

11-149
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

**ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА**



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р

КАРЕЛЬСКИЙ ФИЛИАЛ

ТРУДЫ

ВЫП. 37

ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ
И ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

205271



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА-ЛЕНИНГРАД

1964

Редколлегия:

доктор биологических наук
В. П. ДАДЫКИН

кандидат биологических наук
С. Н. ДРОЗДОВ

п45305
Центральная научная
БИБЛИОТЕКА
Академии наук Киргизской ССР

ВОПРОСЫ ФИЗИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРА

Утверждено к печати
Карельским филиалом Академии наук СССР

Редактор Издательства Ю. Б. Вахтин
Технический редактор М. Н. Кондратьева
Корректоры Р. Г. Гершинская и А. И. Кац

Сдано в набор 7/VIII 1964 г. Подписано к печати 19/X 1964 г. РИСО АН СССР № 2-100В.
Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бум. л. 5. Печ. л. 10=13,7 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 14.14
Изд. № 1880. Тип. зак. № 891 М-25121. Тираж 900.
Т.П. № 866 1963 г. Цена 99 коп.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-й тип. издательства «Наука» Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящий выпуск «Вопросов физиологии и экологии растений в условиях Севера» состоит из статей, выполненных в основном сотрудниками Карельского филиала АН СССР, работающими в области физиологии растений.

Большую часть сборника занимают статьи сотрудников лаборатории физиологии и экологии растений. Они посвящены трем вопросам: внешним условиям и усвоению света растениями на Севере (статьи доктора биологических наук В. П. Дадыкина с сотрудниками и его аспирантов Е. А. Акуловой и Л. М. Закман), влиянию заморозков на рост, развитие и урожай сельскохозяйственных растений (статьи С. Н. Дроздова, Ю. Е. Новицкой, А. А. Комулайнен, Т. А. Барской, З. Ф. Сычевой и Л. А. Перминовой) и влиянию температуры почвы на рост, развитие и урожай растений (статьи З. Ф. Сычевой, Т. А. Барской и др.).

Ряд статей посвящен различным вопросам, связанным с неблагоприятными условиями выращивания растений в условиях Севера и изучением путей их преодоления. Это работы Ю. Е. Новицкой с соавторами и И. В. Ильиной, а также сотрудников Петрозаводского государственного университета М. П. Мироновой и Л. Д. Музалевой.

Значительное место в работе физиологов растений Карельского филиала занимают вопросы микотрофного питания растений. Результаты этих исследований изложены в статьях Р. К. Салеева и З. Ф. Сычевой. В статье Ю. В. Титова описан новый прибор для сбора корневых выделений.

Заключает сборник статья И. А. Петрова и И. И. Барановой, обобщающая исследования лаборатории генетики, которая разрабатывает новый метод вегетативной гибридизации с помощью инъекции эндосперма.

Сборник предназначен в основном для широкого круга биологов и специалистов сельского хозяйства.

Все критические замечания и советы коллектив примет с большой благодарностью.

Редакционная коллегия.

В. П. ДАДЫКИН, Б. Н. ГРУШЕВСКИЙ, Р. П. ИВАНОВА
и Е. В. ПОТАЕВИЧ

ВНЕШНИЕ УСЛОВИЯ И ЭНЕРГЕТИКА РАСТЕНИЙ

I

Как известно, источником энергии для растительных организмов служит энергия солнечного луча, поглощаемая зелеными листьями в светлые часы суток. В растительной клетке, содержащей хлоропласты, происходит первичное аккумулялирование энергии, приносимой солнечным лучем, и синтез органических веществ. Впервые это со всей убедительностью было показано классическими работами К. А. Тимирязева, который раскрыл громадную космическую роль зеленого растения и подвел энергетическую базу под понимание жизненных процессов растения. К. А. Тимирязев впервые изучил характер поглощения лучистой энергии и установил избирательность поглощения по спектру (Тимирязев, 1937).

К настоящему времени накопился значительный фактический материал по поглощению света зелеными растениями. В общих чертах адсорбционная кривая, полученная около 80 лет назад К. А. Тимирязевым, подтверждается. В классическом виде адсорбционный спектр зеленого листа характеризуется двухвершинной кривой с максимальным поглощением в областях красных и сине-фиолетовых лучей и с провалом в области зеленых лучей. Основные экспериментальные данные по изучению оптических свойств листьев приведены в монографии Рабиновича (1951, 1953, 1959).

Как в монографии Рабиновича, так и в современных учебных руководствах (Рубин, 1954; Максимов, 1958), а также в отдельных работах, посвященных вопросам фотосинтеза и неразрывно связанного с ним процесса восприятия света (Клешнин, 1954; Ничипорович, 1956, и др.), молчаливо принимается, что поглощение лучистой энергии листьями растений стабильно и не зависит от условий существования изучаемых растений.

В физиологии растений до недавнего времени даже не ставился вопрос о возможных различиях в оптических свойствах листьев, обусловленных различиями в условиях произрастания. Скорее, наоборот, имеют место утверждения о стабильности поглощения света растениями независимо от видовой их принадлежности, от экологических условий произрастания и других факторов среды (Клешнин, 1960).

Физиология растений рассматривает лишь один случай изменения оптического аппарата растений под влиянием внешних условий — изменение окраски синезеленых водорослей под влиянием света разного спектрального состава. Это явление Н. М. Гайдуков (1903) назвал хроматической адаптацией. Открытие Гайдукова имеет несомненно более общий характер. Наземные растения, у которых различия в условиях освещения не столь сильны, как у водных, выработали способность образовывать

световые и теневые листья. Да и сами растения по своей теневыносливости различаются довольно сильно. Одни виды хорошо растут и развиваются только на прямом солнечном свете, другие довольствуются ограниченным количеством света, которое проникает под полог леса и едва составляет 8—10% от полного солнечного освещения (Holch, 1931; Smith, 1940).

Между тем в биологической литературе уже достаточно давно стали появляться экспериментальные данные, дающие основание рассматривать вопрос поглощения света неоднозначно для всех видов и различных условий произрастания и ожидать значительной изменчивости в этом важнейшем жизненном процессе, от которого зависит обеспечение энергией растительного организма.

Еще у Визнера (Wiesner, 1907) имеются высказывания, что потребность растений в свете увеличивается при продвижении с юга на север. В. Н. Любименко (1924) считал свет и тепло в известных пределах взаимозаменяемыми. В серии работ А. Н. Данилов (1935, 1936, 1940) развивает идею различного восприятия света растениями, которые воспитываются в разных условиях. А. Н. Данилов допускает, что на какую-то работу, прямо или косвенно обслуживающую фотосинтез, может использоваться энергия инфракрасной части спектра. Б. С. Мошков (1950, 1953, 1959) в ряде работ показывает различное использование лучистой энергии, обусловленное температурой. При пониженной температуре среды значительно возрастает доля поглощаемой листьями инфракрасной радиации. На этом же настаивает В. Г. Карманов (1951).

Ряд исследований отражения и пропускания ближней инфракрасной радиации листьями различных растений из разных условий местообитания осуществил Обатон (Obaton, 1941, 1944, 1949), получивший значительную изменчивость данных. Так, коэффициенты отражения в диапазоне волн от 0.7 до 0.87 мкм у исследованных им 33 видов изменялись от 0.10 до 0.34. По исследованиям М. Дерибере (Deribere, 1941; Дерибере, 1959), пропускание длинноволновой радиации изменяется от 8 до 20%, а отражение — от 15 до 40%.

Биллинг и Моррис (Billing a. Morris, 1951) изучали спектрометрически оптические свойства листьев растений из пяти различных по климату участков от пустыни до субальпийской равнины и повсеместно отметили поглощение некоторой части инфракрасной радиации. Наибольшее поглощение этой части спектра ими было отмечено у субальпийской растительности, а наибольшее отражение — у растений пустыни.

О большем поглощении лучистой энергии растениями Арктики говорят Полунин (Polunin, 1955, 1960) и Блисс (Bliss, 1956).

С. В. Тагеева, А. Б. Брандт и В. Г. Деревянко (1960), изучавшие оптические свойства листьев в течение вегетации, отмечают заметные изменения этих свойств по мере развития растения.

Большие исследования оптических свойств растительности выполнены Лабораторией аэрометодов в связи с задачами дешифрирования аэрофотоснимков (Белов, 1956; Белов и Арцыбашев, 1957; Березин и Харин, 1960). Этими исследованиями установлены закономерные изменения спектральных отражательных характеристик растительности в зависимости от географического положения района работ, экологических условий, климата, а также от лесорастительных условий.

Агрометеорологи, подробно изучавшие величину альбедо различных растений, устанавливают наличие закономерных изменений этой характеристики как в течение суток (Кондратьев и Тер-Маркайц, 1953), так и по сезонам (Гаевский, 1953; Березина, 1957).

В печати появились работы, в которых указывается на предпочтительное поглощение растениями тех или иных частей спектра в зависимо-

сти от условий жизни этих растений. Так, В. П. Мальчевский (1938) указывает, что освещение растений утренним светом, более богатым красными и инфракрасными лучами при недостатке синих, ускоряет цветение по сравнению с освещением полуденным светом. А. А. Кузьменко (1940) подчеркивает, что для ускорения развития растений имеет исключительно большое значение относительное обогащение света длинноволновыми лучами. Этим же вопросам посвящены исследования С. С. Шанина и А. В. Мотовой (1956, 1959).

Таким образом, накопившиеся в биологической литературе факты обосновывают постановку вопроса о подверженности оптических свойств листьев изменениям в зависимости от условий среды.

В свое время К. А. Тимирязев выдвинул идею оптической приспособленности растений. Эта идея оказалась очень плодотворной и хорошо сочеталась с общей эволюционной, дарвиновской концепцией формирования физиологических функций растений. Однако идею оптической приспособленности растений к условиям среды К. А. Тимирязев до конца не развил.

Когда в 1909 г. вышла книга известного американского астронома П. Лоуелля, рассматривающая вопрос о возможности жизни на других планетах, в частности на Марсе, К. А. Тимирязев (1937, стр. 467), отмечая появление этой книги, писал в газете «Русские ведомости»: «... ботаников интересует только объяснение зеленой поверхности Марса присутствием растительности. Это вероятное предположение Лоуелля могло бы превратиться в полную достоверность, если бы он мог доказать, что эти зеленые поверхности представляют спектр хлорофилла. Пока в спектре Марса мы не замечаем этой абсорбционной полосы» (речь идет о главной полосе поглощения хлорофилла).

Таким образом, отсутствие главной полосы поглощения хлорофилла в спектральных отражательных кривых марсианских «морей» явилось непреодолимым препятствием для доказательства наличия растительности на Марсе. И это уживалось рядом с провозглашенным положением о приспособленности оптических свойств растений. Вопрос оставался нерешенным.

Преодолеть указанное затруднение удалось советскому астроному Г. А. Тихову, который в течение многих лет занимался изучением Марса и с 1909 г. настаивал на признании обитаемости этой планеты. В 1945 г. Г. А. Тихов впервые высказал идею, что поскольку законы жизни во вселенной по существу едины, приспособляемость жизни к условиям среды чрезвычайно велика (а растения имеют оптическую приспособляемость к условиям жизни), то растительность Марса могла эволюлировать в направлении уменьшения отражательной способности, так как в условиях сурового климата высокая отражательная способность растениям невыгодна.

Оставим в стороне вопрос об обитаемости Марса. Успехи науки и техники в освоении космического пространства и полеты людей в космос несомненно скоро принесут прямые доказательства по этому вопросу.

Высказанная Г. А. Тиховым идея о приспособленности оптических свойств растений была проверена его сотрудниками на большом фактическом материале. Ими были осуществлены исследования спектральных отражательных свойств земной растительности, произрастающей в различных географических зонах от Арктики и до крайнего юга (Кринов, 1947; Тихомиров, 1951; Козлова, 1955, и др.). Во всех случаях установлено уменьшение рассеивающей способности растений с увеличением суровости климата.

Экспериментальное изучение главной полосы поглощения у разных видов в зависимости от сезона года и климатической зоны показало, что

по мере возрастания суровости климата главная полоса поглощения расширяется вплоть до полного ее исчезновения. Типичным примером является тыншаньская ель, у которой при температуре воздуха $+2^{\circ}$ главная полоса поглощения ясно видна, а при -6° она совершенно исчезает (Тихомиров, 1951; Козлова, 1955; Паршина, 1958, и др.).

В стремлении найти доказательства обитаемости Марса молодая научная отрасль — астроботаника — установила нестабильность основных оптических характеристик зеленого листа. Этим идея К. А. Тимирязева об оптической приспособляемости растений получает новое, дальнейшее и более глубокое развитие.

На предыдущем этапе исследований один из нас (В. П. Дадыкин) с группой сотрудников выполнил ряд исследований по изменению оптических свойств растений под влиянием географического фактора (Дадыкин и Беденко, 1960а), температуры почвы (Дадыкин и Станко, 1957), температуры воздуха (Дадыкин, Станко и др., 1957), почвенного питания (Дадыкин и др., 1959), влажности почвы (Дадыкин и Беденко, 1960б).

В ряде опытов было показано достаточно быстрое (измеряемое в часах) изменение оптических свойств листьев при перенесении растений в иные условия внешней среды, что делает невероятным предположение об обусловленности отмечаемых изменений оптических свойств разницей в морфологическом строении исследуемых листьев (Дадыкин и Станко, 1957).

Во всех случаях применялся метод относительной спектрофотометрии, разработанный Г. А. Тиховым (1956). Получение спектральных характеристик производилось полевым кварцевым спектрографом.

Все исследованные факторы: географическое положение, температура воздуха и почвы, почвенное питание и влажность почвы оказывают влияние на оптические свойства листьев. Спектральные кривые отражения, пропускания и поглощения лучистой энергии изменялись под влиянием этих факторов довольно существенно (Дадыкин и Беденко, 1961).

А. А. Шахов и А. Д. Семененко (1958) повторили, используя ту же методику, наши опыты и пришли к таким же выводам. Позднее, применив прибор с интегрирующей сферой, А. А. Шахов с группой сотрудников снова подтвердил лабильность оптических свойств листьев, определяемую внешними условиями жизни (Шахов и др., 1959).

Естественно постановка вопросов о биологическом значении установленной лабильности оптических свойств листьев и о механизме этой лабильности.

Очевидно, что разные экологические условия обитания растений создают различную степень напряженности энергетического баланса растений. Наиболее отчетливо неодинаковость энергетических затрат на процессы жизнедеятельности растений видна при воспитании растений в условиях различной температуры почвы. В условиях пониженной температуры почвы по сравнению с теплыми условиями необходимы большие затраты энергии на процесс поглощения воды и элементов пищи из почвы. Известно, что водоудерживающая сила почвы зависит от температуры (Крамер, 1934), протоплазма при низкой температуре становится менее проницаемой (Сулакадзе, 1949), а вязкость растворов возрастает. В связи с этим было высказано предположение, что большее поглощение лучистой энергии растениями, воспитываемыми на холодной почве, позволяет северной растительности осуществлять свою жизнедеятельность в этих условиях (Дадыкин, Беденко и Алексеева, 1960).

Применение методов термохимии, кроме того, позволило предварительно показать, что большее поглощение лучистой энергии листьями обычно сопровождается большей аккумуляцией ее в растительных тканях (Дадыкин, Беденко и Алексеева, 1960; Дадыкин, Давыдова и Алексеева, 1960).

Вторая часть поставленного выше вопроса о возможном механизме различного поглощения энергии света несколько разъясняется проведенными в последние годы исследованиями пигментного аппарата растений.

В 1959 г. Батлер с сотрудниками (Butler a. oth., 1959) обнаружили в листьях кукурузы фотолabile пигмент, названный ими фитохромом. Этот пигмент дает максимум поглощения в области 730 мкм или в области 660 мкм в зависимости от условий предварительного освещения растений. Форма 730, энзиматически активная, в темноте превращается в неактивную форму 660. В настоящее время фитохром обнаружен у значительного числа видов: у цветной и красной капусты, артишоков, в плодах ананаса, у многих травянистых растений, листьях инжира и др. (Borthwick a. Hendricks, 1960).

О присутствии в растениях разных форм хлорофилла *a*, каждая из которых имеет свой максимум поглощения в красной части спектра, говорят Френч и Фок (1961); они указывают, что одновременное существование разных форм хлорофилла *a* предполагалось еще В. Н. Любименко.

Рабинович (1961) отмечает, что для того чтобы служить эффективным акцептором энергии, пигмент не обязательно должен присутствовать в большом количестве.

Борвик и Гендрикс в упомянутой работе (Borthwick a. Hendricks, 1960) указывают, что фитохром 730 имеет голубой или голубовато-зеленый цвет. Напомним, что Г. А. Тихов (1950), наблюдавший инфракрасный эффект у памирской, или тьяньшаньской оли, отметил у нее характерную голубоватую окраску.

Как установлено А. А. Красновским с сотрудниками (1952, 1953, 1957), агрегации пигментов в коллоидных системах ведет к сдвигу максимума поглощения в инфракрасную область.

Анатомические исследования свидетельствуют о том, что у растений, воспитанных на холодной почве, наблюдается тенденция к уплотнению хлоропластов, что, возможно, также послужит объяснению причины увеличения поглощения особенно в длинноволновой области.

Особо следует остановиться на способах определения оптических характеристик листьев и методах учета отражения, пропускания и поглощения лучистой энергии. Подавляющее число исследований такого рода выполнено путем предварительной монохроматизации света и облучением испытуемого листа последовательно всеми составными частями спектра. Монохроматизация осуществляется с помощью призмы или с использованием светофильтров. Отражение или пропускание лучистой энергии учитывается отдельно для каждого монохроматического луча. По этим данным строят кривые отраженной или пропущенной радиации и, если это входит в задачи исследования, вычисляют поглощение лучистой энергии листом, пользуясь известным уравнением:

$$Q_{\lambda} = 100 - (T_{\lambda} + R_{\lambda}),$$

где Q_{λ} — количество поглощенной листом лучистой энергии (в %); T_{λ} — количество отраженной от листа лучистой энергии (в %); R_{λ} — количество пропущенной листом лучистой энергии (в %).

Такой прием исследования применен К. А. Тимирязевым в его ставших классическими опытах. Этот же прием применяется до последнего времени в большинстве работ. Обычно исходят при этом из допущения, что оптические характеристики листьев будут неизменными как в случаях облучения испытуемых листьев растений белым (комплексным) светом, так и в случае облучения этого же листа последовательно всеми составными частями белого света, но предварительно монохроматизированного.

Весьма вероятно, что, когда приемником света является живая среда, неизменность оптических характеристик может иметь место. Иное дело, когда световой поток падает на живой лист растения, который всем ходом своего эволюционного развития приспособлен к облучению комплексным белым светом. Можно заранее ожидать, что различное долевое участие в падающем световом потоке тех или иных компонентов будет оказывать различное действие на живую ткань листа и это изменит общую картину восприятия света зеленым листом растения. Поэтому для получения истинных характеристик оптических свойств листьев небезразлично, будет ли испытуемый лист облучаться белым светом или светом, который предварительно монохроматизирован.

Высказывания такого рода можно найти в достаточно старых работах А. Н. Данилова (1935, 1936, 1940), который также экспериментально показал различие в реакции фотосинтезирующих водорослей на облучение их светом различного спектрального состава.

Зависимость фотосинтеза, а также зависимость поглощения кислорода растениями от спектрального состава света в настоящее время установлена достаточно надежно (Воскресенский, 1956, 1960; Воскресенский и Зак, 1957).

Сравнительно недавно Л. Н. Белл (1956) показал, что при добавке к монохроматическому свету определенной длины волны, падающему на зеленый лист, монохроматического света другой волны поглощение света первой длины волны несколько возрастает.

Работа Эмерсона, Чальмерса и Цедерстренда (Emerson, Chalmers a. Cederstrand, 1957) и работа Эмерсона и Рабиновича (Emerson a. Rabino-witch, 1960) показали, что квантовый выход фотосинтеза в области «красного падения» может быть увеличен путем одновременного облучения опытного листа светом более коротких волн. Это явление получило название «эффекта Эмерсона». Следовательно, одновременное воздействие на лист монохроматическим светом двух длин волн вызывает иной эффект по сравнению с облучением листа одним монохроматическим лучом.

Рабинович (1961) пришел к выводу, что в монохроматическом свете кривые фотосинтеза получаются весьма разнообразными. Он предлагает исследовать полные световые кривые в монохроматическом свете разной длины волны, а затем получить световые кривые при освещении двумя и более монохроматическими лучами. Рабинович предполагает, что в результате такого систематического изучения станет очевидно, что эффект Эмерсона является лишь частью сложной картины.

Полевой спектрограф Г. А. Тихова позволяет получать спектральные характеристики листьев, облучая испытуемый лист неразложенным светом. На диспергирующую призму попадает и регистрируется фотопластинкой отраженный (или пропущенный) от листа свет. В этом положительная сторона методики Тихова. Однако полевой спектрограф не имеет интегрирующей сферы. Поэтому прибор не учитывает глобального рассеивания света листом. В свое время Зейбольд (Seibold, 1932, 1934) показал, что в любом случае матовые листья рассеивают лучистую энергию почти диффузно. Строгое сохранение стандартных условий съемки при неизменном угле падения прямой радиации позволяет считать, что возможные изменения формы индикатриссы рассеивания незначительны и не вносят существенных погрешностей в относительные значения получаемых этим методом спектральных кривых оптических свойств листьев.

Сказанное обосновывает стремление создать прибор для измерения оптических характеристик листьев, сочетающий в себе преимущества, которые дает интегрирующая сфера и облучению листа немонахроматическим светом.

Изложенное послужило основанием к предпосылкам для осуществления следующего этапа исследований энергетического обмена растений.

II

Чтобы углубиться в исследование проблемы зависимости энергетического обмена растений от внешних условий, необходимо прежде всего создать прибор, конструкция которого смогла бы обеспечить следующее: 1) облучение исследуемого листа белым естественным светом, к использованию которого листья высших растений приспособлены всем ходом эволюционного развития; 2) возможность учитывать по спектру ту часть

светового потока, которая отражена (или пропущена) исследуемым листом; 3) учет диффузно отражаемой (или пропускаемой) от листа лучистой энергии с помощью интегрирующей сферы; 4) высокую чувствительность прибора и охват всей видимой области спектра, а также некоторой части ближней инфракрасной радиации; 5) достаточно высокую скорость регистрации пропущенной (или отраженной) листом радиации, измеряемую несколькими секундами; 6) максимальную точность работы, простоту в обращении и минимальные затраты времени на обработку материалов; 7) возможность работать в полевых условиях.

