по идее сходен с методом Качинского, дополненным траншейным методом Уивера.

Ввиду того, что корни горца забайкальского очень крупные, для исследования выбиралось одно растение (особь) из природной заросли, а для получения более точных результатов применялась шестикратная повторность. Работа начиналась с того, что примерно на метровом расстоянии от выбранного растения вырывали траншею такой глубины, чтобы она превышала глубину проникновения корней. Ширина траншеи около 1 м, длина — в зависимости от степени разветвления корневой системы в горизонтальной плоскости. Отделяя слой за слоем по траншейной стене, прилегающей к выбранному растению, мы обнажали всю корневую систему без потерь ее отдельных частей. Но если при выкопке траншеи оказывалось, что она заложена слишком близко к выбранному растению и отдельные разветвления его корней внедряются в траншейную выемку, то, отметив, как и по какому горизонту проходят эти разветвления, осторожно, пользуясь стамеской или ножом, обнажали их до траншейной стены, прилегающей к отобранному растению. Если же при выкопке траншеи встречались корневые разветвления, которые пересекали траншею, уходя за ее пределы, то эти разветвления обнажались путем дополнительной раскопки, направленной по ходу корневого разветвления в противоположную от выбранного растения сторону. Когда выкопка траншеи в длину была закончена, стамеской или ножом обнажали все корни в первом 10-сантиметровом слое отвесной стенки траншеи, затем во втором, вплоть до плоскости главного корня. По мере обнажения корни прикреплялись к отвесной стенке траншеи скобками, зарисовывались с отметкой горизонтов и фотографировались.

Хохлов (1941) и другие исследователи отмечают, что при фотографировании недостаточно ярко выделяется общий габитус корней и что мелкие корешки сливаются с фоном почвы.

Для устранения этого недостатка мы производили побелку отпрепарированной корневой системы раствором мела, что дало возможность получить очень отчетливые фотоснимки, которые являются хорошим дополнением к зарисовкам (рис. 1).

При зарисовке пользуются разными приемами; предложен особый прибор — ризограф, сконструированный Хохловым по принципу пантографа; мы же пользовались сеткой из бечевки. Начиная от поверхности, бечевку туго натягивали на отвесной стенке траншеи, сначала по горизонтальным линиям, проходящим на 20 см одна от другой, а затем по вертикальным линиям. Такую же сетку, только в уменьшенном масштабе, вычерчивали на бумаге, на которой и зарисовывалась корневая система.

Этот метод позволяет определить глубину проникновения корней и характер их ветвления в отдельных горизонтах почвы.

На разных этапах обнажения корней, от первоначального профиля, полученного при закладке траншеи, до профиля, проведенного в плоскости главного корня, может быть сделано несколько зарисовок корневой

системы. Продолжая обнажение корней в плоскости радиуса того круга, в толще которого они разрастаются, мы извлекали всю корневую систему в почти ненарушенном состоянии.

На экспериментальном участке в колхозе им. Жданова Иволгинского района Бурят-Монгольской АССР указанным методом в июле 1941 г. была исследована корневая система у 6 растений горца забайкальского, взятых из разных мест природных зарослей. Для примера опишем здесь корневую систему у растения № 5. Оно было взято на нижней части склона отрогов Хамар-Дабана с хрящеватой темнокаштановой почвой, подстилаемой плотной горнокаменной породой. Корневая система состояла из главного корня и его разветвлений (рис. 2). Главный корень до глубины 50 см имел вид неразветвленного стержня, затем от него отделилось 4 боковых корня около 2 см толщиной и до 2 м длиной, косо направленных в толщу почвенного покрова. У корневой шейки главный корень имел около 10 см в поперечнике, а после ветвления он внезапно стал почти таким же тонким, как боковые. На глубине 150 см главный корень еще раз ветвился и доходил до глубины 183 см.

Уже по общему габитусу вырытого нами корня можно составить довольно яркое представление о его морфологии, характере размещения в пространстве и некоторых особенностях абсорбционных свойств. В морфологическом отношении корень горца забайкальского характеризуется тем, что кора его на старых частях темнокоричневая, грубая, трещиноватая, шершавая, совершенно лишенная нежных корешков с волосками для всасывания. Молодые части корня, расположенные на большой глубине, покрыты более нежной корой, часто с кольцевыми морщинками, и заканчиваются небольшими разветвлениями, как бы тончайшими выростами. По общей структуре корень, несомненно, является стержневым, но более сложного строения в сравнении с корнями этого типа.

По приспособлению к добыванию воды из различных глубин Кеннон (Cannon, 1911), Свешников (1944), Бейдеман (1938) и другие исследователи разделяют корневые системы на специализированные, т. е. имеющие корни, односторонне развитые или в глубину или в горизонтальном направлении, и универсальные, имеющие хорошо развитые как главный, так и латеральные корни. Петров (1933) добавляет к этим двум типам еще промежуточный, совмещающий приспособительные признаки предыдущих типов. Растения с корневой системой универсального типа, приспособившиеся пользоваться почвенными растворами с различной глубины, имеют широкое распространение.