Наиболее близки к поставленным нами задачам приборы, получившие название спектровизоров. В этих приборах для регистрации фотоэлектронных умножителей. Быстрая развертка спектра обеспечивается вибрирующим зеркалом или качающейся дифракционной решеткой. Спектральная кривая регистрируется на бумажной ленте различных самописцев или

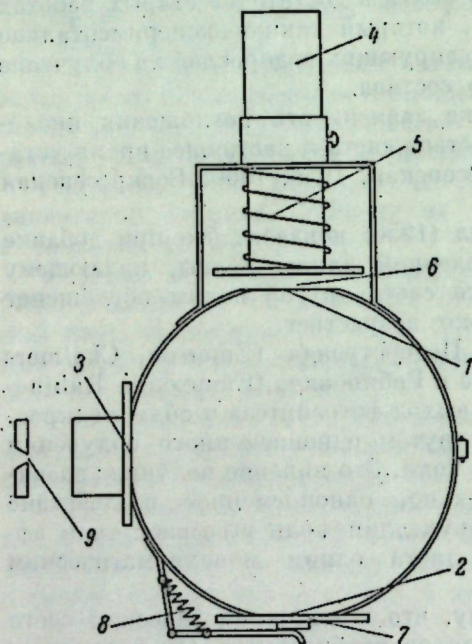


Рис. 1. Интегрирующая сфера.

1 — отверстие для помещения объекта при исследовании спектра пропускания; 2 — отверстие для помещения объекта при исследовании спектра отражения; 3 — отверстие, ведущее к монохроматору; 4 — тубус; 5 — приемная пружина; 6 — просвет для помещения объекта; 7 — крышка; 8 — приемная пружина; 9 — входная щель монохроматора.

фотографируется с экрана осциллографа.

Одно из первых известных нам описаний подобного рода приборов сделано Фельдтом и Берклеем (Feldt a. Berkley, 1946), которые сообщили о созданном ими катодно-лучевом спектрографе с быстрой разверткой спектра при помощи колеблющегося зеркала. Муомин (Muomin, 1948) описал несколько иную конструкцию катодно-лучевого спектровизора.

Ряд конструкций спектровизоров создал В. В. Кольцов (1958, 1959). Приборы В. В. Кольцова являются быстродействующими с полной разверткой спектра в течение долей секунды. Они предназначены для изучения спектральной отражательной способности наземных объектов при аэрофотосъемке. Спектровизоры для лабораторных исследований разрабатываются В. И. Диановым-Клоковым (1955, 1956, 1958 и др.). В этом же направлении работали Д. А. Шкловер и И. С. Файнберг (1958) и ряд других авторов.

На основе этих идей и принципиальных конструктивных решений были сформулированы технические условия нужного нам прибора. Разработка конструкции и рабочих чертежей выполнена сотрудниками Института биофизики АН СССР А. П. Андрейцевым и М. И. Мекшенковым при участии инженера П. И. Андрейцева.

Прибор изготовлен в Карельском филиале АН СССР. В ходе изготовления и наладки прибора приходилось в ряде случаев отступать от чертежей и некоторые узлы конструктивно перерабатывать.

Прибор состоит из следующих основных частей: интегрирующей сферы, монохроматора и электрического устройства.

Интегрирующая сфера (рис. 1) диаметром 150 мм имеет три отверстия. Два из них (1, 2) расположены на противоположных сторонах сферы; третье (3) на оси, перпендикулярной к линии, проходящей через центры двух первых отверстий и центр сферы.

Первое отверстие снабжено тубусом (4) длиной в 300 мм и диаметром 35 мм. Он служит для получения параллельного пучка света. Тубус прикреплен к сфере прижимной пружиной (5). Он может быть оттянут, тогда в образовавшийся просвет (6) вставляется исследуемый лист для учета пропускаемой через него радиации.

Противоположное отверстие (2) служит для помещения листа, у которого учитывается отражение лучистой энергии. Это отверстие закрыто крышкой (7), которая плотно прижимается к сфере специальной пружиной (8).

Через третье отверстие перемешанный в сфере свет направляется на входную щель монохроматора (9).

Сочленение сферы с монохроматором позволяет вращать ее вокруг горизонтальной оси прибора, направляя тубус точно на источник света.

Монохроматор снабжен дифракционной решеткой и вогнутым зеркалом, которое играет роль как коллиматорного объектива, так и объектива для проектирования спектра на выходную щель, расположенную перед катодом фотоумножителя. Оптическая схема прибора изображена на рис. 2.

Свет из сферы проходит через входную щель (1), расположенную в фокальной плоскости вогнутого зеркала (2). Отражаясь от зеркала, лучи попадают на дифракционную решетку (3). От решетки разложенный луч снова отбрасывается на то же зеркало и от него на зеркало поворота луча (4). Повернутый луч отбрасывается через выходную щель (5) на катод фотоумножителя (6). В приборе использован фотоумножитель ФЭУ-22, чувствительность которого охватывает интересующий нас диапазон волн.

Перемещение спектра осуществляется путем качания дифракционной решетки. Максимальное отклонение решетки от исходного положения рассчитано так, что весь спектр первого порядка проходит перед катодом

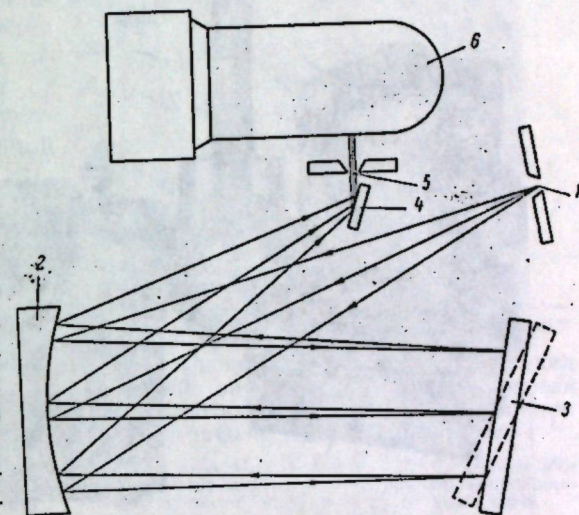


Рис. 2. Оптическая схема монохроматора.

1 — входная щель монохроматора; 2 — вогнутое зеркало; 3 — дифракционная решетка; 4 — зеркало поворота луча; 5 — выходная щель; 6 — фотоумножитель.

фотоумножителя за 18 сек. Вслед за прохождением спектра самописец автоматически выключается и решетка возвращается в исходное положение. Качание решетки обеспечено мотором СД-2. Этот же мотор приводит в движение отметчик длин волн, который синхронизирован с лентопротяжным механизмом самописца. Это обеспечивает хорошую точность определения длин волн на спектрограмме.

Прибор позволяет надежно учитывать спектральные характеристики исследуемых объектов в диапазоне волн от 400 до 730 мкм.

Градировка прибора произведена с помощью ламп ПРК-2, СВД-120А и ВСФУ-3.

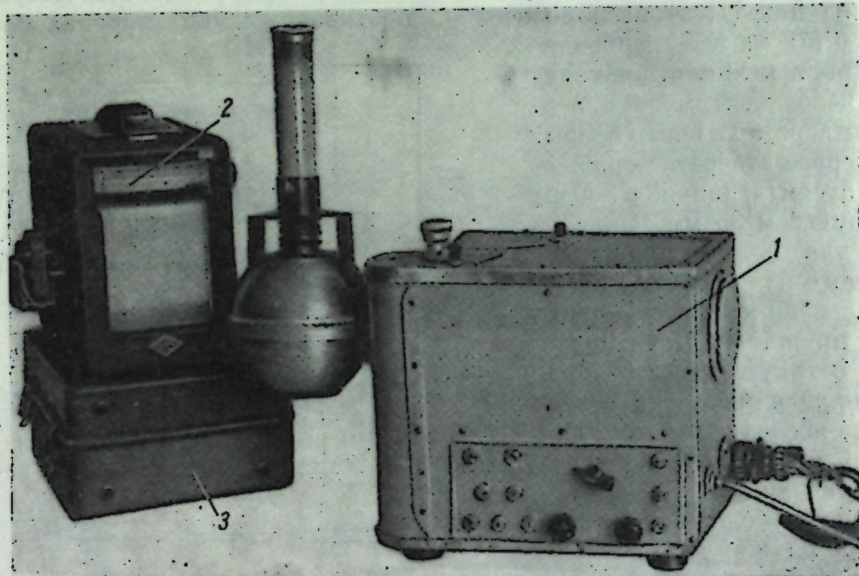


Рис. 3. Общий вид электронного спектрального прибора.

1 — оптический блок; 2 — самописец — амперовольтметр Н370А; 3 — блок питания.

Электрическое устройство прибора состоит из двух частей: приемосигнальной с фотоумножителем и усилителем постоянного тока и питающей, которая содержит устройство для питания ламп, усилителя, отметчика длин волн и фотоумножителя.

Усилитель постоянного тока для усиления сигналов фотоумножителя собран с использованием ламп 6Ж7 и 6Н1П.

Питание прибора осуществляется от сети переменного тока 127 или 210 в, что позволяет работать в теплице, в вегетационном домике или в непосредственной близости от них. Для полевых опытов изготовлен преобразователь постоянного тока, который преобразует 12 в постоянного тока в переменный ток 220 в 50 гц. Этот преобразователь обеспечивает питание всего прибора от автомобильного аккумулятора и позволяет работать в природных условиях везде, куда можно проехать на автомашине высокой проходимости ГАЗ-69.

Для записи спектрограмм использован самописец марки Н370А, у которого изменена скорость подачи бумажной ленты до 1 см/сек. Это привело в соответствие скорость развертки спектра в монохроматоре со скоростью записи. Для более точной записи отдельных участков спектра скорость подачи ленты может быть увеличена до 2 см/сек.

Общий вид прибора изображен на рис. 3.

Для работы прибор устанавливается так, чтобы тубус сферы был направлен параллельно падающим лучам (рис. 1). Испытуемый лист помещается против отверстия 1, и самописец регистрирует пропускание сквозь лист лучистой энергии. Затем лист подкладывается под крышку 7, закрывающую отверстие 2, и также регистрируется отраженная часть лучистой энергии. Сейчас же вслед за этим записывается отражение от эталона — экрана, покрытого окисью магния, — помещаемого вместо листа против отверстия в сфере (1).

Обработка полученных данных сводится к введению поправки на селективную чувствительность фотоумножителя (Чечик и др., 1957). Поправка вводится в каждую кривую отдельно. Исправленные кривые отраженной и пропущенной радиации складываются, и сумма вычитается из кривой, полученной от эталона. Окончательные результаты поглощения лучистой энергии испытуемым листом выражаются в процентах от падающей радиации и используются для построения спектральной кривой поглощения.

В ходе налаживания и испытания прибора были получены многочисленные кривые как отраженной, так и пропущенной радиации. Неоднократное повторение записей спектральных кривых с одного и того же листа при неизменных условиях освещения показало высокую точность работы прибора. Повторные записи дают полностью сливающиеся кривые.

Основная задача исследований с помощью созданного электронного спектрального прибора заключается в получении оптических характеристик листьев растений, выращиваемых при разных внешних условиях (температура почвы, почвенное питание, влажность почвы) методом, более совершенным, чем спектрограф Г. А. Тихова.

Нами получено большое количество спектрограмм как отраженной, так и пропущенной радиации от листьев растений, выращенных в вегетационных опытах при определенных условиях температуры и влажности почвы и различных вариантах удобрения.

Как общее правило, спектральные кривые отражения, пропускания и поглощения лучистой энергии листьями разно воспитанных растений не были тождественными. Определение оптических характеристик листьев с помощью электронного спектрографа, оснащенного интегрирующей сферой, подтвердило ранее выдвинутое В. П. Дадыкиным с сотрудниками (1957, 1959, 1960, 1961) положение о лабильности оптических свойств листьев, обусловленной внешними условиями жизни растений.

Из имеющегося обильного материала приведем три рисунка, на которых изображены достаточно типичные спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями растений, выращенных в разных условиях. На рис. 4 изображено поглощение света листьями картофеля, выращенного на охлажденной почве (6—8°) и на почве без охлаждения (20—25°). Листья первого варианта обнаруживают значительно большее поглощение во всем исследованном диапазоне волн.

На рис. 5 представлены спектральные кривые поглощения света листьями двухлетних растений сирени, которые воспитывались в вегета-

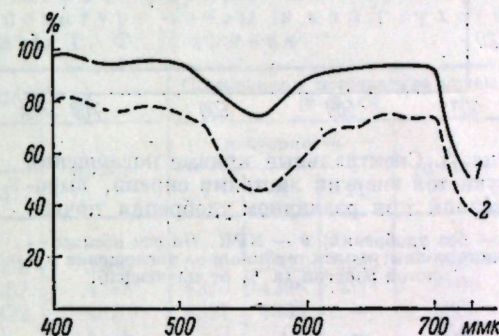


Рис. 4. Спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями картофеля (сорт Прикульский), выращенного при различной температуре почвы.

1 — при 6—8° С; 2 — при 20—25° С. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение лучистой энергии (в % от падающей).

ционных сосудах с внесением полного минерального удобрения и без внесения удобрения (контроль). Как видно из кривых, листья растений, получивших удобрение, поглотили заметно большую долю падающей радиации по сравнению с контролем. В правой половине кривых разница в поглощении наиболее значительна.

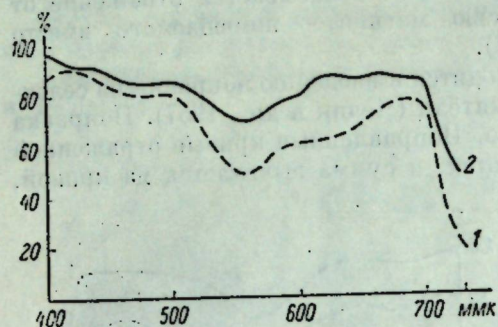


Рис. 5. Спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями сирени, выращенной при различном удобрении почвы. 1 — без удобрений; 2 — НРК. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение лучистой энергии (в % от падающей).

Таким образом, применение усовершенствованной методики исследования оптических свойств листьев, использование прибора, снабженного интегрирующей сферой, при условии облучения исследуемого листа белым светом позволяют обнаружить определенную зависимость поглощения лучистой энергии листьями от условий жизни растений.

По-видимому, в настоящее время следует сосредоточить внимание на выяснении значения этого свойства растений для энергетического обмена растительного организма.

Первый вопрос, который, как нам кажется, нуждается в проверке и подтверждении, заключается в том, сопровождается ли большее поглощение лучистой энергии листьями большей аккумуляцией этой энергии в виде энергии химических связей в массе растений. Как уже предварительно сообщалось (Дадыкин, Беденко и Алексеева, 1960; Дадыкин,

Алексеева и Давыдова, 1960), теплотворная способность, обнаруживаемая при сжигании растительного материала в калориметрической бомбе, тех растений, которые больше поглощают лучистой энергии, бывает несколько выше, чем растений, которые поглощают лучистой энергии меньше.

Эта работа была продолжена. Теплотворная способность растительного материала определялась на калориметрической установке КЛ-1. Исследуемый материал сжигался в атмосфере кислорода при давлении 30 атм в самоуплотняющейся бомбе типа СКБ-52. Средняя проба сушилась до постоянного веса. Навеска помещалась в полиэтиленовый мешочек. При

На рис. 6 воспроизведены кривые поглощения света также двухлетними растениями сирени, которые воспитывались в условиях различной влажности почвы: 40, 60 и 80% от полной влагоемкости. Выше всех, свидетельствуя о большем поглощении света, располагалась кривая растений, почвы под которыми увлажнялись до 60% от полной влагоемкости, что обычно принимается за оптимальную влажность. Как избыточная влажность почвы, так и недостаточная, вызывая нарушение нормальной жизнедеятельности растений, влекут за собой и некоторое снижение поглощения лучистой энергии.

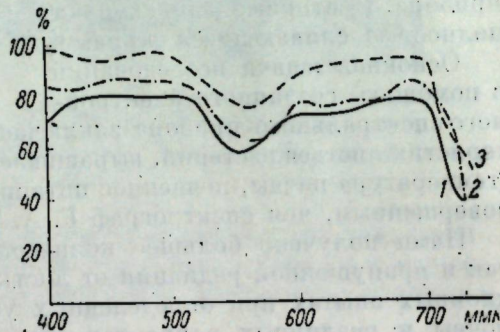


Рис. 6. Спектральные кривые поглощения лучистой энергии листьями сирени, выращенной при различной влажности почвы. 1 — 40% от полной влагоемкости; 2 — 80%; 3 — 60%. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение лучистой энергии (в % от падающей).

расчетах вводилась поправка на теплотворную способность сгорающего полиэтилена. Рассчитывалась теплотворная способность исследуемого материала на сухой вес с введением всех необходимых поправок на теплообмен калориметра, теплоту горения запала, кислотообразование и т. п. (Попов, 1953). Исследовались семена разных сельскохозяйственных растений, выращенных в условиях нормальной температуры почвы (20—25°) и пониженной (6—8°). Во всех случаях растения при пониженной температуре почвы поглощали большую часть падающей лучистой энергии.

Результаты проведенных калориметрических определений теплотворной способности семян ряда растений приведены в табл. 1.

Таблица 1

Теплотворная способность семян различных культур, выращенных при разной температуре почвы (в кал./г сухого вещества). Анализ Е. Ф. Дюкьева

Культура	Контроль (20—25° С)				Пониженная температура почвы (6—8° С)			
	повторность			среднее	повторность			среднее
	I	II	III		I	II	III	
Лен	5800	5800	5808	5803	5930	5933	5943	5935
Ячмень	4225	4242	4262	4243	4310	4298	4311	4306
Бобы русские	4322	4317	4322	4320	4327	4333	—	4330
Горох	4426	4410	—	4418	4533	4504	—	4518
Овес	4450	4422	4435	4436	4491	4457	4460	4474

Как видно из данных этой таблицы, во всех случаях теплотворная способность растений, выращенных на охлажденной почве, на 1—2.5% выше, чем у контрольных растений. Таким образом, новые данные подтвердили прежнее положение о большей аккумуляции лучистой энергии в виде энергии химических связей веществ, входящих в состав растительных тканей, теми растениями, которые обнаруживают большее поглощение света.

Большая аккумуляция солнечной энергии в растительном материале при выращивании растений в суровых условиях севера, где наблюдается более высокий процент поглощения лучистой энергии солнца, проявляется также в увеличении у северных растений содержания масла и в относительном возрастании при этом в составе масла непредельных жирных кислот. Это было в свое время показано работами С. Л. Иванова (1924, 1927, 1934) со льном, и позднее подтверждено Н. И. Шараповым (1954), а также Хоуеллом и Коллинсом (Howell a. Collins, 1957) на сое. Ту же закономерность отмечают Крамер и Козловский (Kramer a. Koslowsky, 1960) для древесных видов.

Возрастание содержания непредельных жирных кислот в растительном масле свидетельствует о большем запасании впрок энергии, причем в мобильной форме. Общее содержание непредельных кислот хорошо коррелирует с йодным числом масла.

Нами были определены йодные числа масел (по Гюблю) из семян двух сортов льна, выращенных при температурах почвы 6—8° и 20—25° (табл. 2).

Эти данные четко показывают значительное возрастание йодного числа масла растений, воспитанных на холодной почве. Это, по нашему мнению, является еще одним свидетельством наличия связи между поглощением лучистой энергии и энергетическим обменом растения в целом.

Логично предполагать, что большее поглощение лучистой энергии растением имеет место в тех случаях, когда растительный организм нуждается для нормального отправления своих жизненных функций в повышенном расходе энергии. Хорошим примером этого служит воспитание растений на охлажденной почве. Уже указывалось, что вода удерживается охлажденной почвой с большей силой, чем почвой более теплой; протоплазма при низкой температуре менее проницаема, а все растворы более вязки. Следовательно, для беспрепятственного водоснабжения в условиях охлажденных почв растения должны расходовать больше энергии по сравнению с почвами теплыми. Очевидно, процессы поглощения питательных веществ в случае пониженной температуры также будут требовать больших энергетических затрат, чем в условиях теплых почв. Повышенные затраты энергии у растений, воспитываемых на охлажденной почве, возникают прежде всего в зоне корней. Но поглощение больших количеств лучистой энергии осуществляется листьями.

Таблица 2

Подные числа масел из семян сортов льна, выращенных при различной температуре почвы

Сорт	6—8°	20—25°
1288/12	203.2	161.05
1288/12	208.5	175.2
Гиссарский 474	205.9	169.6

связей выделяется в 5—8 раз больше энергии, чем при расщеплении обычной сложнэфирной связи. В абсолютных значениях каждая макроэргическая связь содержит 10 000—16 000 кал. (Кретович, 1956).

Естественно было предположить наличие прямой зависимости между количеством обнаруживаемых в растениях нуклеотидов, включающих в себя преимущественно макроэргические соединения, и способностью растений поглощать лучистую энергию.

Проверка этого предположения осуществлена на растениях рапса и сахарной свеклы, которые выращивались в условиях разной температуры почвы (в контроле при 20—25°, в опыте рапс при 6—8°, сахарная свекла при 10—12°). Кроме того, изучались растения, получавшие различные дозы и комбинации удобрений.

Выделение нуклеотидов произведено по Берквисту (Bergkwist, 1956) охлажденной трихлоруксусной кислотой с последующей обработкой материала активированным углем и щелочным спиртом (рис. 7). Затем материал использовали для ионообменной хроматографии.

Ионообменная колонка заряжалась основным анионитом Дауэкс-4 в хлоридной форме. Через колонку размером 1.6×13 см вначале пропускали 1 л однонормальной HCl, затем отмывали ее водой до pH, равного 6—7. Через приготовленную таким образом колонку пропускали выделенную фракцию нуклеотидов. Элюцию нуклеотидов с колонки производили растворителями, предложенными А. В. Котельниковой (1957, 1959, 1960), смесью HCl и NaCl с постепенно увеличивающейся концентрацией кислоты и соли. Элюат собирали на автоматическом коллекторе и измеряли оптическую плотность на спектрофотометре СФ-4 при 260 мкм.

Результаты измерений нуклеотидов, выделенных из рапса, выращенного при разной температуре почвы, представлены на рис. 8. Идентифи-

кация нуклеотидных фракций произведена лишь по их способности поглощать в ультрафиолете. Поэтому о качественном составе отдельных фракций можно судить, сравнивая полученные Rf с литературными данными (Котельникова и др., 1960).

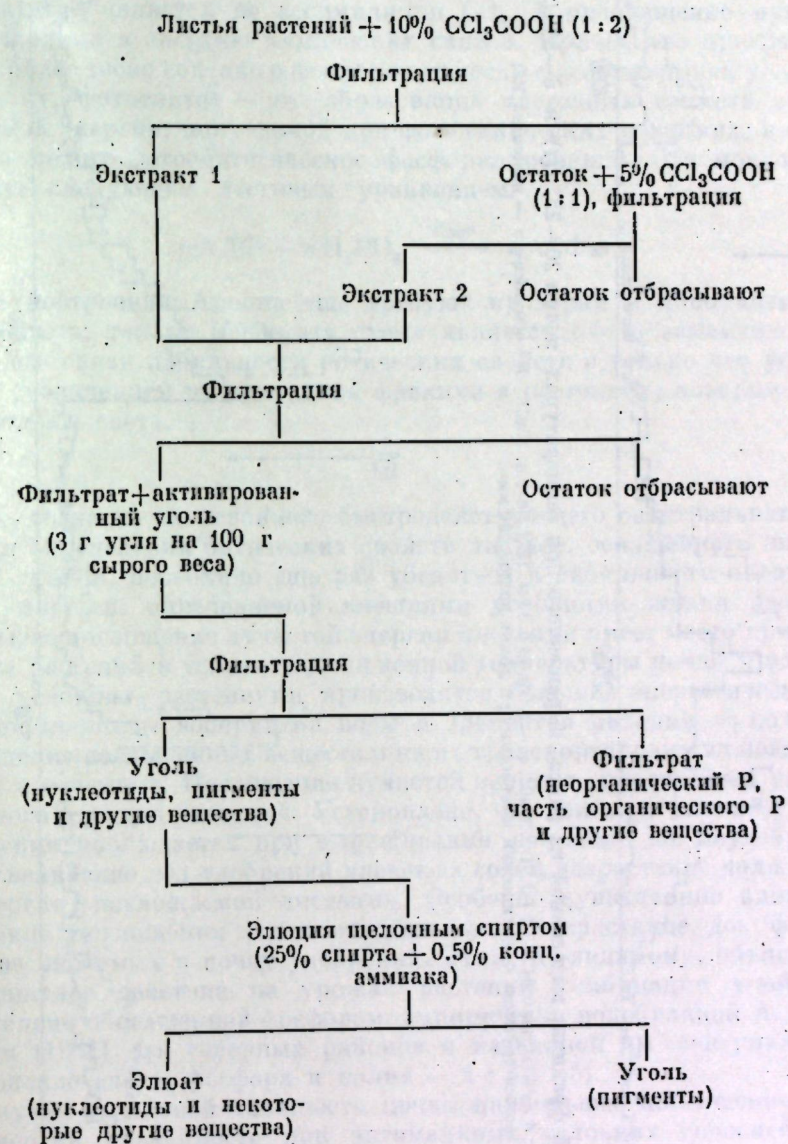


Рис. 7. Схема выделения кислоторастворимой фракции нуклеотидов из растений.

Данные рис. 8 показывают возрастание количества нуклеотидов у тех растений рапса, которые воспитывались на охлажденной почве по сравнению с контрольными растениями.

Аналогичные результаты получены у свеклы, выращенной в тех же температурных условиях.

На рис. 9 приведены данные о составе нуклеотидов растений рапса, которые получали различные дозы удобрений.

Повышенные дозы фосфора повлекли за собой увеличение нуклеотидных фракций. Эти же растения, как указывалось выше, обладают способностью к большому поглощению света.

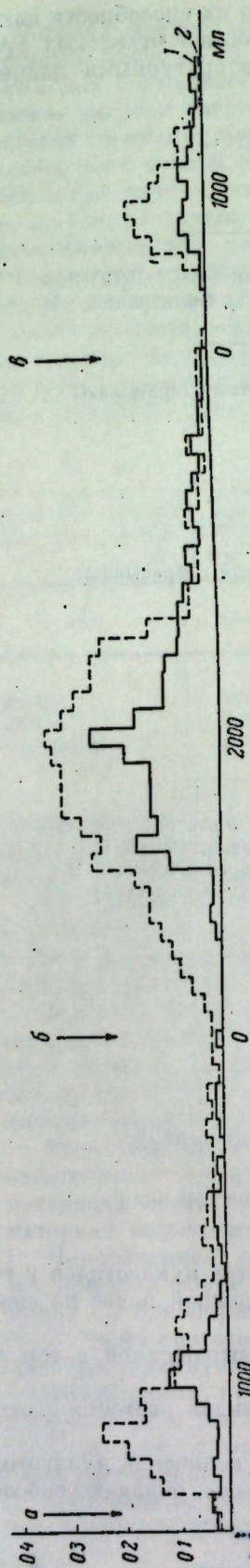


Рис. 8. Состав нуклеотидной фракции, выделенной из рапса, выращенного при температурах почвы 20—25° (1) и 6—8° (2).
а — элюция 0.005 н. HCl; δ — элюция 0.01 н. NaCl; ε — элюция 0.01 н. HCl + 0.1 н. NaCl. По оси абсцисс — величина Rf;
по оси ординат — оптическая плотность при длине волны 260 мкм.

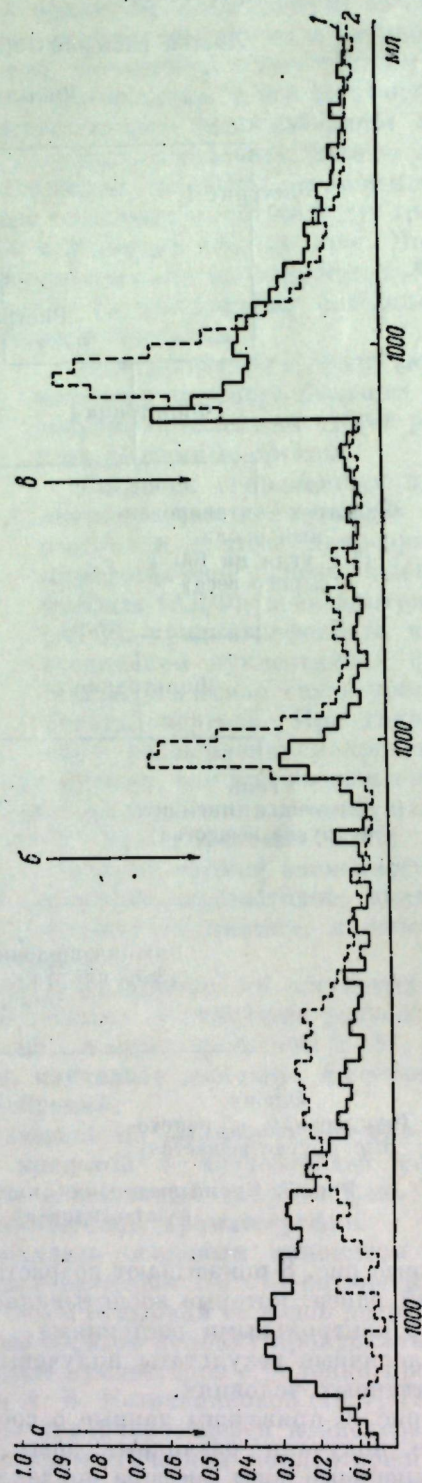
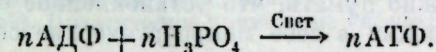


Рис. 9. Состав нуклеотидной фракции, выделенной из рапса, выращенного при различном удобрении почвы.
1 — контроль без удобрений; 2 — N₁ доза, P₃ доза, K 1.5 дозы. Остальные обозначения те же, что и на рис. 8.

Таким образом, результаты совпали с нашими ожиданиями и могут явиться первыми данными, превращающими выдвинутую гипотезу в обоснованную теорию.

Согласно представлениям, развиваемым Арноном (1961), главным в фотосинтезе является не ассимиляция CO₂, а превращение лучистой энергии солнца в энергию химических связей. Причем это превращение энергии более тесно связано с фосфором, нежели с ассимиляцией углерода. По Арнону, фотосинтез — это образование клеточных веществ за счет химической энергии, получаемой при фотохимических реакциях, в основе которого лежит фотосинтетическое фосфорилирование. Это может быть выражено следующим итоговым уравнением:



Хотя построения Арнона еще требуют проверки и дополнительных доказательств, тем не менее эта схема является очень заманчивой для объяснения связи лабильности оптических свойств с только что установленным увеличением нуклеотидной фракции в растениях, которые поглощают больше света.

III

Итак, создание электронного быстродействующего спектрального прибора для определения оптических свойств листьев, оснащенного интегрирующей сферой, позволило еще раз убедиться в лабильности оптических свойств листьев, определяемой внешними условиями жизни растений.

Большее поглощение лучистой энергии листьями имеет место при выращивании растений в условиях пониженной температуры почвы и воздуха. В этих условиях растениями производятся большие энергетические затраты на процессы восприятия воды и элементов питания из почвы, на превращение поглощенных веществ и на их транспортировку из подземных органов в наземные. Поглощение лучистой энергии определяется уровнем почвенного питания растений. Установлено, что наиболее низкий уровень поглощения наблюдается при выращивании растений на неудобренном фоне. Увеличение доз удобрений влечет за собой возрастание доли лучистой энергии, поглощаемой листьями. Особенно существенно влияет на увеличение поглощения света относительное возрастание доз фосфора в составе вносимых в почву удобрений. Этим, по-видимому, объясняется благоприятное действие на урожай растений комбинации удобрений, относительно обогащенной фосфором, эмпирически подобранной А. И. Коровиным (1961) для северных районов и названной им «северная доза» (соотношение азота, фосфора и калия — 1 : 3 : 1.5).

В случае различной влажности почвы наибольшее поглощение лучистой энергии имеет место при оптимальных условиях водоснабжения растений. Как недостаточное увлажнение почвы, так и избыточное влекут за собой уменьшение доли лучистой энергии, поглощаемой листьями растений.

Большее поглощение лучистой энергии листьями обычно сопровождается несколько увеличенной аккумуляцией энергии в растительном материале в виде энергии химических связей, что доказывается определением теплотворной способности листьев и стеблей растений. Об этом же говорит возрастание йодного числа масла, выделяемого из семян масличных растений, которое свидетельствует о большем накоплении в составе масла непредельных жирных кислот.

Нами установлено большее содержание нуклеотидов в растениях рапса и сахарной свеклы, которые воспитывались в условиях охлажденной почвы по сравнению с контрольными растениями. Увеличение содержа-

ния богатых энергией нуклеотидов установлено также при выращивании растений на фоне возрастающих доз фосфора.

В соответствии с представлениями, развиваемыми в последние годы А. Л. Курсановым и его школой (Курсанов и др., 1958—1961; Курсанов, 1960), поглощенный фосфор вовлекается в процессы обмена путем быстрого включения в состав нуклеотидов. Затем происходит перенос богатых энергией остатков фосфорной кислоты на другие органические соединения и прежде всего на сахара. Фосфорилированные сахара, по-видимому, являются основной формой, обеспечивающей перенос энергии внутри организма. Расходование в корнях макроэргических соединений тесно связано с адсорбцией и усвоением ими различных ионов.

Следуя этому, можно думать, что установленное большее содержание нуклеотидов, содержащих в себе макроэргические соединения, в растениях рапса и сахарной свеклы, которые воспитывались на охлажденной почве или при обильном удобрении фосфором, является первым шагом в расшифровке энергетического обмена растений, которые по-разному поглощают лучистую энергию.

Установление того факта, что условия произрастания определяют собой оптические свойства зеленых растений, их способность отражать, пропускать и поглощать лучистую энергию солнца, открывает возможность доступными для земледельца путями воздействовать на растения и понуждать их к увеличению поглощения солнечной энергии.

Работы в этом направлении только начинаются, подмечены лишь первые связи и зависимости. Предстоят еще большие усилия для полного овладения закономерностями, управляющими энергетическим обменом растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Арнон Д. И. (1961). Фотосинтетическое фосфорилирование и единая схема фотосинтеза. V Междунар. биохим. конгр., VI симп., 8, Изд. АН СССР, М.
- Белл Л. И. (1956). Зависимость поглощения лучистой энергии листьями от фотосинтеза. ДАН СССР, 107, 2.
- Белов С. В. (1956). Аэрофотосъемки лесов. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Белов С. В. и Е. С. Арцыбашев. (1957). Изучение отражательной способности древесных пород. Бот. журн., 42, 4.
- Березин А. М. и Н. Г. Харин. (1960). Методическое пособие по использованию спектрозональных аэроснимков для денсифрирования лесов. М.
- Березина Л. С. (1957). Альбеда некоторых сельскохозяйственных культур. Тр. Укр. научн.-иссл. гидрометеорол. инст., 8, М.
- Воскресенская Н. П. (1956). Об образовании органических кислот и аминокислот при фотосинтезе в разных условиях освещения. Физиол. раст., 3, 1.
- Воскресенская Н. П. (1960). Действие коротковолновой радиации на поглощение кислорода листьями растений. В кн.: Проблемы фотосинтеза. Изд. АН СССР, М.
- Воскресенская Н. П. и Е. Г. Зак. (1957). О поглощении кислорода листьями растений в разных участках спектра. ДАН СССР, 114, 2.
- Гаевский В. Л. (1953). К вопросу о роли альбеда в формировании радиационного режима поверхности. Тр. Главн. геофизич. обсерватории им. Воейкова, 39.
- Гайдуков Н. (1903). О влиянии окрашенного света на окраску осциллярий. Бот. зап. СПб. унив., 22.
- Дадькин В. П., Т. А. Алексеева и Ю. А. Давыдова. (1960). О различиях в поглощении света растениями открытого и защищенного грунта. Сообщ. Лабор. лесовед. АН СССР, 2.
- Дадькин В. П. и В. П. Беденко. (1960а). О географической изменчивости оптических свойств листьев растений. ДАН СССР, 130, 3.
- Дадькин В. П. и В. П. Беденко. (1960б). О связи оптических свойств листьев растений с влажностью почвы. ДАН СССР, 134, 4.
- Дадькин В. П. и В. П. Беденко. (1961). Внешние условия и усвоение растениями лучистой энергии. Вестн. с.-х. науки, 6.
- Дадькин В. П., В. П. Беденко и Т. А. Алексеева. (1960). К вопросу об энергетике растений, произрастающих на холодных почвах. В сб.: Матер. к основам учения о мерзлых зонах земной коры, 5, Изд. АН СССР, М.

- Дадькин В. П., В. П. Беденко и Ю. А. Давыдова. (1959). О зависимости оптических свойств листьев растений от удобрений почвы. ДАН СССР, 128, 6.
- Дадькин В. П. и С. А. Станко. (1957). Внешние условия и усвоение света растениями. Изд. Вост. фил. АН СССР, 1.
- Дадькин В. П., С. А. Станко, Г. С. Горбунова и З. С. Игумнова. (1957). Об усвоении света растениями в Якутске и Тикси. ДАН СССР, 115, 1.
- Данилов А. Н. (1935). Качество света как фактор, определяющий пути использования лучистой энергии в процессе фотосинтеза. Сов. бот., 4.
- Данилов А. Н. (1936). Своеобразие биологического действия световых лучей разной длины волны. Архив биол. наук, 43, 2—3.
- Данилов А. Н. (1940). Задачи изучения фотосинтеза в отношении прямого усвоения и косвенного значения света. Сов. бот., 5—6.
- Дорнбергер М. (1959). Практическое применение инфракрасных лучей. Госэнергоиздат, М.—Л.
- Дианов-Клоков В. И. (1955). Быстродействующий автоматический спектрофотометр — приставка к спектрографу. Завод. лабор., 3.
- Дианов-Клоков В. И. (1956). Логарифмический спектрофотометр. Приборы и техника exper., 3.
- Дианов-Клоков В. И. (1958). Логарифмический спектрофотометр для видимой и ультрафиолетовой областей. В сб.: Матер. X Всес. совещ. по спектроскопии, Изд. Львовск. унив., Львов.
- Иванов С. Л. (1924). Учение о растительных маслах. Изд. ВСХН, М.
- Иванов С. Л. (1927). Зависимость химического состава масличных от климата. Масложиро-жировое дело, 5—6.
- Иванов С. Л. (1934). Химия жиров. М.
- Кармаев В. Г. (1951). Влияние мощности лучистого потока и температуры воздуха на температуру листа растения. ДАН СССР, 77, 5.
- Клешиин А. Ф. (1954). Растение и свет. Изд. АН СССР, М.
- Клешиин А. Ф. (1960). Физиологические основы светокультуры растений. Автореф. докт. дисс. Л.
- Козлова К. И. (1955). Спектрофотометрия растений разных климатических зон в отраженных лучах. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Кольцов В. В. (1958). Спектровизор. Радио, 6.
- Кольцов В. В. (1959). Применение спектровизора для изучения спектральной отражательной способности небольших наземных объектов с самолета. Тр. Лабор. аэрометодов АН СССР, 7.
- Кондратьев К. Я. и Н. Е. Тер-Маркянц. (1953). О дневном ходе альбеда. Метеорол. и гидрол., 6.
- Коровин А. И. (1961). Температура почвы и растение на Севере. Госиздат Карельск. АССР, Петрозаводск.
- Котельникова А. В. (1957). Новые данные о природе и роли свободных рибонуклеотидов и некоторых из производных. Успехи совр. биол., 43, 2.
- Котельникова А. В., Е. Л. Доведова и В. В. Соломатина. (1959). Разделение аденозинфосфорных кислот при помощи отечественных анионитов. Биохимия, 24, 2.
- Котельникова А. В., В. В. Соломатина и И. А. Горская. (1960). О содержании аденозинфосфорных кислот в печени и мышцах крысы при отравлении динитрофенолом. Биохимия, 25, 6.
- Красовский А. А., К. К. Войновская и Л. М. Кособуцкая. (1952). Природа естественного состояния бактериохлорофилла в связи со спектральными свойствами его коллоидных растворов и твердых пленок. ДАН СССР, 85, 2.
- Красовский А. А., Л. М. Воробьева и Е. В. Пакшина. (1957). Исследование фотохимически активной формы хлорофилла у растений различных систематических групп. Физиол. раст., 4, 2.
- Красовский А. А., Л. М. Кособуцкая и К. К. Войновская. (1953). Активные и неактивные формы протохлорофилла, хлорофилла и бактериохлорофилла в фотосинтезирующих организмах. ДАН СССР, 92, 6.
- Кретович В. Л. (1956). Основы биохимии растений. Изд. «Сов. наука», М.
- Кринов Е. Л. (1947). Спектральная отражательная способность природных образований. Изд. АН СССР, М.
- Кузьменко А. А. (1940). Влияние спектрального состава света на развитие растений. Сов. бот., 5—6.
- Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. Изд. АН СССР, М.
- Курсанов А. Л. и М. И. Бровченко. (1961). Влияние АТФ на поступление ассимилятов в проводящую систему сахарной свеклы. Физиол. раст., 8, 3.

- Курсанов А. Л., М. И. Бровченко и А. Н. Парийская. (1959). Поступление ассимилятов в проводящие пути в листьях ревеня (*Rheum rhaponticum* L.). Физиол. раст., 6, 5.
- Курсанов А. Л. и Е. И. Выхребенцева. (1960). Первичное включение фосфата в метаболизм корней. Физиол. раст., 7, 3.
- Курсанов А. Л., О. А. Павлинова и Т. П. Афанасьева. (1959). Ферменты гликолиза проводящих тканей сахарной свеклы. Физиол. раст., 6, 4.
- Курсанов А. Л., М. Х. Чайлахян, О. А. Павлинова, М. В. Туркина и М. И. Бровченко. (1958). Передвижение сахаров у привитых растений. Физиол. раст., 5, 1.
- Любименко В. Н. (1924). Материя и растения. Синтез органического вещества в растительном царстве. Госиздат, Л.
- Максимов Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. Сельхозгиз, М.
- Мальчевский В. П. (1938). Действие некоторых лучей спектра на развитие растений. Тр. Лабор. светофизиол., 1.
- Мошков Б. С. (1950). Влияние инфракрасной радиации на темновые процессы у растений. ДАН СССР, 71, 2.
- Мошков Б. С. (1953). Некоторые вопросы светокультуры растений. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 8, 1.
- Мошков Б. С. (1959). Свет и растение. В кн.: Основы агрофизики. Физматгиз, М.
- Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. Изд. АН СССР, М.
- Паршина З. С. (1958). Филогенетические особенности спектральной яркости растений в отраженных лучах. Тр. Сек. астробот. АН КазССР, 6.
- Попов М. М. (1953). Термометрия и колориметрия. Изд. МГУ, М.
- Рабинович Е. Фотосинтез, 1, 1951; 2, 1953; 3, 1959. ИЛ, М.
- Рабинович Е. И. (1961). Перенос и запасаение световой энергии при фотосинтезе. V Междунар. биохим. конгр., VI симп., 7, Изд. АН СССР, М.
- Рубин Б. А. (1954). Физиология растений. Изд. «Сов. наука», М.
- Сулакадзе Г. С. (1949). Соотношения между морозостойкостью и физико-химическими свойствами протоплазмы. Тр. Тбилиск. бот. инст., 13.
- Тагеева С. В. и А. Б. Брандт. (1959). Универсальная установка для определения оптических свойств растений. Биофизика, 4, 2.
- Тагеева С. В., А. Б. Брандт и В. Г. Деревянко. (1960). Изменения оптических свойств листьев в течение вегетации. ДАН СССР, 135, 5.
- Тимирязев К. А. (1937). Соч., 1, Сельхозгиз, М.
- Тихов Г. А. (1945). Новое о планете Марс. ДАН СССР, 49, 2.
- Тихов Г. А. (1946). Спектральная отражательная способность зелени в связи с вопросом о растительности на Марсе. Вестн. Казахск. фил. АН СССР, 4 (13).
- Тихов Г. А. (1949). Профиль главной полосы поглощения хлорофилла. ДАН СССР, 65, 5.
- Тихов Г. А. (1950). Спектр самонизлучения (флуоресценции) растений в красных и инфракрасных лучах. ДАН СССР, 70, 1.
- Тихов Г. А. (1956). Основы визуальной и фотографической фотометрии. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Тихомиров В. С. (1951). Сезонные изменения некоторых отражательных свойств растений и вопрос о растительности на Марсе. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Френч К. С. и Д. К. Фок. (1961). Две первичные фотохимические реакции фотосинтеза, осуществляемые разными пигментами. V Междунар. биохим. конгр., VI симп., 2, Изд. АН СССР, М.
- Чечик Н. О., С. М. Файнштейн и Г. М. Лишиниц. (1957). Электронные умножители. Госиздат техн.-теор. лит., М.
- Шани С. С. и А. В. Мотова. (1956). Влияние света на рост и развитие кукурузы в условиях нечерноземной полосы. В сб.: Методами Мичурина, Сельхозгиз, М.
- Шани С. С. и А. В. Мотова. (1959). Развитие растений кукурузы в зависимости от условий солнечного освещения. Кукуруза, 9.
- Шарапов Н. И. (1954). Химизм растений и климат. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шахов А. А. и А. Д. Семенов. (1958). О поглощении света растениями в Заполярье. Журн. общ. биол., 19, 6.
- Шахов А. А., С. А. Станко, В. Е. Хазанов и Ф. С. Дьяконов. (1959). Спектральные свойства растений. Бот. журн., 44, 12.
- Шклов Д. А. и И. С. Файнберг. (1958). Электронно-лучевые спектрофотометры. Матер. X Всес. совещ. по спектроск., Изд. Львовск. ун-в., Львов.
- Bergkwist R. (1956). The acid soluble nucleotides of wheat plants. Acta Chem. Scand., 10, 8.
- Billing W. D. and R. Y. Morris. (1951). Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups. Amer. J. Bot., 5.
- Bliss L. C. (1956). A comparison of plant development in microenvironments of arctic and alpine tundras. Ecol. Monographs, 26.