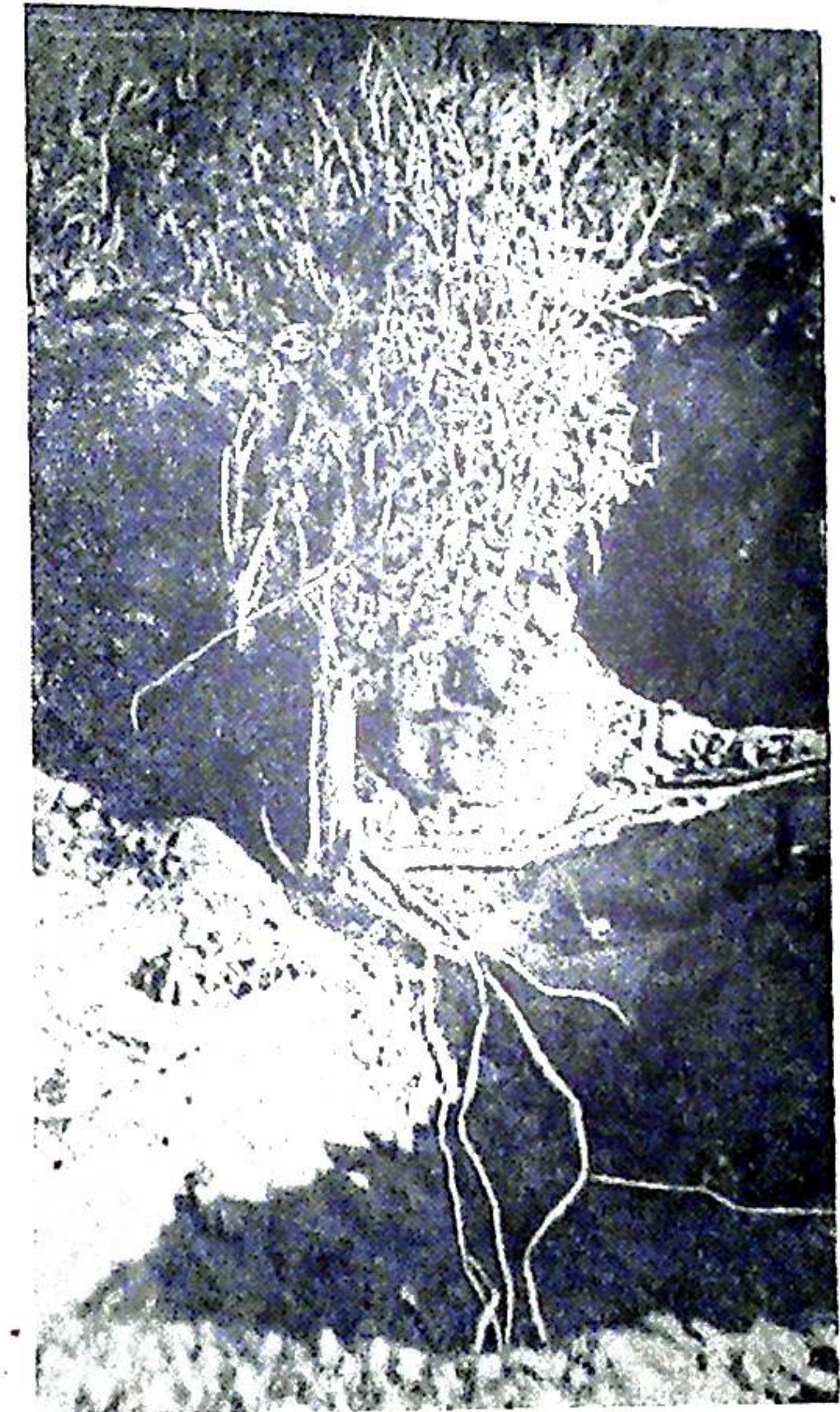


Рис. 1. Корневая система горца забайкальского

Казакевич (1928) разделяет корневые системы по их главным функциональным особенностям на типы: проводящих, усвояющих, запасающих, укрепляющих, втягивающих и способствующих размножению.

Бюсген (Büsgen, 1905) и Альтен (Alten, 1909) разделяют все корневые системы цветковых растений на интенсивные, с разветвленными нежными корнями, занимающими незначительный объем почвы, и экстенсивные, с грубыми, мало разветвленными корнями, занимающими большой объем почвы.

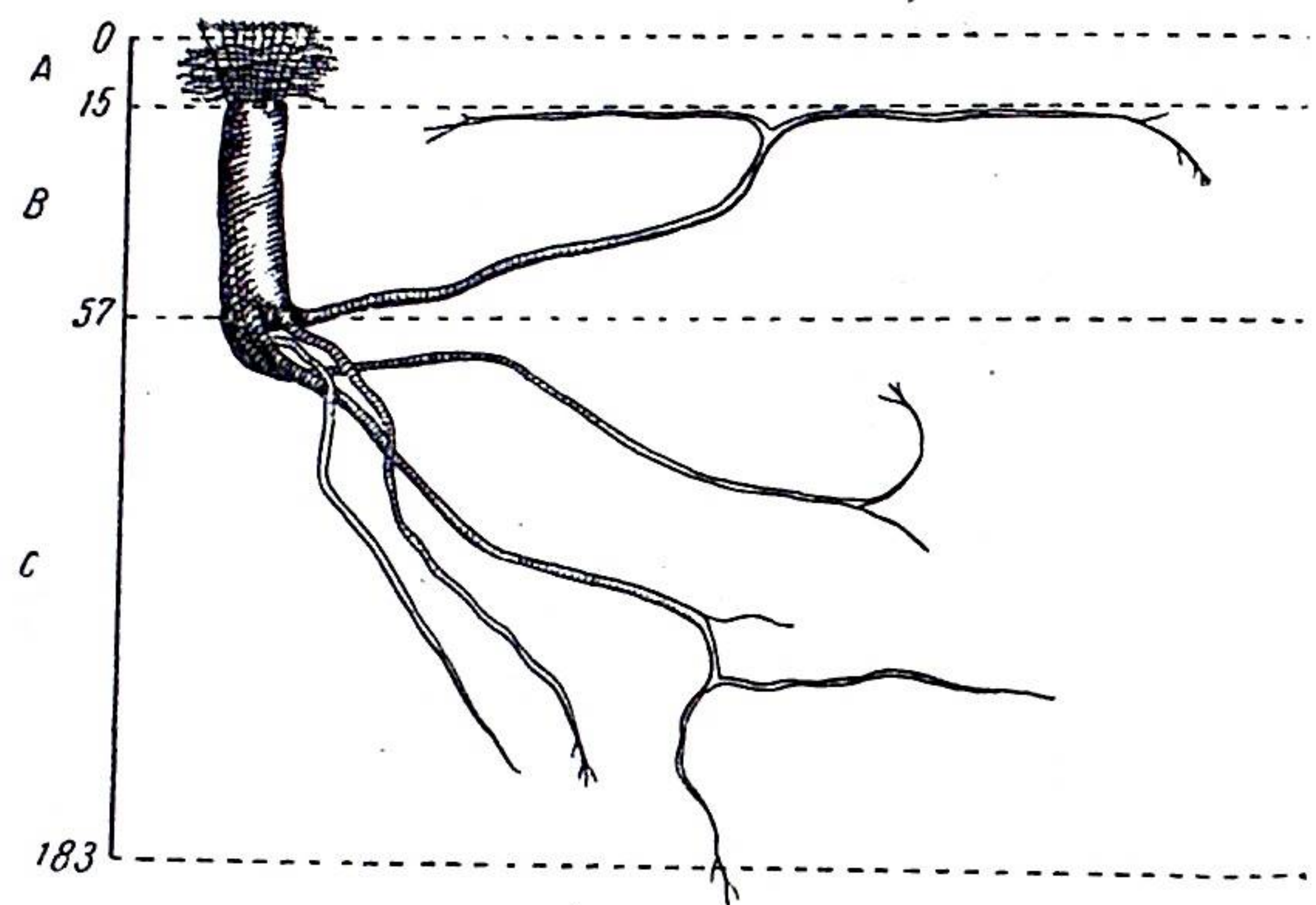


Рис. 2. Общий вид и характер ветвления корня горца забайкальского

Бейдеман (1934), углубляя сущность классификации этих авторов, вводит понятие о коэффициенте интенсивности (I), который представляет собою процентное отношение весовой разницы ($a - b$) между поглощающими и проводящими корнями к сумме их веса ($a + b$), т. е. $I = \frac{(a-b) \cdot 100}{a+b}$.

«Под интенсивной корневой системой, — говорит Бейдеман, — мы понимаем такую, которая имеет превышение поглощающих корней над проводящими и коэффициент интенсивности которой имеет положительный знак. Чем больше будет абсолютная величина коэффициента интенсивности, тем выше сила абсорбции и тем интенсивнее корневая система». Если в корневой системе проводящие корни преобладают над поглощающими, корневая система будет экстенсивной, коэффициент интенсивности ее имеет отрицательный знак. Следовательно, корневая система может быть очень большой и в то же время экстенсивной. Поэтому неправ был Чендлер (1935), когда писал, что «лучшим мерилем поглотительной способности корней является, вероятно, размер корневой системы». Поглощающая способность зависит не от размеров корня, а от массы мельчайших корешков, покрывающих его поверхность, и от притока ассимилятов, поступающих в корневую систему из надземных частей растения (Сабинин, 1934; Колосов, 1947; Астрахан, 1940).

При более детальном изучении поглотительной способности корня необходимо принять во внимание и роль микоризы в этом процессе.

Для оценки поглощающей деятельности корневой системы Красовская (1925) предлагает использовать плач растений. «Исходя из соображений, — пишет она, — что выделение пасоки есть результат нагнетательной работы суммы отдельных высасывающих воду корешков, можно думать, что чем больше имеется таких корешков, тем больше высасывающая поверхность

и тем больше будет выделяться пасоки при перерезании пенька». Нам думается, что предложение Красовской очень интересно, хотя оно применимо лишь весной, в период интенсивного движения соков.

Классификации корневых систем названных авторов основаны преимущественно на признаках приспособления корней к всасыванию. Это функциональные классификации; они углубляют наши представления о главной роли корня, но не отражают всего разнообразия корневых систем, существующих в природе. По этой классификации о корневой системе горца забайкальского можно лишь сказать, что она экстенсивная и относится к универсальному типу.

Более широкую биологическую основу классификации корневых систем дает Высоцкий (1915). Он делит растительный покров на два класса (или экологические группы): преваиды (многолетники) и ингредиенты (однолетники). Затем, положив в основу наличие или отсутствие способности растений к вегетативному размножению, он разделяет преваиды на отделы:

1. Отдел осевых, куда относятся: а) группа стержнекорневых и б) группа кистекокорневых; общим для тех и других является отсутствие способности к свободному вегетативному размножению.
2. Отдел переходных к следующему — с одной группой дерновых.
3. Отдел ползучих с двумя группами: а) образующих стеблевые побеги и б) корнеотпрысковых; группа со стеблевыми побегами разделяется на две подгруппы: с подземными побегами, или с корневищами; с надземными побегами, или плетями.
4. Отдел луковичных и клубне-луковичных.

Представители отдела низших тайнобрачных по этой классификации зачисляются в ту из вышеописанных групп, к которой они наиболее подходят по своим вегетативным свойствам.

К 5-му отделу преваидов относятся надземные многолетние ксилофоры, или кустарники и деревья.

«Между этими группами и отделами, — говорит Высоцкий, — существуют многочисленные переходные связи».

Нужно сказать, что приведенная выше классификация требует уточнения в отношении группы стержнекорневых растений, так как наряду с представителями, не способными к вегетативному размножению, в нее входят виды, которые в природных условиях размножаются главным образом вегетативно, как, например, горец забайкальский.

Кроме ознакомления с общей структурой корневой системы, габитусом и характером разветвления в почвенном покрове, изучалась экологическая связь корневой системы горца забайкальского с генетическими горизонтами. Для этого корневую систему извлекали со всеми разветвлениями последовательно из каждого горизонта отдельно, тщательно очищали от почвенных частиц, высушивали до постоянного веса и взвешивали. Раскопки производились по ходу корней, начиная от главного корня, т. е. от центра к периферии. Крупные корни выбирались по мере их обнажения, а мелкие, тоньше 1 мм, извлекались при переборке почвы, которую при снятии каждого горизонта брали небольшими порциями. Эти корни относились к группе поглощающих; более крупные считались проводящими корнями. Весовые отношения поглощающих и проводящих корней, приуроченные к определенным горизонтам почвы, показывают, насколько интенсивно проходила жизнь корня в каждом горизонте почвы.

По этому методу исследованы корни трех экземпляров горца забайкальского. Одно из таких исследований сделано 17 августа 1940 г. на опытном участке при колхозе им. Жданова Иволгинского района. Выбранный для

этого экземпляра имел 6 надземных побегов, базальные части которых, густо покрытые придаточными корнями, оказались втянутыми до 16 см ниже уровня дневной поверхности (рис. 3).

Аккумулятивно-перегнойный горизонт A_1 , мощностью 0—16 см, аллювиального происхождения, суглинистый, темносерый от примеси гумуса; верхний слой этого горизонта, имевшего неясно выраженную мелкокомковатую структуру, пронизан массой тонких, покрытых волосками придаточных корней, расположенных на базальной части побегов.

Горизонт A_2 — глинистый, хрящеватый, с меньшим содержанием гумуса и признаками выщелачивания. В этом горизонте расположена верхняя, наиболее мощная часть главного корня, к которой прикрепляются надземные побеги.

Горизонт B_1 по своей структуре и общему облику сходен с горизонтом A_2 , но более плотный и грубый от примеси камней, которые затрудняют продвижение корней по толще почвенного покрова, вызывая асимметричное расположение разветвлений по отношению к оси главного корня. На усиленное ветвление корней и одностороннее их расположение от наталкивания на препятствия в виде камней и плотного грунта указывают и другие исследователи (Иванов, 1931; Гурский, 1928—1929, и др.).

Горизонт B_2 , являющийся продолжением выщележащего горизонта, отличается более значительным количеством вымытых почвенных частиц, несколько сцементированных осажденными новообразованиями.

Горизонт C — грубохрящеватый, с примесью камней, образующих иногда настолько плотные скопления, что корни могут продвигаться только по щелям между ними, вследствие чего становятся часто искривленными, на изгибах разветвленными и сплюснутыми.

Общая картина распределения массы корней горца забайкальского по этим горизонтам и количественные соотношения между поглощающими и проводящими корнями в каждом горизонте могут быть иллюстрированы следующими данными (см. табл. 1).

Выявляется резкая разница в распределении по горизонтам поглощающих корней: в аккумулятивно-перегнойном горизонте они составляют 100% от веса общей массы корней; в горизонте A_2 , где расположена наиболее старая часть корня, покрытая пробковой корой, их вовсе не имеется; в нижних горизонтах они вновь появляются, постепенно нарастая в своем количестве по мере углубления корневой системы, но в общем они и здесь составляют незначительный процент, обуславливая коэффициент