- Borthwick H. A. and S. B. Hendricks. (1960). Growth is controlled by light and the measurement of night length through reversible reactions of a pigment. Science, 132, 3335.
- Butler W. L., K. H. Norris, H. W. Siegalman and S. B. Hendricks. (1959). Detection, assay, and preliminary purification of the pigment controlling photoresponsive development of plants. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 45, 1703—1708.
- Butler W. L. and K. H. Norris. (1960). The spectrophotometry of dense light-scattering material. Archiv Biochem. Biophys., 87, 1.
- Deribere M. (1941). Comportement des feuilles dans l'infrarouge proche, au cours du developpement et du sechage. Compt. Rend. d'Acad. Sci., 212, 9.
- Emerson R., R. Chalmers and C. Cederstrand. (1957). Some factors influencing the long-wave limit of photosynthesis. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 43, 1.
- Emerson R. and E. Rabinowitch. (1960). Red drop roll of auxiliary pigments in photosynthesis. Plant Physiol., 35, 4.
- Feldt R. and C. Berkley. (1946). The cathoderay spectrograph. Proc. Nat. Electron. Conf., 11.
- Holch A. E. (1931). Development of roots and shoots of certain deciduous tree seedlings in different forest sites. Ecology, 12, 2.
- Howell I. and G. Collins. (1957). Factors affecting linolenic and linoleic acid content of soybean oil. Agron. Journ., 49, 11.
- Kramer P. (1934). Effects of soil temperature on the absorption of water by plants. Science, 79.
- Kramer P. Y. and T. T. Koslovsky. (1960). Physiology of trees. N. Y.
- Muomin A. U. (1948). Cathode-ray spectrograph for studying emission and adsorption spectra. Proc. Indian Acad. Sci., 27, set A, 6.
- Monteith I. L. (1959). The reflection of short-wave radiation by vegetation. Quarterly J. Royal Meteorol. Soc., 85, 366.
- Obaton F. (1941). Sur la reflexion du proche infrarouge par les surfaces vegetales. Compt. Rend. d'Acad. Sci., 212, 14.
- Obaton F. (1944). La reflexion des radiations de grande longueur d'onde par les plantes de haute montagne. Compt. Rend. d'Acad. Sci., 218, 18.
- Obaton F. (1949). Le pouvoir reflecteur des Comferes pour le rayonnement infrarouge. Compt. Rend. d'Acad. Sci., 228, 11.
- Polunin N. (1955). Aspects of Arctic botany. Amer. Sci., 43, 2.
- Polunin N. (1960). Introduction to plant geography. N. Y.
- Seibold A. (1932). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. Planta, 16.
- Seibold A. (1934). Über die optischen Eigenschaften der Laubblätter. Planta, 21.
- Smith L. F. (1940). Factors controlling the early development and survival of eastern White Pine in Central New England. Ecol. Monographs, 10.
- Wiesner B. (1907). Lichtgenuss der Pflanzen. Berlin.

Е. А. АКУЛОВА

О ДИНАМИКЕ ПОГЛОЩЕНИЯ ЛУЧИСТОЙ ЭНЕРГИИ ЛИСТЬЯМИ НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ В ТЕЧЕНИЕ СВЕТОВОГО ДНЯ

В настоящее время имеется довольно обширная литература об изменчивости оптических свойств листьев растений в зависимости от условий внешней среды.

Г. А. Тихов с сотрудниками (Тихов, 1949, 1951; Тихомиров, 1955; Козлова, 1955), исследуя оптические свойства растений в местах естественного произрастания, показали географическую и сезонную изменчивость их. В работах В. П. Дадыкина и сотрудников (Дадыкин, 1960; Дадыкин и Беденко, 1960а, 1960б) выяснено влияние температуры воздуха и почвы, почвенного питания и влажности почвы на спектральные характеристики листьев растений. С. В. Тагеева, А. Б. Брандт и В. Г. Деревянко (1960) показали изменчивость оптических свойств листьев березы и липы в течение вегетационного периода.

Однако вопрос о динамике поглощения лучистой энергии листьями на протяжении дня до сих пор недостаточно исследован. В литературе имеются лишь отдельные указания на различное поглощение света листьями в утренние и вечерние часы по сравнению с полуденными.

А. В. Костин (1956), изучая поглощение света листьями некоторых полевых культур с помощью селенового фотоэлемента, пришел к выводу, что в утренние и вечерние часы листья поглощают больше света, чем в полуденные. Автор объясняет это изменением спектрального состава света и его интенсивности в течение дня, а также изменением оводненности листьев. А. А. Шахов и А. Д. Семененко (1958), исследуя поглощение света растениями Заполярья, установили, что утром и вечером усвоение световой энергии картофелем происходит более интенсивно, чем днем, ибо в утренние и вечерние часы используются в большей степени лучи крайней красной радиации и, по-видимому, ближней инфракрасной.

Косвенным доказательством лабильности оптических свойств растений в течение светового дня являются данные агрометеорологов об изменении на протяжении дня и вегетационного периода альбедо¹ сельскохозяйственных растений. А. А. Кудрявцева (1940) отмечает, что при ясной погоде в течение дня альбедо увеличивается с увеличением угла падения солнечного луча. Дневной ход альбедо у различных культур специфичен. Дневные колебания отражаемой части лучистой энергии обнаружены В. Л. Гаевским (1953), Л. С. Березиной (1957), К. Я. Кондратьевым и Н. Е. Тер-Маркарянцем (1953).

Вместе с тем некоторые исследователи до сих пор считают, что оптические свойства листьев стабильны при разных внешних условиях. Так,

¹ Альбедо — число, показывающее, какую часть падающей лучистой энергии отражает данная поверхность.

И. А. Шульгин (1960) на основании теоретических расчетов приходит к выводу, что при любой высоте солнцестояния суммарное поглощение физиологической радиации (400—700 мкм) остается постоянным и равным 80%.

Теоретической предпосылкой при изучении динамики поглощения энергии листьями растений послужила ритмичность большинства физиологических процессов в растении (Гунар и др., 1957; Бюннинг, 1961).

Кроме годовых, сезонных и суточных ритмов жизнедеятельности растений, обусловленных процессом исторического приспособления растений к периодически изменяющимся условиям среды, имеются ритмы с периодом, меньшим, чем сутки. Такая ритмичность, по мнению И. И. Гунара (1957), обусловлена периодическими изменениями функционального состояния тканей или органов растений, т. е. сменой периодов возбуждения периодами торможения.

Пульсирующий характер колебаний с малыми периодами установлен и для основных расходных статей энергетического баланса листьев растений: транспирации, теплообмена со средой (температура листьев растений) и фотосинтеза (Благовещенский и Шутов, 1918; Костычев, Базырина и Чесноков, 1930; Костычев и Берг, 1930; Костычев, Кардо-Сысоева, 1930; Курсанов и Угрюмов, 1934; Вобликова, 1953; Карманов и Пумпянская, 1956а, 1956б, 1956в; Wilson, 1957; Одуманова, 1959).

Непрерывная пульсация процессов, связанных с расходом энергии, несколько ранее явилась для нас теоретической основой при изучении динамики расходной части энергетического баланса листа (Дадыкин, Давыдова и др., 1960). Было выяснено, что при различных погодных условиях суммарный расход энергии листом носит импульсный характер и выражается на графиках пилообразными кривыми с размахом колебаний порядка 20—30% от максимумов.

Подобный характер расхода энергии листом ставит, на наш взгляд, под сомнение вопрос о стабильности прихода, т. е. поглощения лучистой энергии листьями во времени. Можно полагать, что и способность листьев поглощать лучистую энергию тоже весьма лабильна и подвержена ритмическим колебаниям, как и расход энергии.

Поскольку источником лучистой энергии при нашей работе служило солнце, то считаем необходимым коротко остановиться на характеристике солнечной энергии. Если посмотреть, как распределена энергия в спектре солнца за пределами земной атмосферы, то окажется, что максимум — 495 мкм — находится в голубых лучах. Такой характер распределения энергии в спектре солнца определяется температурой излучающего слоя фотосферы солнца, которая равняется 6000° К. Известно, что распределение энергии в спектре любого источника излучения определяется температурой этого тела — чем выше температура, тем более короткие волны излучает тело.

Солнечные лучи в земной атмосфере подвергаются рассеянию, причем коротковолновые лучи рассеиваются сильнее, чем лучи длинноволновой области спектра (рассеяние обратно пропорционально четвертой степени длины волны — закон Релея). Поэтому в полуденные часы, когда солнце находится высоко над горизонтом и лучи его проходят наиболее короткий путь в атмосфере, максимум энергии в спектре солнца приходится на коротковолновые лучи — голубые и зеленые; в утренние же и вечерние часы, когда высота солнца над горизонтом невелика и лучи его проходят путь в несколько десятков раз более длинный, чем в полуденные часы, максимум энергии перемещается в длинноволновую часть спектра — область красных лучей (Калитин, 1947а, 1947б; Кондратьев, 1954).

Представлялось интересным выяснить, какова реакция организма растения на изменение качественного состава солнечного света.

В 1959—1960 гг. работа проводилась методом относительной спектрофотометрии, разработанным Г. А. Тиховым и его сотрудниками (Тихов, 1945; Козлова, 1955; Тихомиров, 1955). В результате проведенного исследования было выявлено, что отражение солнечной радиации листьями изученных растений, особенно в инфракрасной области, подвержено импульсным колебаниям (Акулова, в печати).

Однако примененная нами методика была не совсем безупречна. Поэтому летом 1961 г. работа по изучению динамики оптических свойств листьев растений была продолжена с помощью нового прибора, изготовленного в Карельском филиале АН СССР. Новая установка представляет собой электронный спектральный самопишущий прибор, снабженный интегрирующей сферой, которая позволяет учитывать весь диффузный световой поток, отраженный или пропущенный листом.

В отличие от приборов, применявшихся для изучения оптических свойств листьев другими исследователями (Шульгин и др., 1958; Тагеева и Брандт, 1959), новая установка дает возможность работать с листом, используя в качестве источника излучения солнечный свет, причем лист освещается белым светом, а не узкими монохроматическими пучками. Этот факт имеет принципиальное значение, так как есть данные, говорящие об изменениях оптических характеристик листа в зависимости от того, освещается ли лист белым светом или отдельными участками спектра поочередно (Дадыкин и Грушевский, 1961).

В новом приборе свет падает на дифракционную решетку лишь после прохождения через лист или отражения от него и, разложенный, направляется с помощью зеркал на приемник радиации — фотоумножитель.

Питающее устройство из сухих и аккумуляторных батарей позволяет не зависеть от наличия вблизи электрической сети и дает возможность вести работу в полевых условиях.

Изучение динамики оптических свойств листьев растений велось в летние безоблачные дни. Прибор устанавливался на открытой площадке таким образом, чтобы он был хорошо освещен лучами солнца в течение всего светлого времени суток.

При исследовании листьев древесных пород с дерева непосредственно перед съемкой срезалась ветка, ставилась в воду и на ней выбирался хорошо развитый лист, закончивший рост и вполне здоровый. Съемка велась с интервалом в 1 час. Отражение и пропускание одного и того же листа измеряли 3 раза; при вычислении использовались средние величины.

Оптические характеристики листьев культурных растений, выращенных в вегетационных сосудах, определяли непосредственно на неотрезанных листьях. При соблюдении соответствующих мер предосторожности удавалось работать с одним и тем же листом на протяжении всего дня.

Для контроля за падающей радиацией использовали два прибора: альбедометр, позволяющий учитывать интенсивность суммарной радиации солнца и неба, с длиной волны от 300 до 2400 мкм, приходящейся на горизонтальную поверхность (в кал./см²·мин.), и фотоинтегратор для измерения сферической облученности в пределах 400—700 мкм (Белл и др., 1959).

Обработка спектральных кривых отражения и пропускания листьев, а также эталонного отражателя сводится к следующему: 1) вводится поправка на селективную чувствительность фотоумножителя; 2) ординаты исправленных кривых отражения и пропускания листа выражаются в процентах от ординат соответствующих длин волн эталонного отражателя, принимаемых за 100; 3) поглощение листа, выраженное в процентах от падающей радиации, принимаемой за 100, вычисляется по формуле

$$A_0 = 100 - (R_0 + T_0),$$

где A_0 — поглощение листа (в % от падающей радиации); R_0 — отражение листа (в % от падающей радиации); T_0 — пропускание листа (в % от падающей радиации); 100 — падающая радиация, отраженная эталоном.

Окончательные результаты вычислений выражаются в виде кривых отражения, пропускания и поглощения.

В данном сообщении мы не будем касаться вопроса о дневном ходе отражения и пропускания световой энергии листьями, а остановимся только на поглощении, ибо эта спектральная характеристика дает нам представление о количестве поглощенной листом радиации в разное время дня и позволит подойти к решению вопроса о динамике приходной части энергетического баланса листьев.

Расчет интегрального поглощения в пределах 400—730 мкм проводили следующим образом. С помощью планиметра измеряли площадь $afed$ (рис. 1), ограниченную осями координат, перпендикуляром, восстановленным из точки на оси абсцисс, соответствующей длине волны 730 мкм, и спектральной кривой поглощения.

Площадь прямоугольника $abcd$ принимали за 100% и по отношению к ней рассчитывали интегральное поглощение. Полученные результаты представлены в виде графиков.

Летом 1961 г. исследование проводилось на территории экспериментальной биологической станции Института биологии Карельского филиала АН СССР.

Объектами изучения служили из древесных пород береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.), ольха (*Alnus glutinosa* Gaerth.), два вида ивы (*Salix caprea* L. и *Salix speciosa*), а из культурных: кукуруза (*Zea mays*), сахарная свекла (*Beta vulgaris*), рапс (*Brassica napus oleifera*) и томат (*Lycopersicum esculentum*).

На рис. 2 изображены кривые динамики интегрального поглощения лучистой энергии листьями ольхи, березы, ивы козьей и ивы *sp.* 18—19 VII 1961. Как видно, поглощение света листьями этих видов древесных пород в видимой области спектра на протяжении дня носит характер ритмических изменений с размахом колебаний до 25%. Положение максимумов у различных видов не всегда совпадает.

Нужно отметить, что для исследованных видов поглощение лучистой энергии листьями в течение дня не снижается больше, чем до 60% и не поднимается выше 90%, составляя в среднем 80%. Эти данные свидетельствуют о том, что растение довольно полно использует свет как сильной, так и слабой интенсивности.

На рис. 3 приведены кривые динамики интегрального поглощения лучистой энергии листьями рапса, томата, свеклы и кукурузы. (К сожалению, из-за погодных условий мы не располагаем данными за ранние утренние и поздние вечерние часы). У указанных видов культурных растений поглощение света выражается на графике пилобразными кривыми с размахом колебаний до 28%. Положение максимумов и минимумов на кривых у всех четырех видов довольно хорошо совпадает. Небольшой размах колебаний у томата объясняется, вероятно, высоким содержанием

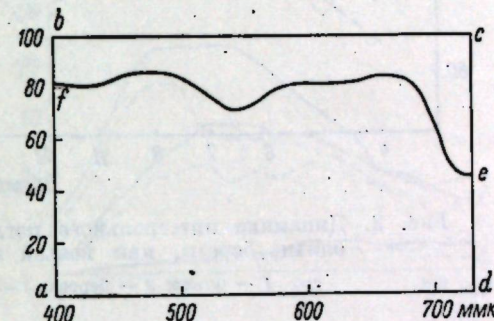


Рис. 1. Определение интегрального поглощения энергии листом.

$afed$ — площадь, соответствующая суммарному поглощению листа; $abcd$ — площадь, соответствующая количеству падающей радиации, принимаемой за 100%. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — поглощение энергии (в % от падающей радиации).

пигментов (листья имели густую темно-зеленую окраску), которые и обеспечивали относительную стабильность в поглощении света. Среднее поглощение за день у всех четырех видов равно 77%, т. е. несколько ниже, чем у древесных.

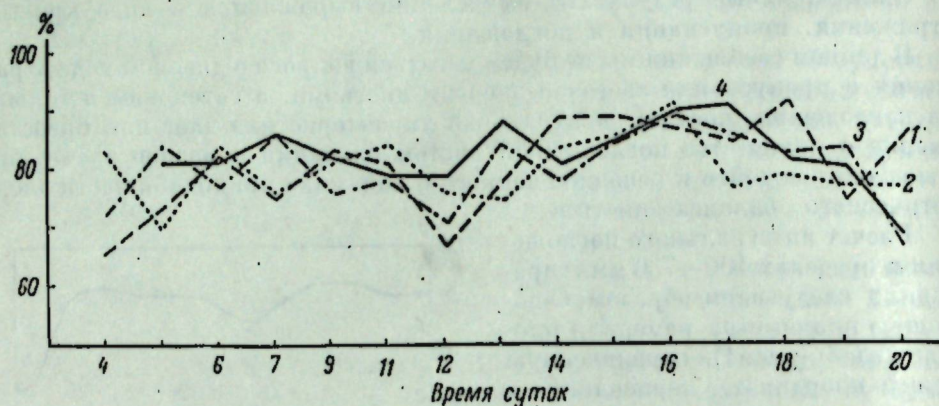


Рис. 2. Динамика интегрального поглощения лучистой энергии листьями ольхи, березы, ивы козлей и ивы sp. 18–19 VII 1961.
1 — ольха; 2 — береза; 3 — ива козлей; 4 — ива sp.

Результаты исследования динамики поглощения радиации листьями в видимой части спектра довольно хорошо согласуются с опубликованными ранее данными о динамике расходной части энергетического баланса листьев: и приход, и расход энергии выражаются на графиках пилообразными кривыми, причем отклонения от максимумов выражаются одно-

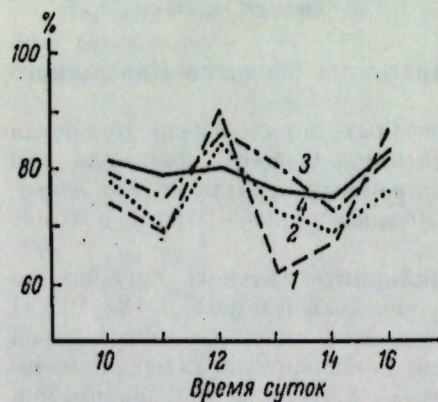


Рис. 3. Динамика интегрального поглощения лучистой энергии листьями томата, рапса, свеклы, кукурузы 4 VII 1961.
1 — свекла; 2 — рапс; 3 — кукуруза; 4 — томат.

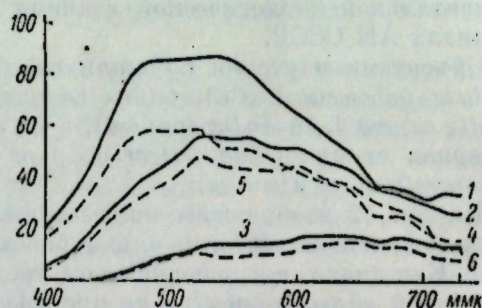


Рис. 4. Распределение энергии в спектрах солнца (1–3) и в спектрах поглощения листа ольхи (4–6) в разные часы дня.
1, 4 — в 12 час. 18 VII 1961; 2, 5 — в 19 ч. 49 м. 18 VII 1961; 3, 6 — в 4 ч. 54 м. 19 VII 1961. По оси абсцисс — длина волны; по оси ординат — энергии (в относительных единицах).

порядковыми величинами — 25–30%. Таким образом, можно предполагать, что кривая поглощения лучистой энергии листом должна повторять кривую расхода энергии этим же листом.

Паряду с изучением количественного поглощения лучистой энергии листом нас интересовала, как указывалось выше, взаимосвязь между

качественным изменением спектрального состава солнечного света в течение дня и характером поглощения этих лучей листьями.

В ходе изучения спектральных характеристик листьев растений мы получали кривые отражения радиации эталоном (эталон служила сфера, покрытая изнутри окисью магния), которые по сути дела представляют собой кривые распределения энергии в спектре солнца.

Эти кривые дали нам возможность судить о качественном составе солнечного спектра в каждый данный момент в пределах 400–730 мкм (спектральная чувствительность прибора).

В качестве примера приведем кривые распределения энергии по спектру солнца и кривые поглощения энергии листом ольхи от 18 и 19 VII 1961 (рис. 4).

В 12 час. 18 VII 1961 максимум энергии солнца излучает в голубых и зеленых лучах — 480–540 мкм. Лист ольхи в это же время поглощает максимум лучистой энергии в диапазоне длин волн 480–520 мкм.

В 19 ч. 49 м. лист ольхи поглощает наибольшее количество энергии в зеленой части спектра — 520 мкм, что совпадает с максимумом энергии в спектре падающей радиации — 520–560 мкм. Ранним утром в 4 ч. 54 м. максимум падающей радиации находится в области оранжево-красных лучей, и лист ольхи поглощает в наибольшем количестве именно эти лучи.

Подобная же закономерность в поглощении солнечных лучей наблюдается и для листьев березы (рис. 5).

Данные о максимуме поглощения листом зеленых лучей солнечного спектра в определенные часы дня могут показаться парадоксальными и противоречащими литературным данным. Однако противоречие это кажущееся, и возникает оно в силу разного подхода к обработке данных. Дело в том, что доли лучей в процентах от падающего света, поглощенных листом в зеленой части спектра, минимальна, абсолютное же количество поглощенной радиации максимальное.

Таким образом, листья растений в наибольшем количестве поглощают те лучи, которые в данный момент имеются в максимуме в спектре источника излучения. Значит, на протяжении дня растение имеет в своем распоряжении излучения разного спектрального состава в отличие от растений светокультуры, развивающихся при свете постоянного спектрального состава и интенсивности. Каким образом это отражается на направленности физиологических процессов, в частности на кинетике процесса фотосинтеза, остается пока невыясненным.

Отмеченное явление носит явно приспособительный характер, возникший в процессе длительной эволюции, и говорит об огромной пластичности оптического аппарата растений. Указанное свойство и его приспособительный характер отмечены многими исследователями начиная с К. А. Тимирязева.

О лабильности поглощения солнечной радиации листьями в течение дня можно судить также по динамике поглощения в области дальних красных лучей, а именно для $\lambda = 720$ мкм.

На рис. 6 показан ход поглощения лучистой энергии листьями березы, ольхи и двух видов ивы для волны в 720 мкм на протяжении дня. Лю-

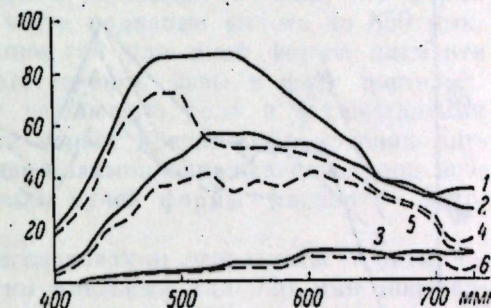


Рис. 5. Распределение энергии в спектрах солнца и спектрах поглощения листа березы.

Обозначения те же, что и на рис. 4.

бопытно, что процент поглощенной энергии для этой длины волны может достигать больших значений — до 70, при средней величине 50. И так же, как для интегрального поглощения в видимой области спектра, поглощение для 720 мкм носит характер ритмических колебаний, причем размах колебаний может достигать 60%.

Не приводя специального рисунка, отметим, что для рапса, кукурузы, томата и свеклы тоже характерна пульсация поглощения энергии для длины волны в 720 мкм. Кроме того, у них более четко выражены по сравнению с рассмотренными выше древесными индивидуальные различия в по-

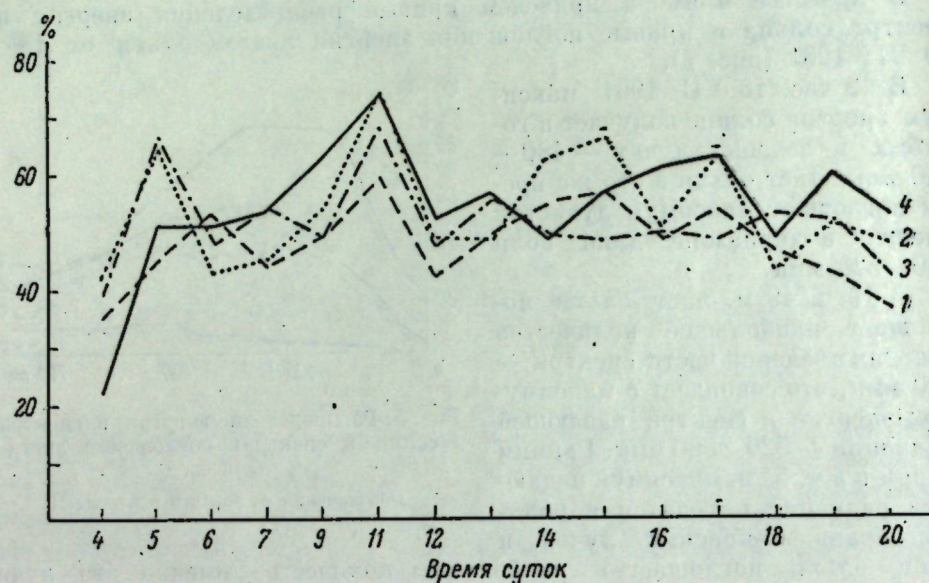


Рис. 6. Динамика поглощения солнечной энергии для 720 мкм листьями ольхи, березы, ивы козлей и ивы ср.
Обозначения те же, что и на рис. 2.

глощению, что, по-видимому, объясняется видовыми особенностями этих растений: строением листовой пластинки и содержанием пигментов.

К сожалению, методика, примененная нами в данной работе, позволяет исследовать оптические свойства листьев только в пределах видимой области спектра. За пределами остается такая важная область спектра, как инфракрасное излучение (для изучения спектральных свойств в инфракрасной области требуется специальная аппаратура).

По вопросу о роли инфракрасной радиации в жизни растений в настоящее время существуют две противоположные точки зрения.

Некоторые исследователи считают, что начиная с 720 мкм поглощение энергии листом не превышает 10—15% и поэтому инфракрасная радиация не только не играет положительной роли в жизни растений, но иногда она просто вредна. Это дало основание назвать инфракрасную радиацию абнотической (Шульгин, 1960; Клепшин, 1954).

Трудно допустить, чтобы растения, прошедшие длинный путь эволюционного развития под действием солнечного света, включающего в себя в качестве обязательного компонента инфракрасную область, были бы безразличны к этим лучам.

Существует в литературе и точка зрения, признающая положительную роль инфракрасной радиации в жизни растений. Б. С. Мошков (1953) настаивает на необходимости инфракрасной радиации для растений. Специальными опытами по светокультуре он показал, что инфракрасные

лучи по своему воздействию на растения иной раз отличаются как от света, так и от темноты. А. А. Шахов, В. С. Хазанов и С. А. Станко (1961), также настаивают на существенном значении для растений ближней инфракрасной радиации солнечного света.

Г. А. Тихов со своими сотрудниками, а также В. П. Дадыкин с первой работы в этом направлении говорят о наличии поглощения инфракрасной радиации при определенных условиях жизни растений (Дадыкин и Станко, 1957).

В последние годы работами Бортвика с сотрудниками (Borthwick a. oth., 1952; Borthwick, 1957; Borthwick a. Hendricks, 1960) открыт новый пигмент — фитохром, окисленная форма которого имеет максимум поглощения в области ближней инфракрасной радиации 730 мкм. Эта форма пигмента поглощает инфракрасную часть радиации вплоть до 850 мкм. Авторы утверждают, что преобладание той или иной формы пигмента определяет переход растений из вегетативной фазы в фазу цветения. Бюнинг (1958) также считает, что решающую роль в осуществлении фотопериодических реакций растений играет красно-инфракрасная пигментная система (так он называет две взаимопревращающиеся под воздействием красных или инфракрасных лучей формы пигмента фитохрома).

Полученные нами в настоящем исследовании результаты о ритмических изменениях поглощения энергии листьями для 720 мкм подтверждают более ранние данные об изменениях количества отраженного листом излучения в области ближних инфракрасных лучей (Акулова, в печати).

Если обнаруженная ритмичность в поглощении энергии для $\lambda=720$ мкм характерна и для других длин волн инфракрасной радиации, то пульсирующий характер интегрального поглощения по всему солнечному спектру должен быть более резко выражен, чем это показано для видимой области. Весьма вероятно, что поглощение в видимой области спектра подвержено менее резким колебаниям по сравнению с поглощением инфракрасной радиации. Спады и повышения поглощения энергии инфракрасного излучения солнца листом могут служить мощным фактором регуляции радиационного режима растения. Можно полагать, что относительно более постоянным поглощением энергии в видимой части спектра растение обеспечивает себя квантами высокой энергии, необходимыми для процесса фотосинтеза.

Дальнейшие исследования в этом направлении помогут выяснить новые стороны энергетического обмена растений.

На основании проведенного исследования можно сделать следующие выводы.

1. Суммарное поглощение листьями изученных растений лучей видимой части спектра (400—730 мкм) на протяжении дня носит характер ритмических изменений с размахом колебаний до 28%.

2. В соответствии с изменениями спектрального состава солнечного света в течение дня максимум в спектре поглощения листа совпадает с максимумом распределения энергии в спектре солнца.

3. Поглощение энергии для $\lambda=720$ мкм листьями исследованных видов растений также подвержено импульсным колебаниям.

4. В далеких красных лучах (720 мкм) листья растений поглощают в среднем 50% от падающей радиации. Это указывает, вероятно, на определенную роль этих лучей в жизни растений.

Приношу глубокую благодарность за постоянную помощь и советы в работе моему руководителю профессору доктору биологических наук В. П. Дадыкину. Благодарю также Е. В. Потаевич, Б. Н. Грушевского, Б. С. Красноярского, Р. П. Иванову и Е. П. Нечаеву за помощь в работе

- Акулова Е. А. Изменению отражательной способности листьев некоторых древесных пород в течение светового дня. (В печати).
- Белл Л. П., С. П. Чморо и В. П. Корнильев. (1959). Прибор для определения количества облучения (фотонтегратор). Физиол. раст., 6, 4.
- Березина Л. С. (1957). Альbedo некоторых сельскохозяйственных культур. Тр. Укр. научн.-иссл. гидрометеорол. инст., 8, М.
- Благовожский А. В. и Д. А. Шотов. (1918). К вопросу о суточном ходе транспирации у пустынно-солончаковых растений. Журн. опыты. агроном., 19, 6.
- Бюнинг Э. (1961). Ритмы физиологических процессов. (Физиологические часы). ИЖ, М.
- Вобликова Т. В. (1953). Фотосинтез и дыхание растений в условиях световых культур. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 8, 1.
- Гаовский В. А. (1953). К вопросу о роли альbedo в формировании радиационного режима поверхности. Тр. Глав. геофиз. обсерватор. им. Воейкова, 39, 101.
- Гунар Н. И., Е. Е. Крастниа и А. Е. Петров-Спиридонов. (1957). Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней. Изв. ТСХА, 4.
- Дадькин В. П. (1960). Использование света древесными породами в зависимости от внешних условий. В кн.: Вопросы лесоведения и лесоводства, Изд. АН СССР, М.
- Дадькин В. П. и В. П. Беденко. (1960а). О географической изменчивости оптических свойств листьев растений. ДАН СССР, 130, 3.
- Дадькин В. П. и В. П. Беденко. (1960б). О связи оптических свойств листьев растений с влажностью почвы. ДАН СССР, 134, 4.
- Дадькин В. П. и В. П. Грушевский. (1961). О пропускании света листьями растений при облучении их белым и монохроматическим светом. ДАН СССР, 141, 2.
- Дадькин В. П. и В. П. Грушевский. (1963). Электронный спектральный прибор для определения оптических свойств листьев. (В печати).
- Дадькин В. П., Ю. А. Давыдова и Е. А. Акулова. (1960). О динамике расходной части энергетического баланса листьев высших растений. ДАН СССР, 131, 2.
- Дадькин В. П. и С. А. Станко. (1957). Внешние условия и усвоение света растениями. Изв. Вост. филиалов АН СССР, 1.
- Калитин Н. П. (1947а). Тепло и свет солнечных лучей. Гидрометеиздат, Л.
- Калитин Н. П. (1947б). Лучи солнца. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Карманов В. Г. и С. Л. Пумпянская. (1956а). Изучение суточного хода транспирации у хлопчатника. Биофизика, 1, 1.
- Карманов В. Г. и С. Л. Пумпянская. (1956б). Отражение фотопериодического ритма выращивания на процессе транспирации фасоли. Агроботаника, 6.
- Карманов В. Г. и С. Л. Пумпянская. (1956в). О некоторых особенностях температурных изменений у листьев лимона. Бот. журн., 41, 3.
- Клешиин А. Ф. (1954). Растение и свет. Изд. АН СССР, М.
- Козлова К. Н. (1955). Спектрофотометрия растений разных климатических зон в отраженных лучах. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.
- Кондратьев К. Я. (1954). Лучистая энергия солнца. Гидрометеиздат, Л.
- Кондратьев К. Я. и Н. Е. Тер-Маркайиц. (1953). О дневном ходе альbedo. Журн. метеорол. и гидрол., 6.
- Костычев С. П., Е. Н. Базирина и В. А. Чесноков. (1930). Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. Изд. АН СССР, сер. 7, 7.
- Костычев С. П. и В. Н. Берг. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережье. Изв. АН СССР, сер. 7, 7.
- Костычев С. П. и Е. К. Кардо-Сысоева. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, сер. 7, 6.
- Костин А. В. (1956). О поглощении света листьями полевых культур. Изв. ТСХА, 11, 1.
- Кудрявцева А. А. (1940). Отражение, поглощение и проникновение солнечной радиации в травостой сельскохозяйственных растений. Докл. ВАСХНИЛ, 2.
- Курсанов А. Л. и В. Угрюмов. (1934). К вопросу о причинах неравномерного течения фотосинтеза на протяжении дня. Бюлл. Моск. общ. испытат. природы, 43.
- Мошков В. С. (1953). Выращивание растений на искусственном освещении. Сельхозгиз, М.—Л.
- Одуманова Г. А. (1959). Суточный ход фотосинтеза в условиях искусственного освещения. Физиол. раст., 6, 5.

- Тагеева С. В. и А. В. Брандт. (1950). Универсальная установка для определения оптических свойств растений. Биофизика, 4, 2.
- Тагеева С. В., А. В. Брандт и В. Г. Деревянко. (1960). Изменение оптических свойств листьев в течение вегетации. ДАН СССР, 135, 5.
- Тихов Г. А. (1945). Новое о планете Марс. ДАН СССР, 49, 2.
- Тихов Г. А. (1949). Профиль главной полосы поглощения хлорофилла. ДАН СССР, 65, 5.
- Тихов Г. А. (1951). Зависимость самоизлучения растений от температуры. ДАН СССР, 78, 7.
- Тихомиров В. С. (1955). Сезонные изменения некоторых отражательных свойств растений и вопрос о растительности на Марсе. Алма-Ата.
- Шахов А. А. и А. Д. Семеновко. (1958). О поглощении света растениями в Заполярье. Журн. общ. биол., 19, 6.
- Шахов А. А., В. С. Хазанов и С. А. Станко. (1961). Об истинных спектральных свойствах растений. Бот. журн., 46, 2.
- Шульгин И. А. (1960). Оптические свойства листьев растений в различных географических зонах. Автореф. канд. дисс., Л.
- Шульгин И. А., А. Ф. Клешиин и М. И. Верболова. (1958). Фотоэлектрический метод определения оптических свойств листьев растений. Физиол. раст., 5, 5.
- Borthwick H. A. (1957). Light effects on tree and seed germination. Science, 57, 6.
- Borthwick H. A. and S. B. Hendricks. (1960). Growth is controlled by light and the measurement of night length through reversible reactions of a pigment. Science, 132, 3435.
- Borthwick H. A., S. B. Hendricks, M. W. Parker, E. H. Toole and V. K. Toole. (1952). A reversible photoreaction controlling seed germination. Science, 38, 8.
- Wilson J. W. (1957). Observations on the temperatures of arctic plants and their environment. Ecology, 45, 2.

Л. М. ЗАКМАН

О ЗАВИСИМОСТИ ФОТОСИНТЕЗА РАСТЕНИЙ ОТ ДОЗ УДОБРЕНИЙ В УСЛОВИЯХ КРАЙНЕГО СЕВЕРА

Вопросы продуктивности растений на Крайнем Севере изучались многими исследователями. Широко известно своеобразие условий роста и развития растений в Заполярье: низкие температуры воздуха, наличие вечной мерзлоты в большинстве районов и обусловленная этим низкая температура почвы в зоне распространения корневой системы, короткий вегетационный период и длинный полярный день.

Изучение особенностей фотосинтеза растений в Заполярье проводилось С. П. Костычевым и его сотрудниками (Костычев и Берг, 1930; Костычев, Базырина и Чесноков, 1930; Костычев и Кардо-Сысоева, 1930). Сравнивая фотосинтез различных видов растений за полярным кругом и на юге, они пришли к выводу, что во время летнего солнцестояния ночью в Заполярье не происходит полного прекращения фотосинтеза у большинства исследованных как дикорастущих, так и культурных растений. Суточная продуктивность фотосинтеза очень велика — до $138 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2$, что объясняется, по мнению авторов, 24-часовым световым днем. В. И. Разумов и М. И. Смирнова (1940) на Полярной станции ВИРа, изучая прохождение световой стадии у различных растений при непрерывном ночном освещении, отмечают, что ночные часы полярного длинного дня характеризуются ослабленной солнечной радиацией, обогащением ее красными длинноволновыми лучами и пониженными температурами, которые и являются причиной торможения прохождения световой стадии и энергии ростовых процессов, несмотря на наличие достаточного освещения. При этом авторы сомневаются в возможности осуществления листьями растений фотосинтеза в светлые ночные часы, хотя экспериментальных данных не приводят.

А. Н. Данилов и В. А. Мириманян (1948) не получили положительного баланса фотосинтеза в Заполярье в часы около полуночи, обнаружив его лишь к 5 час. утра (при облачном небе), причем интенсивность фотосинтеза в их определениях довольно низкая — до $10 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{час}$. В. П. Дадыкин и В. Г. Григорьева (1951) сравнивали фотосинтез у дикорастущих местных и культурных растений и нашли, что ночной перерыв существует лишь у интродуцированных растений, местные же виды ассимилируют круглосуточно, что объясняется, по-видимому, генетическими различиями, историей формирования растений. Многолетние исследования М. Н. Гончарика на Енисейском Севере (1955, 1960а, 1960б) привели его к заключению, что растения в этих условиях имеют высокую интенсивность фотосинтеза (до $5 \text{ г/м}^2\cdot\text{час}$), но наблюдается прекращение его в ночные часы, после чего наступает резкий утренний подъем.

В работе З. И. Журбицкого и С. М. Вартапетян (1956) изучалось влияние летнего полярного дня (Хибины) на ассимиляцию и отток ассимилятов у картофеля. Авторы не приводят величин ассимиляции в ночные

часы, но указывают, что интенсивность фотосинтеза и количество ассимилированной углекислоты за сутки больше на полярном дне по сравнению с коротким 12-часовым днем. А. А. Шахов (1959) считает, что в результате приспособления растений к полярным температурно-световым условиям, используется для фотосинтеза во время светлых ночей при пониженной температуре рассеянная радиация малой интенсивности. При этом фотосинтез при низких интенсивностях солнечной радиации в Заполярье выше, чем в умеренной зоне. Т. Е. Кислякова (1958, 1960) в условиях Кольского полуострова (Хибины) изучила фотосинтез ряда культурных и дикорастущих растений и сделала вывод, что все растения в этих условиях могут ассимилировать круглосуточно. Интенсивность ночной ассимиляции зависит от условий освещения: в пасмурную погоду ассимиляции может не быть и в условиях 24-часового дня, или же величины ее очень невелики (около $1 \text{ мг/дм}^2\cdot\text{час}$). Максимальные цифры интенсивности фотосинтеза в опытах Кисляковой очень низкие — около $20 \text{ мг/дм}^2\cdot\text{час}$. Г. С. Горбунова (1957, 1961) считает, что хотя у ряда растений в Якутске и Тикси наблюдается накопление органического вещества в ночные часы, оно происходит в основном за счет оттока; интенсивность фотосинтеза в ее опытах, как у Кисляковой, крайне низка (до $1 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2\cdot\text{час}$). Поэтому ночная ассимиляция играет весьма незначительную роль в общей продукции органического вещества растений Севера.

Отмеченная рядом исследователей высокая продуктивность растений Заполярья (Костычев, Базырина и Чесноков, 1930; Эйхфельд, 1934, и др.) пробудила интерес к изучению особенностей усвоения ими солнечной энергии, энергетики процесса фотосинтеза. Работы Г. А. Тихова и его сотрудников показали, что с возрастанием суровости климата растения приобретают способность усваивать энергию более широкой части солнечного спектра (Тихов, 1947, 1949, 1955, 1959). В дальнейшем эти исследования были продолжены В. П. Дадыкиным (Дадыкин, Станко и др., 1957; Дадыкин, Алексеева и Давыдова, 1960), который показал, что в условиях «холодных» почв растения усваивают значительно большую часть дальней красной и даже ближней инфракрасной радиации, чем в средней полосе. А. А. Шахов предложил так называемую фототермическую теорию приспособления растений к крайним условиям существования, согласно которой растения по мере распространения к северу становятся способными полнее поглощать длинноволновую часть спектра и тем самым восполняют недостаток тепла, необходимый им для развития (Шахов, 1958; Шахов и Семененко, 1958).

В ряде работ В. П. Дадыкина и его сотрудников (Дадыкин, Станко и др., 1957; Дадыкин и Беденко, 1960, и др.) была показана связь оптических свойств листьев различных растений с температурными условиями произрастания, с влажностью почвы и было высказано положение о зависимости поглощения лучистой энергии солнца от внешних условий обитания растений. В дальнейших работах (Дадыкин, Беденко и др., 1959; Дадыкин и Беденко, 1961) была показана зависимость усвоения лучистой энергии также и от удобрения почвы. Оказывается, удобренные растения заметно меньше отражают и пропускают энергию (особенно в длинноволновой части спектра). Увеличение дозы фосфора в три раза вызвало существенное уменьшение отражения и пропускания, а следовательно, увеличение поглощения световой энергии. Аналогичные данные получены А. А. Шаховым с сотрудниками (1959), показавшими, что под влиянием тройной дозы удобрений поглощение сине-фиолетовых лучей повышается на 4%, зеленых — на 13 и красных — на 8%, т. е. наибольшее увеличение поглощения наблюдалось именно в той части спектра, которая меньше поглощается листьями в обычных условиях.

На необходимость внесения повышенных доз удобрений в условиях Крайнего Севера неоднократно указывал еще И. Г. Эйхфельд (1929, 1934 и др.). В опытах В. П. Дадыкина (1951) с помощью разработанного им метода «изолированных температур» было показано, что при сильном возрастании концентрации питательного раствора в «теплых» сосудах происходит снижение урожая, а в «холодных» оптимум лежит около пятикратной концентрации раствора Кюпа. В дальнейшем А. И. Коровин в ряде работ (Коровин, 1959а, 1959б; Коровин и Коровина, 1959) подтвердил эти данные и предложил для районов Севера «северную» дозу удобрений (при которой на одну часть азота вносится три части фосфора и полторы части калия), учитывающую, что на холодных почвах плохо усваивается фосфор.