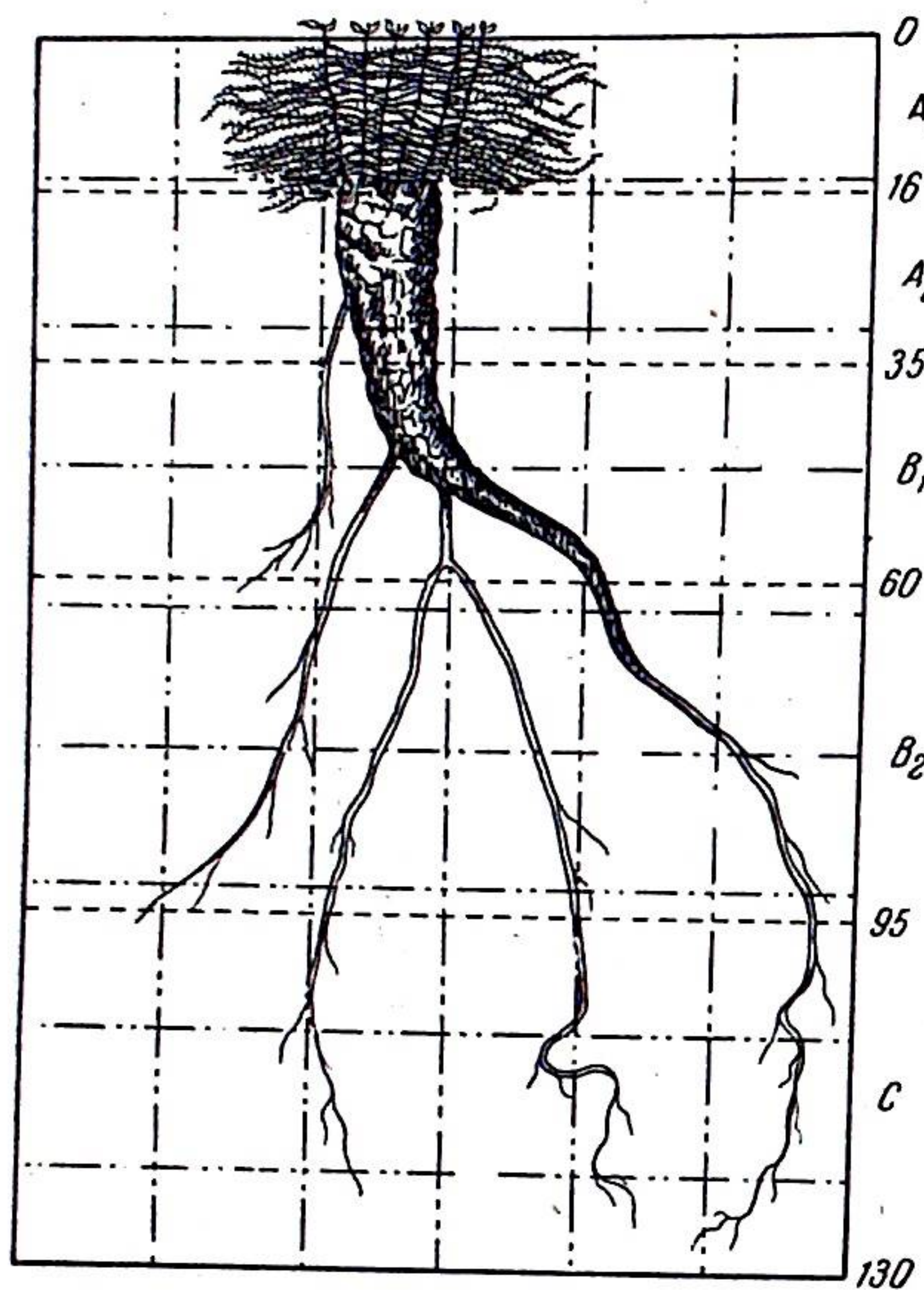


Рис. 3. Размещение корневой системы горца забайкальского по горизонтам почвенного покрова (зарисован по сетке на отвесной стенке траншеи).

Таблица 1
Распределение массы корней горца забайкальского по горизонтам почвы

Названия горизонтов	Глубина залегания горизонтов (в см)	Количество корней (в г)			Количество корней (в %)		
		проводящих	поглощающих	всего	проводящих	поглощающих	всего
A_1	0—16	0	91	91	0	100	100
A_2	16—35	242	0	242	100	0	100
B_1	35—60	134	6	140	95,7	4,3	100
B_2	60—95	117	10	127	92,02	7,98	100
C	95—130	64	16	80	80	20	100
		557	123	680			

интенсивности корневой системы с отрицательным знаком (—63,8). Хотя огромная по своим размерам корневая система горца забайкальского и проникает на большую глубину почвенных и подпочвенных слоев, все же главные и наиболее деятельные части этого органа размещаются ближе к поверхности почвы, в ее аккумулятивно-перегнойном горизонте, где более интенсивно совершаются биологические и физико-химические процессы, связанные с накоплением питательных веществ, а в соответствии с этим и более резко выявляются адаптивные свойства корня для их использования. Здесь, в поверхностных горизонтах почвы, сосредоточены придаточные корни базальной части надземных побегов горца забайкальского. Здесь закладываются корнеотпрысковые почки этого растения и совершается биологически важный процесс партикуляции корня, связанной с вегетативным размножением.

Адаптивные свойства корня горца забайкальского становятся заметными с первых дней его жизни.

На третий или четвертый день после посева из-под кожуры плода появляется корешок зародыша. Конус нарастания прикрыт чехликом, ясно заметным даже при слабом увеличении микроскопа. На некотором расстоянии от чехлика корешок покрыт нежными волосками, образующими зону всасывания. Выше этой зоны располагается подсемядольное колено (гипокотиль), которое является уже стеблевой частью, хотя и принимает активное участие в образовании корня, входя в состав его корневой шейки (Страсбургер, 1909). Роль подсемядольного колена в процессе корнеобразования настолько велика, что корень филогенетически является составной частью подсемядольного колена. То, что в зародыше семени принято называть корешком (*radicula*), есть собственно не корешок, а подсемядольное колено, на конце которого находится зародыш корня, быстро развивающийся после того, как при прорастании подсемядольное колено выступит из семени (Velenowsky, 1907). Граница между подсемядольным коленом и корешком едва уловима, она проходит по самому верхнему ряду корневых волосков. В плоскости этой границы подсемядольное колено соединяется с главным корнем. Но с отмиранием волосков исчезает и внешняя граница. Некоторые исследователи полагают, что она может быть установлена анатомически, однако наши исследования этого не подтвердили; не нашли ее этим способом и другие авторы (Velenowsky, 1907). В первый год жизни корень горца забайкальского имеет довольно много боковых корней и нежных, почти нитевидных, часто эфемерных, кореш-

ков, возникающих на короткое время на разных участках коры. Придаточные корни базальной части побегов в год посева появляются лишь во второй половине вегетационного периода и не успевают принять в первый год жизни растения сколько-нибудь заметное участие в процессах всасывания почвенных растворов (рис. 4). Весной второго года придаточные корешки, обильно покрытые волосками, появляются на базальной части стебля уже в самом начале вегетации. Пронизывая густой сетью верхний горизонт почвы, они извлекают из него воду и элементы минерального питания в таких количествах, что их, повидимому, хватает для нормального роста и развития всего организма.