Вопрос о питании растений при пониженных температурах почвы изучался Д. В. Штраусберг (1955, 1958, 1960). Она считает, что на холодных почвах при температуре от 0 до 5° хуже всего усваивается азот, затем фосфор; при повышении температуры раствора до 6–10° усвоение азота увеличивается, а при дальнейшем ее повышении усвоение обоих элементов становится одинаковым. Увеличение доз удобрений, по ее мнению, целесообразно лишь в очень ограниченных размерах (до двухкратных), так как в противном случае создается избыток азота, что ведет к разрастанию листовой массы.

Таким образом, анализ литературных данных показывает, что в ряде вопросов, касающихся развития растений на Крайнем Севере, мнения различных авторов расходятся: нет единого мнения по вопросу о наличии фотосинтеза во время полярного дня, о размерах интенсивности фотосинтеза у растений на Крайнем Севере и, наконец, о возможностях повышения интенсивности ассимиляции, а следовательно, и урожая сельскохозяйственных культур путем внесения более высоких доз удобрений.

Нами в условиях Обского и Енисейского Заполярья проводилась работа по изучению влияния различных доз и соотношений азота, фосфора и калия на урожай и фотосинтез ряда сельскохозяйственных культур (Закман, 1960, 1961а, 1961б). Кроме того, для выяснения вопроса о наличии ночного фотосинтеза проведен ряд определений интенсивности этого процесса в течение суток у дикорастущих растений (береза *Betula tortuosa* Ledeb. и мокрица *Stellaria media* L.).

Работа проводилась на Ямальской сельскохозяйственной станции Научно-исследовательского института сельского хозяйства Крайнего Севера и на базе того же института возле г. Норильска (в совхозе «Норильский»). Вегетационный период 1959 г. в г. Салехарде характеризовался чрезвычайно коротким безморозным периодом (последний заморозок — 5 VII, первый осенний — 7 VIII, т. е. всего 32 дня), малым числом ясных дней и небольшим количеством осадков. Вегетационный период 1960 г. (г. Норильск) отличался холодной затяжной весной, низкими средними температурами воздуха (сумма температур за период с 27 VI по 5 IX составила всего 616,8°), малым числом ясных дней и небольшим количеством осадков (25,8 мм в июле и 78,4 мм в августе).

Для измерений интенсивности фотосинтеза мы пользовались сперва методом «половинок» Сакаса, преимуществами которого являются отсутствие камер и приближенность к естественным условиям (работа с неотделенными от растения листьями). Однако трудоемкость метода — большое количество взвешиваний и невозможность в связи с этим одновременного включения в опыт нескольких видов растений — привела к необходимости выбора другого метода. В 1960 г. мы остановились на методе определения фотосинтеза с помощью радиоактивного углерода C^{14} (Заленский, Семихатова и Вознесенский, 1955). Недостатком этого ме-

тода является работа с отрезанными листьями, экспозиция в камере (наличие разницы в температурах наружного воздуха и камеры; в наших опытах она не превышала 1°), несколько завышенные цифры интенсивности фотосинтеза в связи с повышенной концентрацией углекислоты (1%). В то же время указанный метод имеет ряд достоинств: 1) возможность работать с большим числом параллельных проб для различных вариантов одновременно, что разрешает сравнивать эти данные; 2) выравненность условий температуры, влажности и освещения; 3) возможность фиксации проб для последующей обработки их осенью, в более свободное время; 4) хорошая сходимость параллельных опре-

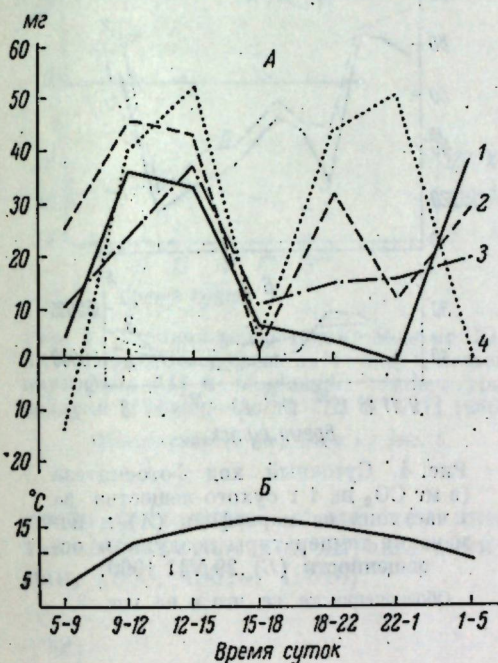


Рис. 1. Суточный ход прироста сухого вещества (в мг/дм² за 1 час) в листьях картофеля (А) и изменение температуры воздуха (Б) 25 VII 1959.

1 — контроль без удобрений; 2 — контроль с удобрением (N : P : K=1 : 1 : 1 ц/га); 3 — «северная» доза (N : P : K=1 : 3 : 1,5 ц/га); 4 — тройная доза (N : P : K=3 : 3 : 3 ц/га).

делений С (расхождение между ними не более 2%); 5) возможность проведения более частых определений в течение суток (каждые 2–3 часа).

Из большой схемы вариантов опыта 1959 г. с картофелем (сорт Шести-недельный, салехардская репродукция) для определений фотосинтеза были выбраны четыре: контроль без удобрений, удобренный контроль (доза NPK — по 60 кг действующего начала на 1 га), «северная» доза (N : P : K=1 : 3 : 1,5 ц/га) и тройная доза (N : P : K=3 : 3 : 3 ц/га). Определены суточный ход фотосинтеза во время полярного дня и дневной в конце вегетации (рис. 1 и 2). В опытах 1960 г. интенсивность фотосинтеза определялась в контроле (внесение 60–70 т навоза на га) и опыте (внесение навоза + 5 доз NPK). На рис. 3–6 приведены данные только для картофеля, для остальных культур — овса, капусты и редиса — получены аналогичные данные, отличающиеся лишь величинами интенсивности фотосинтеза.

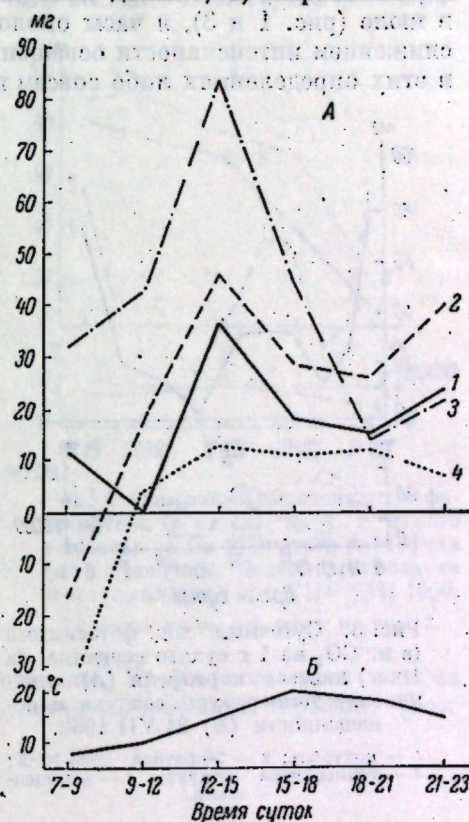


Рис. 2. Дневной ход прироста сухого вещества (в мг/дм² за 1 час) в листьях картофеля (А) и изменение температуры воздуха (Б) 28 VIII 1959.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

При рассмотрении суточного хода интенсивности фотосинтеза у всех изученных растений можно сделать вывод, что во время полярного дня ни в одном случае нет прекращения ассимиляции в ночные часы (с 24 час. до 3—4 час. утра, т. е. в период наибольшего снижения интенсивности освещения). Фотосинтез в ночные часы наблюдался также у дикорастущих растений — березы (рис. 7) и мокрицы (рис. 8). Наибольшее снижение величины фотосинтеза мы находим у картофеля контрольных вариантов в июле (рис. 1 и 3), в часы около полуночи, что может быть связано со снижением интенсивности освещения. Характерно, что опытные варианты в этих определениях либо совсем не снижают темпов ассимиляции (рис. 1,

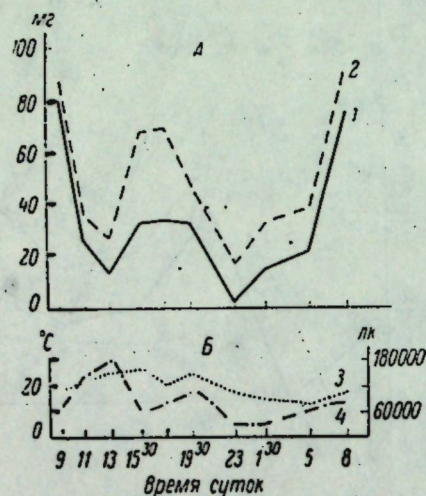


Рис. 3. Суточный ход фотосинтеза (в mg CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) 21 VII 1960.

1 — контроль; 2 — 5-кратная доза NPK; 3 — температура воздуха; 4 — освещенность.

3, 4), либо величины ее достаточно высоки (рис. 3, 2). Эти данные подтверждают приведенные в литературном обзоре положения о способности растений, выращенных на более высоком фоне питания, лучше усваивать свет низкой интенсивности, что свидетельствует об их лучшей приспособленности к неблагоприятным условиям среды.

Определения фотосинтеза в течение суток у различных сельскохозяйственных культур показывают, что суточный ход фотосинтеза на Крайнем Севере в большинстве случаев характеризуется двухвершинной кривой с резким утренним подъемом интенсивности ассимиляции и послеполуденным подъемом (рис. 1, 3, 4). При наступлении смены дня и ночи кривые интенсивности фотосинтеза становятся более сглаженными, с постепенным снижением к вечеру (рис. 5). Это можно объяснить общим снижением величины ассимиляции и отсутствием переполнения листьев ассимилятами, что вызывало, видимо, дневную депрессию в июле. Если максимум интенсивности фотосинтеза у картофеля в июле достигал и в опыте и в контроле 90 mg CO_2 на 1 г сухого веса в час (рис. 3 и 4), то в августе он составлял в опыте только 60, а в контроле — 40 mg CO_2 . Для редиса соответствующие величины равны 120 и 97; для капусты — 83 и 63 и для овса — 65 и 60. Небольшая разница в величинах интенсивности фотосинтеза у овса и капусты может быть объяснена тем, что у этих растений в конце августа листья зеленые, продолжают активный рост, в то

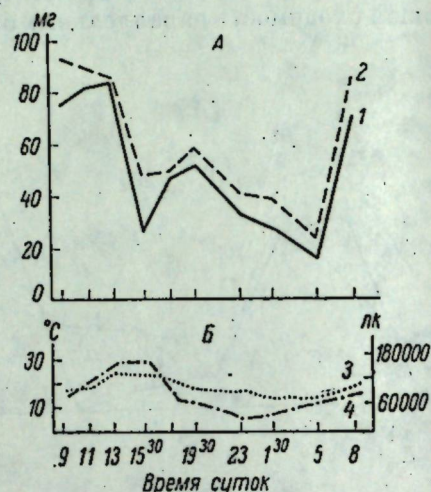


Рис. 4. Суточный ход фотосинтеза (в mg CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) 29 VII 1960.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

время как у картофеля и редиса началось отмирание ботвы в связи с переходом в репродуктивную фазу (сезонные изменения интенсивности ассимиляции хорошо видны на рис. 6).

Внесение высоких доз минеральных удобрений у всех растений вызвало повышение интенсив-

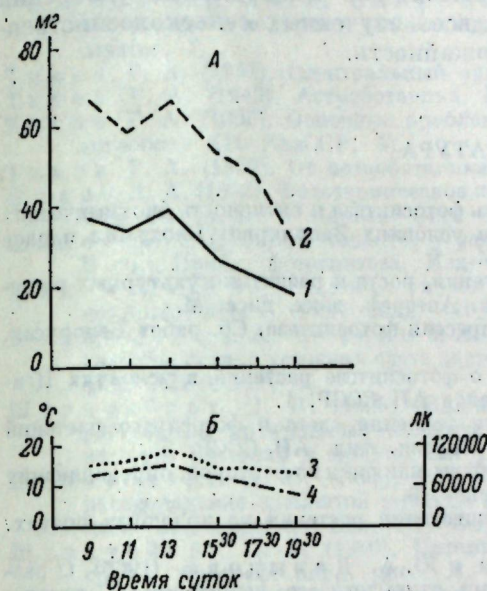


Рис. 5. Дневной ход фотосинтеза (в mg CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) 20 VIII 1960.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

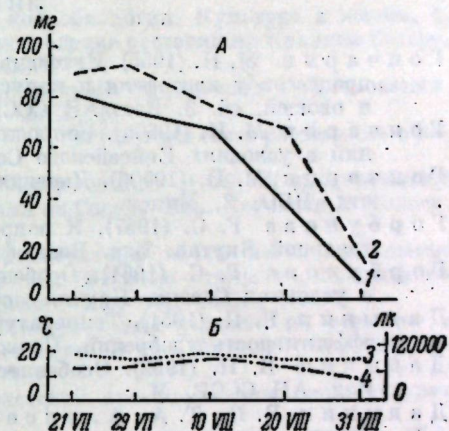


Рис. 6. Изменения интенсивности фотосинтеза (в mg CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час) листьев картофеля (А) и изменение температуры воздуха и освещенности (Б) в VII—VIII 1960.

Обозначения те же, что и на рис. 3.

ности фотосинтеза в той или иной степени. Урожай во всех опытах также был выше при выращивании растений на высоком агрофоне (Закман, 1960, 1961а, 1961б).

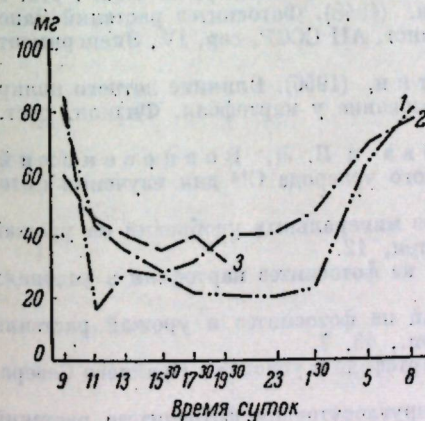


Рис. 7. Интенсивность фотосинтеза листьев березы в 1960 г. (в mg CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час). 1 — 21 VII; 2 — 29 VII; 3 — 20 VIII.

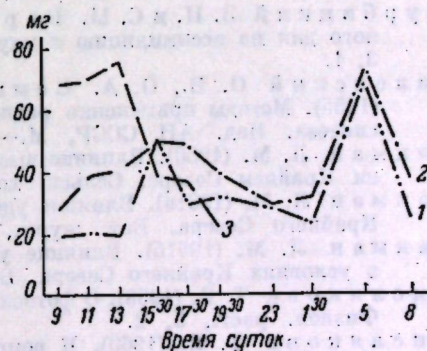


Рис. 8. Интенсивность фотосинтеза листьев мокрицы в 1960 г. (в mg CO_2 на 1 г сухого вещества за 1 час). Обозначения те же, что и на рис. 7.

Таким образом, полученные нами результаты позволяют сделать следующие выводы.

1. Все изученные растения, как культурные, так и дикорастущие, в условиях Крайнего Севера во время полярного дня фотосинтезируют круглосуточно, без ночного перерыва.

2. Интенсивность фотосинтеза различных растений на Крайнем Севере достигает величин 60—120 мг CO_2 на 1 г сухого веса в час.

3. Внесение высоких (даже 5-кратных) доз минеральных удобрений повышает интенсивность фотосинтеза всех изученных сельскохозяйственных культур и увеличивает их урожайность.

ЛИТЕРАТУРА

- Гончарик М. Н. (1955). Интенсивность фотосинтеза и активность биохимических процессов у картофеля и капусты в условиях Заполярья. Биохимия плодов и овощей, сб. 3. Изд. АН СССР, М.
- Гончарик М. Н. (1960а). Вопросы питания, роста и развития культурных растений в условиях Енисейского Севера. Автореф. докт. дисс. М.
- Гончарик М. Н. (1960б). Дневная депрессия фотосинтеза. Сб. работ Белорусск. отд. ВВО, 2, Минск.
- Горбунова Г. С. (1957). К вопросу о фотосинтезе растений в условиях Центральной Якутии. Изв. Вост. филналов АН СССР, 1.
- Горбунова Г. С. (1961). Особенности усвоения света и фотосинтез растений в условиях Севера. Научн. сообщ. Якутск. фил. АН СССР, 5.
- Дадыкин В. П. (1951). Температура почвы как один из факторов, определяющих эффективность удобрений. Почвоведение, 9.
- Дадыкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. Изд. АН СССР, М.
- Дадыкин В. П., Т. А. Алексеева и Ю. А. Давыдова. (1960). О различном поглощении света растениями открытого и защищенного грунта. Сообщ. Лабор. лесовод. АН СССР, 2.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко. (1960). О связи оптических свойств листьев с влажностью почвы. ДАН СССР, 134, 4.
- Дадыкин В. П. и В. П. Беденко (1961). Внешние условия и усвоение растениями лучистой энергии. Вестн. с.-х. науки, 6.
- Дадыкин В. П., В. П. Беденко и Ю. А. Давыдова. (1959). О зависимости оптических свойств листьев растений от удобрения почвы. ДАН СССР, 128, 6.
- Дадыкин В. П. и В. Г. Григорьева. (1951). О фотосинтезе у растений Заполярья при круглосуточном освещении. ДАН СССР, 80, 2.
- Дадыкин В. П., С. А. Станко, Г. С. Горбунов и З. С. Игумнова. (1957). Об усвоении света растениями в Якутске и Тикси. ДАН СССР, 115, 1.
- Данилов А. Н. и В. А. Мириманян. (1948). Фотосинтез растений Заполярья в природных условиях. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперимент. бот., 6.
- Журбицкий З. И. и С. М. Вартапетян. (1956). Влияние летнего полярного дня на ассимиляцию и клубнеобразование у картофеля. Физиол. раст., 3, 1.
- Заленский О. В., О. А. Семихатова и В. Л. Вознесенский. (1955). Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Закман Л. М. (1960). Влияние высоких доз минеральных удобрений на урожай на Крайнем Севере. Сельск. хоз. Сибири, 12.
- Закман Л. М. (1961а). Влияние удобрений на фотосинтез картофеля в условиях Крайнего Севера. Бот. журн., 46, 4.
- Закман Л. М. (1961б). Влияние удобрений на фотосинтез и урожай растений в условиях Крайнего Севера. Бот. журн., 46, 7.
- Кислякова Т. Е. (1958). О фотосинтезе картофеля в условиях Крайнего Севера. Физиол. раст., 5, 2.
- Кислякова Т. Е. (1960). К вопросу о круглосуточном фотосинтезе растений на Крайнем Севере. Физиол. раст., 7, 1.
- Коровин А. И. (1959а). Особенности формирования урожая в условиях Севера в связи с пониженными температурами. Тр. Соликамск. с.-х. опытн. станции, 2.
- Коровин А. И. (1959б). Влияние пониженной температуры почвы на растения в условиях Севера. Автореф. докт. дисс. М.
- Костычев С. П., Е. Н. Базырина и В. А. Чесноков. (1930). Суточный ход фотосинтеза при незаходящем солнце в полярной зоне. Изв. АН СССР, 7.
- Костычев С. П. и В. А. Берг. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза на Черноморском побережье. Изв. АН СССР, 7.
- Костычев С. П. и Е. К. Кардо-Сысоева. (1930). Исследования над суточным ходом фотосинтеза растений Средней Азии. Изв. АН СССР, 6.

Коровин А. И. и З. И. Коровина. (1959). Влияние пониженной температуры почвы на рост, развитие и урожай растений в условиях Севера. Бот. журн., 44, 3.

Разумов В. И. и М. И. Смирнова. (1940). Значение летнего «ночного» периода суток в полярных условиях для развития растений. Вестн. соц. растениеводства, 1.

Тихов Г. А. (1947). Спектральный анализ растений. ДАН СССР, 57, 7.

Тихов Г. А. (1949). Астроботаника. Изд. АН КазССР, Алма-Ата.

Тихов Г. А. (1955). Основные проблемы и перспективы астроботаники. Тр. Сек. астробот. АН КазССР, 4.

Тихов Г. А. (1959). От астроботаники к космобиологии. Культура и жизнь, 4.

Шахов А. А. (1958). Фототермическое приспособление растений на Крайнем Севере. Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 5.

Шахов А. А. (1959). Фотосинтез у растений в крайних условиях существования. В сб.: Пробл. фотосинтеза, Изд. АН СССР, М.

Шахов А. А. и А. Д. Семеновко. (1958). О поглощении света растениями в Заполярье. Журн. общ. биол., 19, 6.

Шахов А. А., С. А. Станко и А. И. Коровин. (1959). К экологической характеристике усвоения света растениями на Севере. Изв. Карельск. и Кольск. фил. АН СССР, 4.

Штраусберг Д. В. (1955). Влияние температуры почвы на использование растениями питательных элементов. В сб.: Меченые атомы в исследовании питания растений и применения удобрений. Изд. АН СССР, М.

Штраусберг Д. В. (1958). Влияние температурных условий на усвоение и распределение элементов питания в растениях. В сб.: Физиол. раст., агрохимия, почвоведение, Изд. АН СССР, М.

Штраусберг Д. В. (1960). Питание растений при пониженных температурах среды. Автореф. канд. дисс. М.

Эйхфельд И. Г. (1929). Как возделывать картофель на Крайнем Севере. Изд. ВИР, Л.

Эйхфельд И. Г. (1934). 10 лет работы по продовольственной проблеме Крайнего Севера. В сб.: Пробл. северн. растениеводства, 4, Изд. ВАСХНИЛ, М.

С. И. ДРОЗДОВ, Ю. Е. НОВИЦКАЯ, А. А. КОМУЛАЙНЕН,
З. Ф. СЫЧЕВА, Т. А. БАРСКАЯ и Л. А. ПЕРМИНОВА

ВЛИЯНИЕ ЗАМОРОЗКОВ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Проблема морозоустойчивости растений является одним из важнейших разделов физиологии растений, и решение ее имеет огромное как практическое, так и теоретическое значение, поскольку оно вскрывает новые данные о физико-химическом строении протоплазмы.

Решение проблемы морозоустойчивости растений и направленное изменение ее могут быть достигнуты лишь путем разработки теоретических основ повышения устойчивости растительного организма. Одним из промежуточных этапов при разработке этой большой и сложной проблемы является выяснение влияния отрицательных температур воздуха, и в частности заморозков, на ход важнейших физиологических процессов, протекающих в растениях.

Исследованию этого вопроса и посвящена настоящая работа.