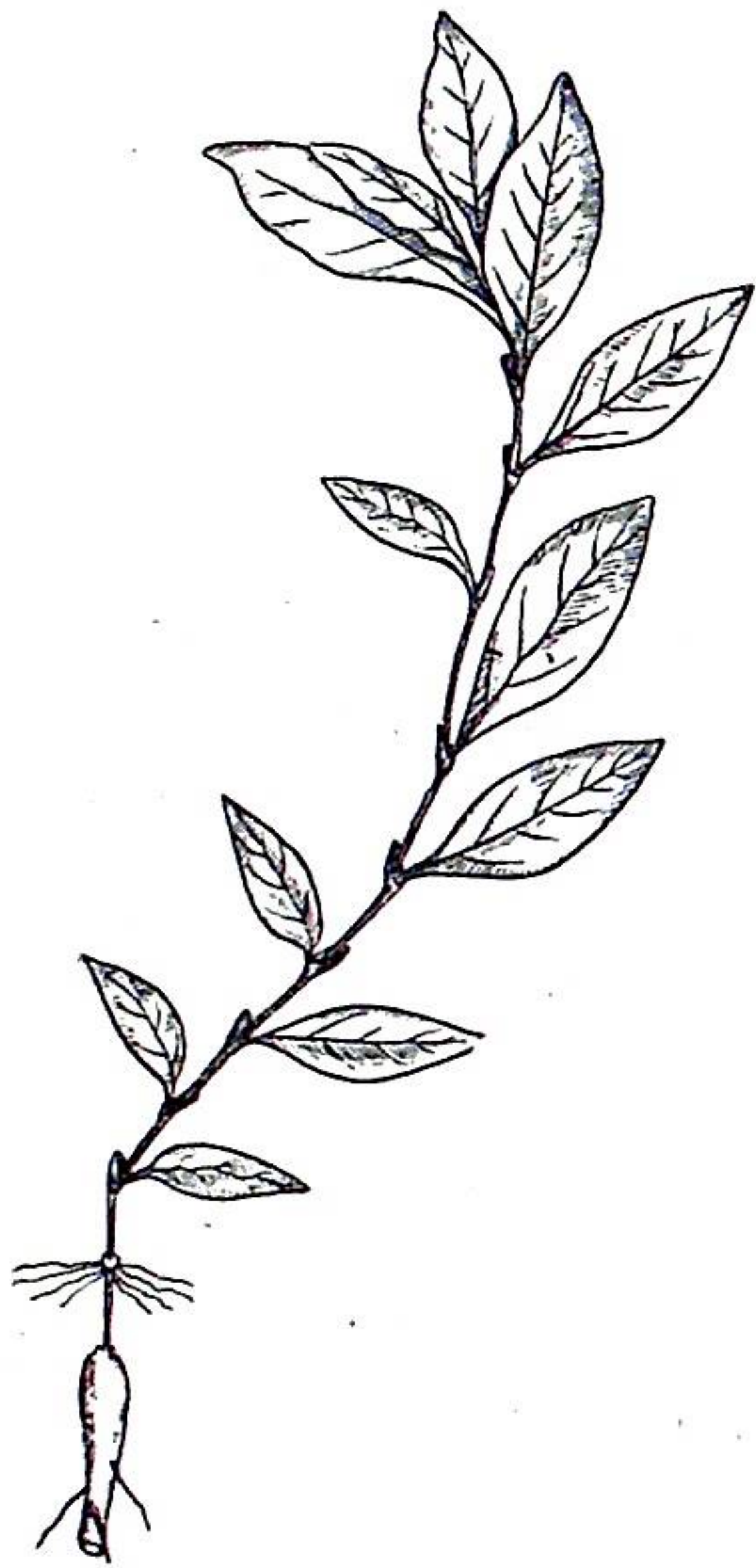


Рис. 4. Придаточные корни базальной части побегов горца забайкальского

Таким образом, над корневой системой многолетнего типа ежегодно формируется как бы еще один ярус корневой системы, которая постепенно принимает на себя функции питания. Начиная со второго года кора верхних участков главного корня горца забайкальского грубеет, приобретает пробковую прослойку и теряет тончайшие боковые корешки, приспособленные для всасывания почвенных растворов.

С этого момента между функциями главного корня и корневой системой «верхнего яруса» наступает ясное деление; главный корень становится: 1) органом накопления дубителей и крахмала; 2) источником питательных веществ для первоначального роста надземных побегов из зимующих почек возобновления; 3) органом для добывания воды из глубоких слоев грунта, когда атмосферных осадков выпадает мало и придаточные корни базальных частей стебля оказываются в сухой почве.

Микроскопическое исследование показывает, что главный корень горца забайкальского весьма богат сосудами, по которым легко может транспортироваться вода из

глубоких слоев почвы к надземным частям растения (Бородин, 1938; Александров, 1933). Главный корень горца забайкальского по структуре и по функциям является многолетним корнеплодом, живущим до 25 лет и больше.

Придаточные корни рано весной, когда главный корень горца забайкальского находится еще в мерзлом или переохлажденном горизонте, в котором процессы всасывания невозможны или затруднительны, используют талые воды верхних горизонтов почвы и устраняют опасное влияние физиологической сухости (Кузнецов, 1939, 1943).

На зависимость сосущей силы корневой системы от температурных условий указывается в работах Максимова (1941), Иванова (1931), Кеннон (1911), Иоста (1914) и др.

По мнению Максимова, задержка всасывания с понижением температуры объясняется изменениями свойств плазмы: «При понижении температуры увеличивается вязкость того полужидкого студня, который представляет собою плазма, и он может даже совсем застыть, как застывает

при комнатной температуре раствор желатины. А такое состояние очень сильно задерживает скорость прохождения воды через плазму».

Некоторые исследователи считают, что достаточны влажные, но холодные почвы являются физиологически сухими.

Мощность корневой системы и активность ее поглощающей деятельности зависит еще от соотношения температур, в которых находятся подземные и надземные части, или от так называемого температурного градиента, установленного работами Радченко (1934). По данным этого исследователя, корневая система развивается лучше, если температура почвы ниже температуры атмосферного воздуха.

Придаточные корни базальной части побегов горца забайкальского, поглощая воду из поверхностных горизонтов почвы, обеспечивают возможность роста побегов независимо от температурных условий той среды, в которой находится главный корень этого растения.

Вторая функция придаточных корней заключается в том, что они используют воду атмосферных осадков даже незначительной силы. Районы главного распространения горца забайкальского отличаются недостаточным количеством атмосферных осадков, крайне неравномерным распределением их по месяцам года. Придаточные корни, используя незначительные осадки, ослабляют кризис водного режима, что особенно важно в начале вегетационного периода.

Придаточные корни имеют еще одно значение: располагаясь в поверхностном горизонте почвы, всегда более богаты минеральной пищей, чем минерального питания растения.

Это доказывается следующим экспериментом, проделанным нами в 1939 и 1940 гг.

В природных зарослях горца забайкальского весной было отмечено 12 особей, имевших по 10 отрастающих побегов. Когда на них появилось по 5—6 листьев, побеги каждой особи были разделены на две части, по 5 побегов в каждой. У одной половины побегов придаточные корни были обнажены от почвенного покрова и не могли получать из него минеральной пищи. Вторая половина побегов оставалась в естественном состоянии. Чтобы устранить влияние солнечных лучей и ветра на обнаженные придаточные корни, каждый куст был прикрыт опрокинутым ящиком с круглым отверстием в дне для беспрепятственного роста побегов (рис. 5). Эксперимент продолжался до полного созревания плодов. Результаты приведены в табл. 2.

Таблица 2

Вес побегов и плодов горца забайкальского при разных условиях питания

Показатели учета	Побеги с обнаженными придаточными корнями	Побеги в естественном состоянии
Средний вес одного побега (в г)	69,75	247
Средний вес плодов с одного куста (в г)	0,9	35

Растения с обнаженными придаточными корнями, получая питательные вещества только из главного корня, не погибли; будучи угнетенными, они все же завершили полный цикл своего развития и даже плодо-

носили. Но нормальный рост был лишь у тех растений, придаточные корни которых не обнажались.

В первые 10 дней с внешней стороны не было заметно никакой разницы между побегами подопытных особей, а затем побеги с обнаженными придаточными корнями стали отставать в росте, обнаруживая признаки угнетения. Зацвели они и закончили вегетацию несколько раньше побегов, находившихся в естественном состоянии.



Рис. 5. Прикрытие обнаженных корней

Нами применялся и еще более наглядный прием, показывающий значение придаточных корней, ежегодно вновь появляющихся на базальной части побегов горца забайкальского. Как и в первом опыте, в начале вегетационного периода было взято 12 особей, имевших по 10 побегов, каждый из которых нес по 5—6 листьев. Половину побегов оставляли в естественном состоянии, а другую половину каждой особи осторожно выдергивали так, чтобы побеги оторвались вместе с придаточными корнями возле самой головки корня. Это делается очень легко, так как базальная часть стебля, углубленная в почвенный покров, имеет очень хрупкое соединение с головкой корня. Выдернутые побеги высаживали затем на отдельные грядки, сохраняя ту же глубину посадки, на которой они находились раньше. Пересаженные побеги имели одинаковый уход с побегами, оставленными в естественном состоянии. При этом эксперименте выяснилось, что побеги, оторванные от главного корня и пересаженные на грядку, имели такой же прирост зеленой массы, как и оставленные на корне, и так же плодоносили.

Из приспособительных признаков корневой системы горца забайкальского отметим еще явления укорачивания главного корня и его партикуляции.

Укорачивание корня, вызывающее втягивание в почву базальной части стебля, отмечалось многими авторами давно, но механизм этого явления долгое время был неясен.

Фиттман отметил это явление у моркови, пастернака и цикория еще в 1819 г. Сокращение корня у некоторых растений наблюдал в 1874 г. Ирмиш. Но первое обстоятельное исследование в этой области сделал де-Фриз (De Vris, 1880), который установил укорачивание корней у артишока, коровяка и других растений. По мнению де-Фриза, укорачивание корней объясняется увеличением тургора в клетках паренхимы. Такого же мнения придерживался Кернер (1896). Под влиянием тургора клетки паренхимы корней увеличиваются в объеме, вследствие чего корень растягивается в поперечном направлении и становится короче. Даниэль (Daniel, 1891) изучал укорачивание корней у безвременника, лука, лилии и других однодольных растений, луковицы которых постепенно втягиваются в почву на значительную глубину. Укорачивание корней этих растений Даниэль объяснял сокращением объема отдельных клеток паренхимы, содержание которых уже израсходовано на построение тканей других участков.

Петров установил, что *Eminium Lehmanii*, кроме клубней, имеет корни, которые являются кратковременнымместилищем воды и питательных веществ, накапливающихся весной. При использовании растением запасов этих местелищ корни усыхают, а так как они своими вершинами укреплены в глубоких слоях почвы, то при сокращении втягивают клубни на значительную глубину.

Ярошенко (1945) изучал трагакантовый тип сокращения корней, названный так потому, что он наиболее резко выражен у трагакантовых астрагалов. Этот тип сокращения корней вызывается, по наблюдениям Ярошенко, размножением клеток паренхимы сердцевинной части корня и его сердцевинных лучей. Размножаясь и увеличиваясь в объеме, клетки этой паренхимы давят на ткани корня в поперечном направлении и вызывают увеличение его по диаметру. В этом же направлении действуют и возрастные изменения сердцевинных лучей. Под влиянием размножения паренхимных клеток щелевидные формы тангенциального сечения сердцевинных лучей превращаются в округлые, что и вызывает укорачивание корня.

Академик Костычев (1933) считает, что укорачивание корня представляет собой явление усиленного роста клеток в ширину. К таким же выводам пришел и академик Лисицин (1947), изучавший укорачивание корня у красного клевера.

Мы полагаем, что ростом клеток по радиусу объясняется укорачивание корня и у горца забайкальского. Процесс укорачивания корня изучался у этого растения в полевых условиях на экспериментальном участке в колхозе им. Жданова в Бурят-Монголии. Опыт был заложен 5 мая 1939 г. на однородных грядках размером 1 × 10 м, имел четырехкратную повторность и продолжался три года. При закладке опыта семена заделывались на глубину 2 см вручную. Укорачивание корней определялось измерением глубины расположения их верхней части от уровня почвы с учетом глубины заделки семян при посеве. Измерения производились два раза за вегетационный период: 1 августа и 1 ноября. Из каждой повторности для измерения бралось по 25 экземпляров; перед выкопкой надземные побеги обрелись возле самого уровня почвы. Для каждого наблюдения из всех повторностей выводились средние величины, которые по годам характеризуются следующим образом (табл. 3).

Те же данные можно иллюстрировать в виде диаграммы (рис. 6).

Из наблюдений выяснилось, что укорачивание корня нарастало; в конце третьего года вегетации оно доходило до 6 см. Среди экземпляров, зарослей горца забайкальского нам приходилось встречать экземпляры, корни которых были втянуты на 20—25 см от уровня дневной поверхности. В первую половину вегетации, когда в надземных частях совершались

Таблица 3

Динамика втягивания корня горца забайкальского

Время измерения		Фаза развития	Расстояние от уровня почвы до верхушки корневой шейки за вычетом глубины заделки семян при посеве (в см)	Глубина втягивания корней от одного наблюдения до другого за вычетом глубины заделки семян (в см)
год	число и месяц			
1939	1.VIII	Середина цветения	0,5	0,5
	1.XI	Все побеги желто-бурые, не вегетирующие	1,0	0,5
1940	1.VIII	Конец цветения	2,5	1,5
	1.XI	Побеги желто-бурые; конец вегетации	3,5	1,0
1941	1.VIII	Конец цветения	5,0	1,5
	1.XI	Побеги желто-бурые; конец вегетации	6,0	1,0

наиболее интенсивно процессы роста, более заметно происходило и укорачивание корня. Эта связь сокращения корня с повышенной активностью процессов, совершающихся в зеленых побегах, убеждает нас в том, что сокращение корня горца забайкальского представляет собой действительно явление роста.

Лисицин (1947) предлагает отличать понятие «сокращение корня» от понятия «погружение корня в землю», имея в виду, что последний случай зависит от уплотнения почвы, ее смывания или наносов и других явлений, не связанных с биологией корня. Возможность такого изменения уровня почвенной поверхности нами учитывалась, поэтому одновременно с наблюдениями по укорачиванию корней мы проверяли и изменения уровня почвы по рейкам (с миллиметровыми делениями), глубоко вбитым в грядки с подопытными растениями.

Необходимо отметить случаи, когда укорачивание корня усиливается его перекручиванием, которое, по мнению некоторых исследователей (Костычев, 1933; Кернер, 1896), вызывается неравномерным ростом соседних участков тканей корня в длину. У горца забайкальского это явление наблюдается довольно часто, особенно на грубых скелетных почвах, где мелкоземистые частицы занимают лишь небольшие участки среди первичных продуктов разрушения горнокаменных пород или заполняют только щели между камнями. Корень, растущий по винтовой линии, приобретает более значительную поверхность соприкосновения с почвенной средой и более полно может использовать выгодные участки своего пути, чем корень, растущий прямо. Поэтому в перекручивании корня, в его винтовом движении можно признать приспособление к наилучшему использованию источников пищи. Кроме того, это приспособление облегчает проникновение корня вглубь, что особенно важно для горца забайкальского, занимающего местообитания с труднопроницаемым почвенным покровом.

Укорачиваясь, корни растений втягивают свою шейку и расположенные на ней почки возобновления на такую глубину, на которой они оказываются защищенными от повреждений животными и морозами. Следует еще отметить, что при укороченном корне более значительно погружается

в почву базальная часть стебля, которая обрастает придаточными корнями и тем полнее обеспечивает растение атмосферной водой и минеральными растворами.

Механизм втягивания стебля в почвенный покров у горца забайкальского можно представить себе в следующем виде. Укорачивание корня вызывает одновременное натяжение тканей в его верхней и нижней частях. Нижний участок корня, обычно хорошо разветвленный и расположенный на глубине больше 1 м, так срастается с почвенными частицами, что натяжение, производимое сокращением корня, не в состоянии преодолеть прочность этого срастания. Что же касается верхней части корня, то она не так прочно соединена с почвенным покровом; поэтому под влиянием натяжения эта часть корня легко втягивается иногда на значительную глубину, увлекая за собой базальную часть стебля.