Правильное представление о процессах, происходящих при вымерзании растений и приводящих к повреждению и отмиранию тканей и органов, необходимо для разработки способов борьбы с этим явлением.

Попытки научно объяснить повреждение растений под влиянием мороза делались еще в первой половине XVIII в. Гибель растений объясняли следствием разрыва клеточных стенок от расширения клеточного сока при замерзании. Начиная со второй половины прошлого века и по настоящее время проблеме гибели растений от вымерзания посвящено очень много исследований. Разными авторами гибель растений от заморозков объяснялась обезвоживанием протоплазмы, механическим повреждением кристаллами льда, чрезмерным растяжением клеточных оболочек, образованием льда в самой плазме, химическими изменениями состава клеточного сока и др. (Максимов, 1952, и др.).

Одновременно накапливались данные по выяснению сущности устойчивости растений при низких температурах. В качестве защитных приспособлений растений против повреждений от низких температур выдвигалось накопление сахаров, рассматривалась роль белков. Большое значение в повышении устойчивости растений придается водоудерживающей силе протоплазмы, уровню водообмена, физико-химическим свойствам протоплазмы и т. д. (Lidfors, 1907; Schaffnit, 1910; Новиков, 1928; Туманов, 1931а, 1931б; Голуш, 1937; Генкель и Марголина, 1952; Максимов, 1952, и др.).

Литературные данные по влиянию заморозков на физиологические процессы у растений очень малочисленны и в большинстве случаев носят случайный характер, зачастую противоречивы, крайне пестры, так как большинство из них получено в полевых условиях без точного измерения даже температуры ткани растения во время заморозков.

В настоящей работе приводятся данные по влиянию краткосрочных слабых и средних заморозков, наиболее часто встречающихся в природе, на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы.

Таблица 1

Влияние заморозка на оводненность тканей листа яровой пшеницы (в % к сырому весу)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °C)	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия проб								
	1 сутки			2 суток		6 суток		10—15 суток	
	4°	10°	14°	10°	14°—15°	10°	14°—16°	10°	14°

1959 г.

Появление 5-го листа.	Контроль . .	79.5	77.1	—	75.6	76.8	76.1	76.9	71.7
	—1.7	81.7	78.2	—	78.3	77.5	78.1	76.6	73.7
5 листьев.	Контроль . .	76.2	76.2	—	76.2	—	—	—	75.5
	—2.5	73.6	74.3	—	73.4	—	—	—	71.7
5 листьев.	Контроль . .	78.9	78.0	75.4	—	75.1	—	—	—
	—3.0	78.6	77.7	73.3	—	73.7	—	—	—

1960 г.

5 листьев.	Контроль . .	76.5	74.9	74.3	—	—	73.8	74.2	71.5	71.2
	—3.0	75.3	74.6	73.6	—	—	72.7	72.9	70.6	70.7
Молочная спелость.	Контроль . .	72.0	70.5	70.6	—	—	—	—	—	—
	—3.0	69.9	68.3	68.8	—	—	—	—	—	—

Опыты проводились с яровой пшеницей (сорт Диамант) в течение двух лет (1959—1960 гг.) лабораторно-вегетационным методом. Растения вы-

Таблица 2

Влияние заморозка на оводненность тканей листа яровой пшеницы (в % к сырому весу).
Водная культура (1959 г.)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °C)	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы						
	1 сутки			2 суток		3 суток	
	6 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰	10 ⁰⁰	
Появление 3-го листа.	Контроль	—	89.2	—	88.4	—	87.9
	—3.0	—	88.6	—	87.9	—	88.0
5 листьев.	Контроль	85.5	84.7	84.5	—	84.3	—
	—3.0	84.8	84.2	83.7	—	84.2	—

рачивались в вегетационных сосудах, на среднесуглинистой почве с добавлением по 1 г действующего начала N, P₂O₅, K₂O и по 50 мг солей микроэлементов (B, Cu, Mn, Zn, Mo) на сосуд при влажности почвы около 60% от полной влагоемкости. Сосуды с растениями в течение всей вегетации находились на открытом воздухе и только в ненастную погоду и при возможности ночного заморозка укрывались в вегетационном домике. Искусственные заморозки адвективного типа создавались в холодильной камере объемом 8 м³, охлаждавшейся с помощью фреоновой холодильной установки. Выравнивание температуры воздуха в камере осуществлялось

с помощью вентиляторов. Продолжительность заморозка — 3.5 часа. В ходе опыта с помощью термодатчиков осуществлялся дистанционный контроль над температурой воздуха, почвы, тканей листьев и стеблей с точностью $\pm 0.1^\circ\text{C}$. Более подробно методика проведения опытов изложена в опубликованной ранее работе (Дроздов и др., 1960).

В наших исследованиях изучалось влияние заморозков на водный режим растений, содержание пигментов, интенсивность дыхания и фотосинтеза, белковый и углеводный обмен, поступление минеральных веществ.

Таблица 3

Влияние заморозка -3°C на водный режим листьев яровой пшеницы в фазе 5 листьев

Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы	Формы воды (в % к сырому весу)					Осмотическое давление клеточного сока (в атм.)	Водный дефицит листа (в %)
	всего	свободная	связанная	отношение связанной к свободной	осмотически связанная		
5 час.; 10 ⁰⁰	78.2	45.3	33.0	0.72	15.95	17.05	12.28
	75.5	14.6	60.9	4.16	16.15	44.75	12.88
9 час.; 14 ⁰⁰	77.4	50.1	27.3	0.54	—	—	—
	77.5	35.4	42.1	1.18	—	—	—
6 суток; 10 ⁰⁰	74.6	55.7	18.9	0.33	—	—	14.08
	74.1	33.6	40.5	1.25	—	—	19.24
8 суток; 14 ⁰⁰	74.3	58.1	16.2	0.27	—	—	15.04
	73.2	35.5	37.7	1.06	—	—	19.72
14 суток; 10 ⁰⁰	72.7	51.5	21.2	0.41	11.48	9.72	9.51
	72.6	34.4	38.2	1.11	12.19	26.01	10.51
14 суток; 14 ⁰⁰	73.0	59.2	13.8	0.23	—	—	—
	71.4	47.7	23.7	0.49	—	—	—

Примечание. В числителе — данные контрольного варианта, в знаменателе — опытного.

Показателями состояния водного режима были взяты интенсивность транспирации, оводненность и водоемкость листьев, водный дефицит, осмотическое давление клеточного сока, свободная и связанная вода в листьях растений.

Интенсивность транспирации определялась путем быстрого взвешивания срезанных листьев без применения парафина (с экспозицией 3 и 6 мин.). Оводненность, водоемкость листа, водный дефицит, сопротивляемость отдаче воды при завядании определялись по методике, подробно описанной в работе М. Н. Гончарика (1960). Осмотическое давление клеточного сока определялось криоскопическим методом. Связанная вода определялась по методу Маринчик (1957). Интенсивность фотосинтеза и дыхания — по Иванову и Коссовичу (1946), количественное определение пигментов, аминокислот и качественное — углеводов проводились хроматографическим методом; количественное определение углеводов — по микрометоду Бертрана в модификации Ильина (Iljin, 1928). Содержание калия определялось кобальтонитритным методом в модификации Крамера и Тисдала (Коренман, 1936), общий азот — микрометодом Кьельдаля, белковый — по Барнштейну, фосфорная кислота — колориметрическим методом Труога (Хейфец, 1954). Для физиологических исследований использовался верхний, хорошо развитый лист растений.

Проведенные исследования показали, что даже кратковременные, неглубокие, примерно -3° заморозки, не оставляющие видимых повреждений, вызывают глубокие изменения в ходе физиологических процессов, сохраняющиеся в течение почти всей вегетации.

Заморозки разной интенсивности неодинаково влияют на водный режим растений (табл. 1—5).

Слабые заморозки (-1.75°) вызывают значительное увеличение оводненности тканей листьев (табл. 1). Разница в оводненности листьев контрольных и опытных растений четко увеличивалась в течение всего периода, пока проводились наблюдения (15 дней), и достигала 2% от общего

Таблица 4

Влияние заморозка на интенсивность транспирации листьев яровой пшеницы (в граммах воды на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в $^\circ\text{C}$)	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы									
	1 сутки		2 суток		5—6 суток		10—15 суток		20 суток	
	5 ⁰⁰ —10 ⁰⁰	10 ⁰⁰ —14 ⁰⁰	10 ⁰⁰ —14 ⁰⁰	14 ⁰⁰ —18 ⁰⁰	10 ⁰⁰ —14 ⁰⁰	14 ⁰⁰ —18 ⁰⁰	10 ⁰⁰ —14 ⁰⁰	14 ⁰⁰ —18 ⁰⁰	10 ⁰⁰ —14 ⁰⁰	14 ⁰⁰ —18 ⁰⁰

1959 г.

Появление 5-го листа.	Контроль	2.30	3.68	—	5.06	4.67	4.19	5.15	4.13	—
	—1.75	2.18	3.65	—	4.71	1.71	5.10	3.85	4.19	—
5 листьев.	Контроль	3.24	6.65	—	3.99	—	—	—	4.6	—
	—2.5	1.71	2.65	—	1.65	—	—	—	1.77	—

1960 г.

5 листьев.	Контроль	2.16	6.42	5.60	—	—	7.31	4.05	2.98	5.53	0.96	6.9
	—3.0	1.84	5.82	4.19	—	—	2.46	2.65	2.76	4.73	1.16	5.9
Молочная спелость.	Контроль	1.4	4.76	4.6	—	—	—	—	—	—	—	—
	—3.0	1.3	4.4	3.8	—	—	—	—	—	—	—	—

веса листа. Несмотря на повышенную оводненность тканей, интенсивность транспирации листьев, подвергшихся легкому заморозку, особенно в дневные часы, значительно ниже, чем интенсивность транспирации листьев контрольных растений (табл. 4).

Снижение интенсивности транспирации листьев опытных растений в дневные часы по сравнению с интенсивностью транспирации листьев контрольных растений достигало 3 г воды в 1 час при расчете на 1 г абсолютно сухого веса листа. Эти же листья характеризуются и меньшей быстротой расходования водного запаса по сравнению с листьями контрольных растений (табл. 5).

Эти данные косвенно свидетельствуют о том, что слабые заморозки приводят к резкому увеличению водоудерживающей способности тканей без серьезного нарушения структуры протоплазмы. Увеличение водоудерживающей способности тканей под влиянием легкого заморозка происходит за счет гидролиза органических соединений, что будет видно при дальнейшем рассмотрении влияния заморозков на углеводный и белковый обмен в растении (табл. 11, 12).

Более интенсивный заморозок порядка -2.5 — -3.0° приводит к снижению оводненности тканей листьев (табл. 1, 2), которое происходит в основном за счет резкого уменьшения фракции «свободной» воды (табл. 3) при одновременном увеличении процента «связанной» воды как за счет осмотически, так и за счет коллоидно связанной воды. Осмотическое дав-

ление клеточного сока в листьях растений, подвергшихся заморозку, значительно выше, чем у листьев растений контрольного варианта. В связи с уменьшением оводненности листьев опытных растений и особенно умень-

Таблица 5

Влияние заморозка на быстроту расходования водного запаса листьями яровой пшеницы (в граммах воды на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °C)	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы	Время, прошедшее с момента отделения листа от растения (мин.)				
		2—4	5—7	8—10	11—13	14—16
Появление 5-го листа; —1.75	30 мин.; 5 ⁰⁰	2.30	2.46	1.64	1.64	0.9
		2.18	2.19	1.70	1.84	1.1
	1 сутки; 10 ⁰⁰	5.06	2.07	0.80	0.57	0.43
		4.71	1.33	1.03	1.34	0.80
	1 сутки; 15 ⁰⁰	4.68	1.52	0.43	0.47	0.84
		1.72	0.62	0.85	0.73	0.58
5 листьев; —2.5	12 суток; 10 ⁰⁰	4.13	3.26	2.77	1.87	1.18
		4.19	3.18	2.38	1.49	0.96
	1 сутки; 10 ⁰⁰	3.99	4.10	3.86	3.51	2.43
		1.65	1.00	0.99	0.75	0.58
	11 суток; 10 ⁰⁰	4.60	3.50	3.22	1.95	1.55
		1.77	1.17	0.61	0.69	0.35

Примечание. В числителе — данные контрольного варианта, в знаменателе — опытного.

шением в них фракции свободной воды быстрота расходования листьями водного запаса ниже, чем у листьев контрольных растений, а как след-

Таблица 6

Влияние заморозка —3° в фазе 5 листьев на интенсивность фотосинтеза листьев яровой пшеницы (в мг CO₂ на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

	Время, прошедшее после заморозка (сутки)			
	1	5	15	20
Контроль	18.4	16.1	14.2	15.3
Заморозок	16.5	—	10.4	10.7

Примечание. Определении произ-
подились в 10 час. утра.

ассимиляционно-дыхательном комплексе растений.

Немногочисленные данные, имеющиеся в литературе, указывают на то, что под влиянием временного воздействия пониженной температуры интенсивность фотосинтеза резко падает. В опытах Г. А. Самыгина (1955а, 1955б) при 4-часовом замораживании при —5° трехлетних сеянцев лимона фотосинтез сразу после заморозка снижался незначительно, затем постепенно ослабевал, а через неделю почти прекращался.

Снижение интенсивности фотосинтеза под влиянием временного воздействия низких температур отмечает и А. А. Ветухова (1946) для озимой пшеницы, причем депрессия фотосинтеза возрастала по мере снижения устойчивости объекта.

Аналогичные результаты получены и в наших исследованиях (табл. 6). Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы, подвергшейся заморозку —3.0° в фазу 5 листьев, заметно снизилась. Последствие заморозка на интенсивность фотосинтеза отмечалось в наших исследованиях в течение более 20 суток.

Депрессия фотосинтеза под влиянием пониженных температур происходит, как показывают микроскопические исследования А. А. Ветуховой (1946), М. Н. Чрелашвили и Т. А. Кезели (1958), от изменения состояния пластид, а возможно, и в результате разрушения пигментов и нарушения процессов их синтеза, на что указывают наши исследования (табл. 7).

Таблица 7

Влияние заморозка —2.9° в фазе цветения на содержание пигментов в листьях яровой пшеницы (в мг на 10 г сухого вещества)

	Хлоро- филл а	Хлоро- филл б	Висола- ксантин	Лютеин	Каротин
Контроль	2.58	1.12	0.038	0.124	0.305
Заморозок	2.38	0.88	0.030	0.093	0.250

Таблица 8

Влияние заморозка на интенсивность дыхания корней яровой пшеницы (в мг CO₂ на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °C)	В момент заморозка	Время, прошедшее после заморозка			
		1 час	7 час.	1 су- тки	5 су- ток
4 листа.	Контроль	22.8	—	—	11.86
	—3.1	8.13	—	—	13.2
3 листа.	Контроль	20.15	9.42	7.36	6.06
	—3.5	14.3	9.26	11.25	9.02

Примечание. Температура в зоне корней в период заморозка не снижалась ниже +14°, интенсивность дыхания определялась по методу Винклера.

Таблица 9

Влияние заморозка на интенсивность дыхания листьев яровой пшеницы (в мг CO₂ на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °C)	Время, прошедшее после заморозка					
	1 час	2 часа	7 час.	5 су- ток	15 су- ток	20 су- ток
3 листа.	Контроль	5.6	9.1	10.7	4.6	—
	—3.1	9.1	10.5	13.8	5.3	—
5 листьев.	Контроль	—	—	7.1	4.3	4.7
	—3.0	—	—	3.0	4.5	2.7

Примечание. Интенсивность дыхания определялась по методу Ипанова—Коссовича.

Отмеченные в отношении фотосинтеза закономерности не наблюдались для дыхания (Ветухова, 1946), что свидетельствует о более высокой чувствительности фотосинтетического аппарата к действию внешних факторов.

Таблица 10

Влияние заморозка -3° в фазе выхода в трубку на содержание углеводов у пшеницы (в % на абсолютно сухой вес)

Часть растения и вариант		Моносахара	Дисахара	Сумма растворимых углеводов	Крахмал
Листья.	Контроль . . .	2.3	2.2	4.5	1.0
	Заморозок . . .	2.1	3.5	5.6	0.7
Корни.	Контроль . . .	2.8	5.7	8.5	1.2
	Заморозок . . .	5.7	2.4	8.1	0.3

Примечание. Материал фиксировался сразу после заморозка.

Проведенные нами в этом направлении исследования показали, что ночные заморозки порядка -3° вызывают значительные изменения в ин-

Таблица 11

Влияние заморозка -3.4° в фазе 6 листьев на содержание углеводов у яровой пшеницы (1960 г.; в % на абсолютно сухой вес)

Время, прошедшее после заморозка	Часть растения и вариант		Монозы			Сахароза	Сумма растворимых углеводов	Крахмал	Сумма углеводов
			глюкоза	фруктоза	всего				
1 сут-ки.	Листья.	Контроль . . .	Нет.	Нет.	Нет.	4.7	4.7	2.16	6.86
		Заморозок . . .	Нет.	Нет.	Нет.	7.2	7.2	2.8	10.0
	Стебли.	Контроль . . .	Есть.	Есть.	4.18	1.2	5.38	2.31	7.69
		Заморозок . . .	Есть.	Есть.	3.2	1.68	4.88	1.44	6.32
	Корни.	Контроль . . .	Нет.	Нет.	Нет.	3.24	3.24	1.78	5.02
		Заморозок . . .	Нет.	Нет.	Нет.	3.26	3.26	1.95	5.21
5 сут-ток.	Листья.	Контроль . . .	Нет.	Нет.	Нет.	5.58	5.58	1.62	7.2
		Заморозок . . .	Нет.	Есть.	1.15	6.22	7.35	2.44	9.81
	Стебли.	Контроль . . .	Есть.	Есть.	3.4	1.43	4.83	1.28	6.11
		Заморозок . . .	Есть.	Есть.	3.77	4.19	7.96	1.95	9.91
	Корни.	Контроль . . .	Нет.	Есть.	0.64	2.86	3.5	1.6	5.1
		Заморозок . . .	Нет.	Есть.	0.95	2.73	3.68	1.56	5.24

Примечание. Определение производилось в 10 час. утра.

тенсивности дыхания тканей во всех органах растений, включая и корневую систему, хотя температура в зоне корней не снижалась ниже $+13^{\circ}$. В период заморозка интенсивность дыхания корней заметно ослабевает (табл. 8 и 9), а затем несколько возрастает с последующим затуханием. Картина последствия заморозка на интенсивность дыхания листьев яровой пшеницы довольно пестрая и не позволяет сделать сколько-нибудь определенных выводов.

Изучение внутренних процессов, обуславливающих изменение морозостойкости растений, показало большую роль осмотически активных

веществ, однако наличие сахаров не всегда обеспечивает достаточную сопротивляемость растений против мороза. Сахара являются лишь одним из факторов устойчивости, представляя собой защитные вещества, пре-

Таблица 12

Влияние заморозка -3.1° в фазе 3 листьев на содержание азота у яровой пшеницы (в % на абсолютно сухой вес)

Время, прошедшее после заморозка	Часть растения и вариант		Общий азот	Белковый азот	Небелковый азот
1 сут-ки.	Листья.	Контроль . . .	5.35	4.20	1.15
		Заморозок . . .	5.33	3.77	1.56
	Корни.	Контроль . . .	4.85	3.30	1.55
		Заморозок . . .	4.77	1.70	3.07
5 сут-ток.	Листья.	Контроль . . .	4.97	3.60	1.36
		Заморозок . . .	4.84	3.60	1.24
	Корни.	Контроль . . .	4.18	3.10	1.08
		Заморозок . . .	3.70	3.00	0.70
10 сут-ток.	Листья.	Контроль . . .	4.19	3.20	0.99
		Заморозок . . .	4.60	3.80	0.80
	Корни.	Контроль . . .	3.80	2.40	1.40
		Заморозок . . .	3.75	2.54	1.21

Примечание. Определение производилось в 10 час. утра.

дохраняющие плазму от повреждения низкими температурами (Ветухова, 1946; Максимов, 1952).

Таблица 13

Влияние заморозка -3.4° в фазе 6 листьев на содержание калия у яровой пшеницы (K_2O в % на абсолютно сухой вес)

Часть растения и вариант		Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы	
		1 сутки (10 ⁰⁰)	7 суток (10 ⁰⁰)
Листья.	Контроль	3.67	2.81
	Заморозок	3.65	2.51
Стебли.	Контроль	4.60	3.55
	Заморозок	3.98	3.26
Корни.	Контроль	1.90	1.11
	Заморозок	1.72	1.31

Проведенные нами исследования показали, что под влиянием кратковременных ночных заморозков происходит глубокое изменение углеводного обмена во всем растении, включая и корневую систему. Общая сумма углеводов в листьях яровой пшеницы в период заморозка значительно повышается, в основном за счет увеличения сахарозы, а в корнях падает за счет уменьшения количества крахмала и сахарозы (табл. 10 и 11).

Большое влияние на холодостойкость растений оказывает состав белков плазмы. Под влиянием низких температур в составе белков происходят изменения: плазменный белок распадается на простые аминокислоты.

нения, а при известной длительности и глубине воздействия распад может идти до аммиака (Голуш, 1937; Хлебникова, 1937).

По данным Цох и Паули (Zech a. Pauli, 1960), морозоустойчивость озимой пшеницы хорошо коррелирует с количеством растворимого белка

Таблица 14

Влияние заморозка -3.1° в фазе 3 листьев на содержание фосфора у яровой пшеницы (P_2O_5 в % на абсолютно сухой вес)

Часть растения и вариант	Время, прошедшее после заморозка, и время вытин пробы		
	1 сутки (10°)	5 суток (10°)	12 суток (10°)
Листья.	Контроль	2.0	1.80
	Заморозок	1.91	1.69
Корни.	Контроль	3.34	2.84
	Заморозок	3.13	2.43

во всех частях растения, а в листьях — с общим азотом и значительно меньше с содержанием сахаров.

Как показывают наши исследования (табл. 12), позднеосенний заморозок порядка -3° приводит к значительным изменениям азотного обмена в растении: резко сокращается удельный вес белкового азота и возрастает доля небелкового при некотором уменьшении общего азота. Впоследствии эти нарушения в азотном обмене сглаживаются.

Заморозок оказывает отрицательное влияние и на минеральный обмен растения, снижая содержание фосфора и калия (табл. 13 и 14).

ВЫВОДЫ

Кратковременные слабые и средние заморозки, не оставляющие на растении яровой пшеницы видимых повреждений, вызывают глубокие изменения в ходе физиологических процессов, которые, постепенно ослабевая, сохраняются в течение всей последующей вегетации.