Очень важным приспособительным признаком у корней горца забайкальского является партикуляция. Этот термин был впервые предложен

Высоцким в 1915 г. В последнее время вопросы партикуляции хорошо освещены в работах Радкевич и Шубина (1935). Сущность этого явления заключается в процессе отмирания тканей внутри корня, в результате чего нарушается целостность этого органа и наступает процесс его расчленения. Структурные особенности этого явления вскрываются анатомическим анализом: когда отмирает однолетний побег, одновременно с ним отмирает и та часть тканей по оси корня горца забайкальского, которая является как бы продолжением побега в корне, т. е. его следом. В первый год своей жизни горец забайкальский является одноосным растением, так как его надземная часть состоит только из одного побега, либо вовсе не цветущего, либо дающего незначительное количество цветков и недозревших плодов. На второй год из зимующих почек возобновления появляются два побега, на третий — четыре и т. д. С увеличением количества побегов и листьев на них увеличивается и ассимиляционная деятельность растения, оказывающая влияние не только на состояние надземных частей, но также на рост и формирование корней, в результате чего совершается процесс накопления в них запасных веществ (Культиасов, 1938; Красовская, 1925; Колосов, 1947; Максимов, Лебединцева, Красносельская-Максимова, 1924).

С другой стороны, чем больше появляется ежегодно отмирающих побегов, тем больше накапливается продуктов разрушения тканей, расположенных под этими побегами в центральной части корня горца

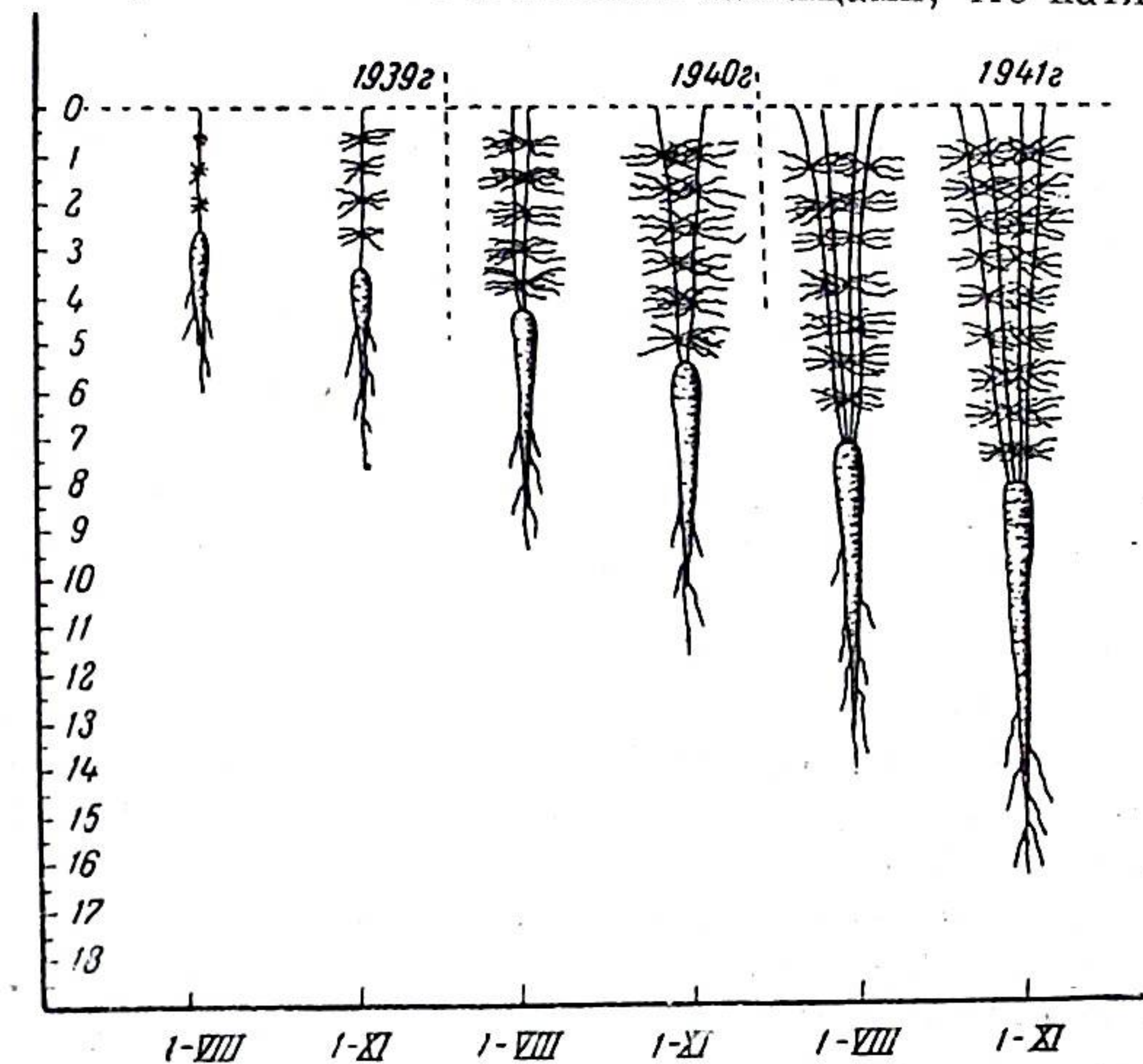


Рис. 6. Глубина втягивания корня в зависимости от возраста

забайкальского. В результате такого сочетания живых и мертвых участков целостность стареющего корня нарушается: делаясь трубчатым, он готов к распаду, расчленению на отдельные части, или партикулы, каждая из которых способна к самостоятельному прорастанию, если на ней сохранился хоть небольшой участок головки корня с почками возобновления (Радкевич и Шубина, 1935). Здесь мы имеем диалектическое единство противоположностей. Смерть и жизнь объединяются в одном организме материнского корня, разрушение и смерть которого дают начало для жизни многих дочерних особей. Процессы отмирания тканей материнского корня и его партикуляции у горца забайкальского представляют собою, таким образом, явление вполне закономерное, ведущее к сохранению и размножению вида.

ВЫВОДЫ

1. Корень горца забайкальского, имея сложную структуру, отличается рядом биоморфологических особенностей, сообщающих этому растению устойчивость при изменяющихся условиях внешней среды.
2. Главный корень горца забайкальского является органом накопления дубителей, содержание которых в нем достигает 18—20%, источником питательных веществ, необходимых для первоначального роста надземных побегов из зимующих почек возобновления; механизмом для добычи воды из глубинных слоев грунта, когда атмосферных осадков выпадает мало и придаточные корни базальной части стебля оказываются в сухой почве.
3. Придаточные корни горца забайкальского, располагающиеся на базальной части стеблей и образующие верхний ярус корневой системы, рано весной используют талые воды верхних горизонтов почвы и устраняют возможность наступления физиологической сухости для этого растения, а также снабжают растение минеральными веществами.
4. Укорачивание корня горца забайкальского является приспособительным свойством, обеспечивающим защиту почек возобновления от повреждения со стороны животных и морозами.
5. Процесс отмирания центральной части главного корня и его партикуляция представляют собой вполне естественное явление, ведущее к сохранению и размножению вида.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. Анатомия растений. 1933.
- Астрахан М. П. Возрастные изменения общей, рабочей и недействующей поглощающей поверхности корней. — «Сб. научн. студенч. работ МГУ», 1940, вып. 12.
- Бейдеман И. Н. Краткий обзор корневых систем полупустынных растений. — «Тр. Азербайдж. отд. Закавказ. фил. АН СССР», Баку, т. V, 1934.
- Бейдеман И. Н. Материалы к изучению корневых систем эфемеретума восточно-закавказской равнины. — «Тр. Бот. ин-та Азербайдж. фил. АН СССР», т. III, Баку, 1938.
- Бородин И. П. Курс анатомии растений. 1938.
- Высоцкий Г. Н. Ергеня. Культурно-фитологический очерк. — «Тр. Бюро по прикладн. бот.», год 8-й, 1915.
- Гурский А. В. Корневые системы *Fraxinus excelsior* L., *Fraxinus pensylvanica* Marsch., *Acer negundo* L. на черноземах Кубани. — «Тр. по прикладн. бот., ген. и селекц.», 1928—1929, т. XXI, вып. 3.
- Иванов Л. А. Физиология растений. 1931.
- Иост Л. Физиология растений. 1914.
- Казакевич Л. И. Некоторые типы корневых систем растений нижнего Поволжья. — «Дн. Всесоюзн. съезда бот. в Ленинграде в январе 1928 г.».

- Качинский Н. А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Ч. I, 1925.
- Качинский Н. А. Изучение физических свойств почвы и корневых систем растений при территориальных почвенных исследованиях. 1930.
- Кернер. Жизнь растений. Т. I, 1896.
- Колосов И. И. Формирование корня как органа поглощения в процессе развития растений. — «Докл. АН СССР», 1947, т. LVIII, № 6.
- Костычев С. П. Физиология растений, Ч. II, 1933.
- Красовская И. В. Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних факторов. — «Тр. Бюро по прикладн. бот. и селекц.», т. XV, вып. 5, 1925.
- Красовская И. В. Оценка корневой системы при помощи плача. — «Докл. АН СССР», 1947, т. LV, № 5.
- Кузнецов В. М. Сорно-полевая растительность Бурят-Монгольской АССР. — «Тр. Бурят-Монгольск. зооветерин. ин-та», вып. I, 1939.
- Кузнецов В. М. Плодово-ягодные насаждения Бурят-Монгольской АССР, 1943.
- Культиасов М. В. Материалы по изучению испарения корневой системы сообщества весенних эфемеров. — «Бюлл. Ср.-Аз. гос. унив.», 1925, вып. 10.
- Культиасов М. В. Тау-сагыз и экологические основы введения его в культуру. Изд. АН СССР, 1938.
- Лисицин П. И. Вопросы биологии красного клевера. 1947.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. 1941.
- Максимов Н. А., Лебединцева Е. В., Красносельская-Максимова Г. А. О влиянии условий освещения на развитие и деятельность корневой системы. — «Изв. Главн. бот. сада», 1924, т. 23, вып. 1.
- Мичурин И. В. Сочинения. Т. I, 1948.
- Петров М. П. Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношения в связи с экологическими условиями. — «Тр. по прикладн. бот., ген. и селекц.», сер. I, № 1, 1933.
- Пушкарев И. И. Второй год опытов с корнями полевых растений. — «Опытн. станция полеводства», биол. серия. № 26, Ростов-Дон, 1926.
- Радкевич О. Н., Шубина Л. Н. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни. — «Тр. Ср.-Аз. гос. унив.», сер. 86, вып. 25, 1935.
- Радченко С. И. О влиянии температурного градиента среды на развитие корней и надземных органов растений. — «Сов. бот.», 1934, № 6.
- Сабинин Д. А. Обменная адсорбция на корневых системах. — «Докл. АН СССР», нов. сер., 1934, т. I, № 3.
- Свешников В. М. Водный режим почв и корневая система растений восточного Памира. — «Изв. Тадж. фил. АН СССР», 1944, № 7.
- Советкина М. М. Наблюдения над эфемерной растительностью в Голодной степи. — «Очерки по фитоп. и геогр.». Гос. с.-х. изд-во, 1929.
- Страсбургер. Учебник ботаники, 1909.
- Хохлов С. С. Заметка по методике изучения корневых систем. — «Сов. ботаника», 1941, № 3.
- Чендлер У. Х. Плодоводство. Сельхозгиз, 1935.
- Ярошенко Г. Д. Трагакантовый тип сокращения корней растения. «Бот. журн. СССР», 1945, т. XXX, № 3.
- Alten H. Wurzelstudien. — «Bot. Zeit.», 1909.
- Büsgen M. Studien über die Wurzelsystem einiger dicotyler Holzpflanzen. — «Flora», 1905.
- Cannon W. A. On the relation of root growth and development to the temperatures and aeration of soil. — «Am. Journ. Botany», 1911, vol. 2.
- Cannon W. A. The root habits of desert plants. «Carn. Inst. Publ. of Wash.», 1911, № 131.
- Daniel L. Sur les racines napiformes, transotoides des Monocotyledones. — «Rev. Gen. de Bot.», 1891.
- De Vries Hugo. Über die Kontraktion der Wurzeln. — «Landw. Jahrbuch», 1880, IX, I.
- Hilf. Würzelstudien an Waldbäumen Wurzelansbreitung und ihre Waldbauliche Bedeutung. Hannover Schaper, 1927.
- Velenowsky Jos. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. II Teil, Prag, 1907.
- Weaver J. E. The ecological relation of roots. «Carn. Inst. Publ. of Wash.», № 1919, 286.

СО Д Е Р Ж А Н И Е

Ф. С. П и л и п е н к о. Биология цветения эвкалиптов	3
И. Е. К о ч е р ж е н к о, Н. Г. Х о л о д н ы й, Р. Р. Ш у м а к о в а. Физиологические опыты по повышению морозостойкости и урожайности цит- русовых	26
О. В. Д а с е в а. Ритм развития некоторых среднеазиатских растений в условиях Москвы	59
А. В. Б л а г о в е щ е н с к и й, Е. В. К о л о б к о в а, Н. А. К у д р я - ш е в а. Изменение активности и качества ферментов при прорастании семян	73
Т. В. В о б л и к о в а. Влияние аспарагиновой и янтарной кислот на рост и дыхание прорастающих семян	95
Н. В. Ц и н г е р. О причинах медленного прорастания семян пионов	103
Е. В. К о л о б к о в а, Н. А. К у д р я ш е в а. О качестве ферментов ли- стьев	146
М. В. К у л ь т и а с о в. Ксерофитизация шиповников в Копет-Даге	159
Е. А. Б а р а н о в а. Закономерности образования придаточных корней у ра- стений	168
Н. И. Д у б р о в и ц к а я, В. Ю. Б а з а в л у к. О корреляции некоторых морфологических признаков со скороплодностью и скороспелостью у яблони	194
К. А. П е т р о в а. Об изменчивости женского гаметофита розовой и красной ромашек	207
Р. Л. П е р л о в а. Биологические особенности различных видов картофеля	217
В. М. К у з н е ц о в. Биоморфология корня горца забайкальского (<i>Polygonum</i> <i>divaricatum</i> L.) и методика его изучения	264

Печатается по постановлению Редакционно-издательского совета Академии Наук СССР

*

Редактор издательства А. И. Богданов. Технический редактор А. А. Киселева
Корректор В. Г. Богословский

*

РИСО АН СССР № 4624. Т-09836. Издат. № 3113. Тип. заказ № 1507. Подп. к печ. 8/XII 1951 г.
Формат бум. 70×108¹/₁₆. Бум. л. 8,75. Печ. л. 23,97. Уч.-падат. 24. Тираж 1500 экз.
2-я тип. Издательства Академии Наук СССР, Москва, Шубинский пер., д. 10