Слабые заморозки (-1.75°), повышая водоудерживающую силу тканей и сокращая интенсивность транспирации в дневные часы, увеличивают оводненность листьев.

Средние заморозки ($-2.5, -3^{\circ}$) снижают оводненность тканей листьев за счет уменьшения фракции свободной воды. Возрастают осмотическое давление клеточного сока и водоудерживающая сила тканей, резко снижается интенсивность транспирации листьев даже в утренние часы.

В результате действия заморозков значительно снижается интенсивность фотосинтеза. Дыхание в момент заморозка также снижается, затем наступает временное усиление дыхания с последующим новым спадом. Заморозок приводит к уменьшению в листьях пшеницы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов.

Глубокие изменения происходят в углеводном и белковом обменах пшеницы. В момент заморозка сумма углеводов значительно повышается в листьях (в основном за счет сахарозы) и снижается в корнях (за счет крахмала).

Заморозок приводит к распаду белковых соединений на более простые, вследствие чего уменьшается фракция белкового азота при одновременном увеличении фракции небелкового азота.

После заморозка в растениях яровой пшеницы снижается содержание фосфора и калия, что свидетельствует об изменении минерального обмена.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьина В. М. (1957). Состояние вязкости протоплазмы картофеля в связи с его устойчивостью к заморозкам. ДАН СССР, 116, 1.
- Белик В. Ф. (1960). К вопросу о методах физиологической оценки холодостойкости теплолюбивых ооидных растений. Тез. докл. I конф. физиологов и биохимиков растений Сибири, Иркутск.
- Васильев П. М. (1957). Из истории проблемы вымерзания и морозоустойчивости растений. Тр. Инст. естествозн. и техн., 14, 2.
- Ветухова А. А. (1936). Депрессия фотосинтеза при пониженных температурах как показатель сравнительной морозоустойчивости растений. Сб. работ по агрофизиол. Укр. инст. растениеводства, 1, Харьков.
- Ветухова А. А. (1946). Физиологические причины устойчивости растений против мороза и опыт повышения ее химическим воздействием на семена. Докл. Всес. совещ. по физиол. раст., 1.
- Генколь П. А. и К. А. Баданова. (1956). Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам. Физиол. раст., 3, 5.
- Генколь П. А. и С. В. Кушнirenko. (1959). Холодоустойчивость культурных растений. Изд. «Знание», М.
- Генколь П. А. и К. П. Марголина. (1952). О физиологических особенностях повышения устойчивости зерновых культур против заморозков. ДАН СССР, 32, 5.
- Голуш В. М. (1937). Влияние температурного воздействия на проницаемость плазмы. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 1, 2.
- Гончарик М. Н. (1960). Вопросы питания, роста и развития культурных растений в условиях Енисейского Севера. Автореф. докт. дисс. Минск.
- Дроздов С. Н., Ю. Е. Новицкая, А. А. Комулайнен и В. К. Курец. (1960). Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Иванов Л. А. и Н. Л. Коссович. (1946). Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе. Бот. журн., 31, 5.
- Косслер В. и В. Руланд. (1939). Дальнейшие исследования внутренних причин холодостойкости. Бот. журн., 24, 3.
- Корейман И. М. (1936). Методика для определения *k*-вариации Крамера и Тисдала. В кн.: Количественный микрохимический анализ. Химтеоретиздат, Л.
- Максимов Н. А. (1929). Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 22, 1.
- Максимов Н. А. (1952). Набранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 2. Изд. АН СССР, М.
- Маричик А. Ф. (1957). Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы. В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. Изд. АН СССР, М.
- Новиков В. А. (1928). Исследования над холодостойкостью растений. Журн. опыти. агроп. Юго-Востока, 6.
- Самыгин Г. А. (1955a). Последствие отрицательных температур на фотосинтез. Физиол. раст., 2, 3.
- Самыгин Г. А. (1955b). О причинах гибели растений от мороза. Журн. общ. биол., 16, 1.
- Туманов И. И. (1931a). Закаливание озимых растений к низким температурам. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 25, 3.
- Туманов И. И. (1931b). Зимостойкость растений. Сельхозгиз, М.
- Хейфец Д. М. (1954). Определение фосфора методом Труога. В кн.: Агрохимические методы исследования почвы. Изд. АН СССР, М.
- Хлебникова Н. А. (1937). Химическая природа стойкости растительного организма к воздействию температурного фактора. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 1, 2.
- Хлопин В. Г. (1928). Методы санитарного исследования питьевых и сточных вод, 1. Л.
- Чрлашвили М. И. и Т. А. Козли. (1958). Влияние низких температур на состояние пластид у печинозеленых растений. Тр. Тбилиск. бот. инст., 19.
- Iljin W. S. (1928). Bestimmung des huckers mittels Fehlingscher Lösung und Zentrifugierens. Biochem. Zeitschr., 193, 4—6.
- Lidfors B. (1907). Die wintergrüne Flora. Lunds Umbersit Arsskrift, 2, 13.
- Schaffnit E. (1910). Studien über den Einfluss niederer Temperatur auf die pflanzliche Zelle. Mitt. des Kaiser Wilhelm. Inst. Bromberg, 3.
- Zech A. C. and A. W. Pauli. (1960). Resistance in three varieties of winter wheat as related to nitrogen fractions and total sugar. Agron. Journ., 52, 6.

С. Н. ДРОЗДОВ, А. А. КОМУЛАЙНЕН
и Л. А. ПЕРМИНОВА

УСТОЙЧИВОСТЬ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПРОТИВ ЗАМОРОЗКОВ

Заморозки — понижение температуры приземного слоя воздуха ниже нуля в теплое время года — возможны на всей территории Советского Союза. Для растений особенно опасны позднеосенние и летние заморозки. В это время растительность садов и полей уже значительно развилась и очень чувствительна к понижениям температуры ниже нуля. Такие понижения часто приводят к гибели растений.

Вопросы, связанные с организацией борьбы с заморозками, решаются в настоящее время в широких масштабах. Вскрыта природа различных типов заморозков, налажена служба прогнозов с довольно точным указанием времени возможного заморозка, разработаны физические методы борьбы. Тем не менее народное хозяйство страны продолжает нести значительные потери от позднеосенних, летних и раннеосенних заморозков. Это в значительной мере объясняется тем, что до настоящего времени не изучена физиологическая сторона действия заморозков на растения, а поэтому биологические способы борьбы с вредом, наносимым заморозками (подбор и выведение морозоустойчивых сортов; подбор удобрений, форм, доз и соотношений их; подкормки, закалки; предпосевные обработки и т. д.), не дают должного эффекта, так как не имеют достаточного теоретического обоснования.

Мы не останавливаемся на истории вопроса, так как этому специально посвящена работа И. М. Васильева (1957). Следует отметить, что подавляющее число исследований морозоустойчивости растений выполнено с зимующими растениями, находящимися в периоде покоя. Исследований действия заморозков на яровые однолетние растения значительно меньше. Яровые растения сталкиваются с заморозками неподготовленными, в период их активной вегетации. В этом и состоит некоторая специфика вопроса об устойчивости яровых растений против заморозков, которая несколько выделяет его из общей проблемы морозоустойчивости. В то же время теория вопроса морозоустойчивости яровых органически связана с теорией морозоустойчивости зимующих растений.

Сведения об устойчивости растений против заморозков, содержащиеся в агрономической и агрометеорологической литературе, основаны в большинстве случаев на случайных наблюдениях и поэтому нередко противоречивы (Чудновский, 1949).

В. Н. Степанов (1948) по степени устойчивости вегетативных органов против заморозков подразделяет сельскохозяйственные культуры на 5 основных экологических групп: 1) наиболее устойчивые, такие как яровые хлеба, зернобобовые; 2) устойчивые — морковь, люпин многолетний; 3) среднеустойчивые — соя, могар; 4) малоустойчивые — кукуруза, картофель; 5) неустойчивые — бахчевые, хлопчатник. Наиболее детальную характеристику отношения растений к заморозкам с некоторым учетом

экологических условий произрастания можно составить только для зерновых; на их примере можно проследить изменения устойчивости растений в онтогенезе.

У яровых зерновых наибольшая холодостойкость наблюдается в фазе наклюнувшихся семян; она резко снижается к фазе первого листа (Перцев, 1933; Якунин, 1934; Загоревский, 1939; Кокина, 1947; Степанов, 1948; Эндриус, 1960).

С появлением первого зеленого листа и началом ассимиляционной деятельности в фазе полных всходов холодостойкость несколько возрастает (Степанов, 1948), а затем постепенно снижается к фазе цветения. Наименее устойчивый орган — пыльники — у яровой пшеницы гибнут при -3° , приобретая темно-зеленую окраску и подсыхая (Таранец, 1949). По данным Л. М. Голубинского (1955), особенно уязвимы проросшие зерна пыльца (исследования проводились с пыльцой яблони, груши, примулы), которые погибают при падении температуры ниже нуля; в то же время пыльцевые зерна в пыльниках выдерживают более сильное промерзание, которое даже несколько стимулирует дальнейшее прорастание пыльцы. Рыльца и столбики более устойчивы, чем проросшая пыльца. Завязи еще более стойки против низких температур. Как показывают литературные данные (Степанов, 1948) и наши наблюдения, холодостойкость снижается по мере старения растения и каждого его органа. У листьев злаковых в первую очередь повреждается верхняя часть, затем основание и влагалище. Ранее возникшие листья повреждаются сильнее, чем вновь образующиеся верхние (Таранец, 1949).

Вопросу влияния заморозков в период налива зерна на его качество и всхожесть посвящены работы ряда исследователей (Куленов и др., 1935; Таранец, 1949; Курмангалли, 1956, и др.), показавших, что повреждение созревающего зерна заморозками на корню снижает урожайность, ухудшает товарные и мукомольно-хлебопекарные качества зерна, затрудняет хранение зерна и отражается на его посевных свойствах.

Наиболее сильно яровая пшеница в период налива зерна повреждается в фазе зеленой спелости. В этот период даже заморозок -3° снижает всхожесть зерна на 20—25%, а при -5° на 74—78%. В фазе молочной спелости опасны заморозки -5° , снижающие абсолютный вес зерна и его посевные качества; при -9° зерно полностью теряет всхожесть. В фазе восковой спелости опасны только заморозки примерно -7° , а в фазу полной спелости даже заморозок -11° на всхожесть зерна существенно не влияет.

Приведенные литературные данные по устойчивости растений против заморозков довольно относительны, так как устойчивость значительно зависит от интенсивности заморозка и его продолжительности, а также от физиологического состояния растения. Устойчивость растительного организма представляет собой динамическое свойство и сильно зависит от состояния развития растения, интенсивности физиологических процессов и активности роста, что в свою очередь обуславливается действием окружающей среды и особенностями каждого экотипа.

По мнению И. М. Васильева (1946), основным, ведущим условием, определяющим морозоустойчивость, является интенсивность роста растений в период закаливания. Такого же мнения придерживается и И. И. Тумапов (1951), показавший, что важными условиями закаливания служат факторы, замедляющие рост: низкие температуры, свет, высокая концентрация сахаров. Исследованиями С. М. Иванова (1939), проведенными с плодовыми деревьями, показано, что морозостойкость последних находится в обратной зависимости от активности роста и связанным с ней функциональным состоянием клеток. Р. Рейн в 1908 г. испытал действие мороза на большом количестве различных растений и показал, что устой-

чивость их находится в зависимости от условий жизни, систематического и географического происхождения их. Растения умеренного климата более морозостойки, чем субтропические и тропические. При понижении температуры в предшествующий заморозку период холодостойкость повышается только у растений умеренного климата. Тропические растения вымерзают при одной и той же температуре независимо от того, в каких температурных условиях они находились до замораживания. Автор подробно изучил скорость, с какой изменяется морозостойкость растений

Таблица 1

Влияние заморозка в различные фазы развития на продуктивность яровой пшеницы (1960 г.)

Фаза развития растений	Интенсивность заморозка (в °C)	Воздушно-сухой вес 1 растения						Число зерен главного колоса	Абсолютный вес зерен главного колоса (в г)
		надземная масса		зерна главного колоса		все зерна			
		г	% от контроля	г	% от контроля	г	% от контроля		
Контроль	—	7.06	100.0	1.12	100.0	2.65	100.0	30.96	36.17
3-й лист	—5.4	6.81	96.4	1.18	105.6	2.64	99.5	31.43	37.63
Появлению 5-го листа.	—3.0	7.40	104.8	1.25	111.5	2.83	106.7	33.41	37.48
	—5.2	7.41	105.0	1.19	106.4	2.70	101.9	31.98	37.27
Появление головок пыльников.	—3.4	6.72	95.2	0.95	84.7	2.29	86.3	27.15	34.95
	—5.1	2.13	30.1	0.00	0.0	0.48	18.0	0.00	—
Первые тетрады пыльцы.	—2.0	6.11	86.5	1.02	90.7	2.35	88.8	28.31	35.89
	—4.8	5.52	78.2	0.96	85.6	1.75	66.2	26.96	35.57
Начало цветения.	—3.1	7.33	103.8	0.93	83.0	2.42	91.0	26.08	35.67
	—5.2	5.63	79.7	0.00	0.0	1.53	57.7	0.00	—
Зеленая спелость.	—3.0	8.30	115.9	0.963	86.8	2.81	105.8	28.36	33.95
	—5.0	5.37	76.0	0.168	15.0	0.78	29.3	20.15	8.33
Молочная спелость.	—3.0	8.29	117.4	1.06	94.4	2.89	109.3	30.06	35.18
	—5.1	7.66	108.5	0.84	74.7	2.08	78.5	32.70	25.59
Начало восковой спелости.	—3.1	7.47	105.8	1.05	93.8	2.57	97.1	28.67	36.69
	—5.0	7.77	110.8	0.99	88.3	2.41	90.9	31.15	31.87
Полная спелость.	—3.0	7.20	102.0	1.16	103.7	2.97	112.1	31.98	36.5
	—5.0	7.13	101.0	1.15	102.3	2.81	105.9	32.18	34.64

при их закаливании, и установил, что у разных растений она колеблется в пределах от 0.04 до 0.21° в расчете на день.

В наших исследованиях была поставлена задача — изучить изменения устойчивости яровой пшеницы в онтогенезе против краткосрочных слабых и средних заморозков, часто наблюдающихся в практике, действие которых на растения очень слабо изучено. Растения выращивались в вегетационных сосудах, на открытом воздухе и только в ненастную погоду и при возможности ночного заморозка укрывались в вегетационном домике. Метод создания заморозков тот же, что описан в первой статье этого же сборника. Повторность опытов 4—6-кратная.

Двухлетние исследования показали, что устойчивость яровой пшеницы в онтогенезе значительно изменяется в зависимости от фазы развития растения (табл. 1), снижаясь к моменту закладки генеративных органов. Наименьшая устойчивость вегетативных органов растений отмечена в период закладки пыльцевых бугорков, когда даже заморозок —3° значительно повреждает листья растений, временно приостанавливая рост,

а заморозок около —5° полностью убивает надземную часть, и дальнейший урожай строится за счет отрастания новых побегов. В дальнейшем устойчивость вегетативных органов против заморозка повышается, но уязвимыми становятся генеративные органы. Во время цветения заморозки —3° значительно снижают урожай зерна за счет снижения озерненности главного колоса, а —5° приводит к его полной стерильности. Опасен заморозок —3° в фазе зеленой спелости и начале молочной спелости, снижающий урожай зерна как за счет озерненности, так и за счет резкого уменьшения абсолютного веса зерна. В конце молочной и начале восковой спелости опасны заморозки —5°, снижающие урожай зерна путем уменьшения его абсолютного веса. Заморозок —3° в фазе конец восковой—начало полной спелости положительно сказывается на общем урожае зерна.

Таблица 2

Влияние заморозка на всхожесть семян яровой пшеницы через разные сроки после уборки (1959 г.; в %)о

Фаза развития	Интенсивность заморозка (в °C)	5 месяцев		9 месяцев	
		энергия прорастания	полная всхожесть	энергия прорастания	полная всхожесть
Молочная спелость. {	—1	75.3	99.0	99.0	100.0
	—3	22.0	43.6	15.7	47.0
Восковая спелость. {	—1	42.6	97.3	97.0	99.0
	—3	47.3	98.3	96.6	98.3
Полная спелость. {	—1	58.0	97.0	97.0	98.6
	—3	43.0	95.3	97.6	99.3
Контроль.	—	32.6	99.3	96.3	99.0

Исследования по влиянию заморозков в различные фазы налива зерна на его биологические качества показали (табл. 2), что в фазе молочной спелости даже небольшие заморозки, примерно —3°, резко снижают всхожесть получаемого зерна, одновременно с этим снимая период послеуборочного дозревания. В более поздние фазы налива зерна слабые заморозки не оказывают отрицательного влияния на биологические качества семян.

Влияние кратковременных заморозков на урожай в значительной мере зависит от температуры предшествующего периода. В опытах 1959 г. растения, перед тем как они были подвергнуты заморозку, на 6 суток ставились в стеклянные боксы — небольшие вегетационные камеры с регулируемой температурой воздуха. Как показали опыты, выдерживание растений в предшествующий заморозку период при повышенной средней суточной температуре воздуха (24.4°) снижает устойчивость растений и заметно понижает как общий урожай, так и урожай зерна (табл. 3).

Так как у нас не было возможности в должной мере регулировать в боксе температуру воздуха, в следующем году мы несколько изменили методику и температурную подготовку растений осуществляли в ночные часы, понижая температуру воздуха на 2° в течение 6 дней. В дневные часы температура оставалась естественной. Опыты, проведенные с яровой пшеницей, находящейся в фазе цветения, показали, что изменение температуры почного периода даже в пределах 2° влияет как на устойчивость растений против заморозка, так и на величину и структуру урожая (табл. 4).

Повышение температуры предшествующего заморозку почного времени суток на 2° в фазе цветения яровой пшеницы положительно сказывалось на урожае, но снизило устойчивость растений против заморозка.

При сопоставлении имеющихся литературных данных по изменению хода физиологических показателей в онтогенезе яровой пшеницы с изменением ее устойчивости против заморозков намечается ряд интересных моментов. Устойчивость пшеницы против заморозков хорошо коррелирует с активностью цитохромоксидазы в листьях растения, которая уменьшается в фазе трубкования и остается низкой до фазы цветения, после чего

Таблица 3

Влияние заморозка в фазе 3 листьев на продуктивность яровой пшеницы в зависимости от температуры предшествующего периода

Средняя суточная темпера- тура до замо- розка (в °С)	Интенсивность заморозка (в °С)	Воздушно-сухой вес 1 растения				Число зерен главного колоса	Абсолют- ный вес зерен главного колоса (в г)
		надземная масса		зерно			
		г	% от контроля	г	% от контроля		
24.4	Контроль . .	5.44	100.0	2.07	100.0	28.3	35.9
	—2	5.28	97.0	1.95	94.2	28.8	36.6
	—5	4.86	89.3	1.54	74.6	24.2	36.2
20.6	Контроль . .	5.53	100.0	1.86	100.0	29.3	34.0
	—2	5.41	97.8	1.97	105.9	29.3	34.2
	—5	5.20	94.0	1.69	91.1	25.1	35.5

резко возрастает (Княгиничев, 1958). К концу световой стадии резко снижается и активность полифенолоксидазы, но заметно повышается активность пероксидазы (Гунар и Крастина, 1952). Наблюдается зави-

Таблица 4

Влияние заморозка —2.7° в фазе цветения на продуктивность яровой пшеницы в зависимости от предшествующих ночных температур

Средняя ночная темпера- тура до заморозка (в °C)	Вариант	Воздушно-сухой вес 1 растения						Число зерен главного колоса	Абсолют- ный вес зерен главного колоса (в г)
		надземная масса		зерна глав- ного колоса		вес зерна			
		г.	% от кон- троля	г	% от кон- троля	г	% от кон- троля		
15—17 {	Контроль . . .	5.08	100.0	1.14	100.0	2.01	100.0	30.5	37.4
	Заморозок . . .	4.78	94.3	1.06	92.9	1.69	84.2	27.9	38.0
17—19 {	Контроль . . .	5.55	100.0	1.23	100.0	2.03	100.0	32.3	38.0
	Заморозок . . .	4.60	82.8	1.04	84.8	1.71	84.2	28.2	36.9

симость между энергией дыхания, которая снижается по мере старения листьев растения, и устойчивостью их против заморозков.

Наши данные по устойчивости яровой пшеницы в онтогенезе против заморозков несколько расходятся с данными П. А. Генкеля и К. П. Марголиной (1952), которые указывают, что растения в фазе кущения или в начале фазы выхода в трубку страдают от заморозка значительно серьезней, чем растения, полностью перешедшие в фазу выхода в трубку. Авторы связывают изменение устойчивости растений в онтогенезе против заморозков с изменением вязкости протоплазмы, которая, по их данным, возрастает от прорастания до кущения и падает в фазе трубкования.

По нашим данным, наименьшая устойчивость вегетативных органов у яровой пшеницы отмечается в период закладки пыльцевых бугорков (третья стадия развития).

Условия, необходимые для скорейшего прохождения третьей стадии развития, еще очень мало исследованы. Однако известно, что у злаков в третью стадию развития возрастает потребность в более повышенной температуре (Новиков, 1953) и изменяются требования к качеству света (Куперман, 1955). Третья стадия характеризуется максимальным относительным содержанием фосфатидов и нуклеопротеидов. Отношение фосфора РНК и ДНК к общему фосфору в это время достигает максимума. Поступление фосфора в растение снижено, содержание минерального фосфора в растении (в % от общего) минимально. Отмечено интенсивное поступление фосфора в колосья и энергичное включение его в нуклеопротеиды и фосфатиды (Казанская, 1960).

Третья стадия развития характеризуется и максимальным накоплением в листьях пшеницы растворимых сахаров и крахмала (Витковская, 1955).

Имеющиеся данные по изменению хода физиологических процессов в онтогенезе растений и их устойчивости против заморозков, находящиеся в нашем распоряжении, не дают достаточных оснований выделить в настоящее время какой-нибудь отдельный физиологический показатель как определяющий заморозкоустойчивость растений.

ВЫВОДЫ

1. Устойчивость растений яровой пшеницы к заморозкам значительно изменяется в онтогенезе. Наблюдается постепенное снижение устойчивости в ходе развития. Наименьшая устойчивость вегетативных органов к заморозкам наблюдается в момент закладки пыльцевых бугорков.

2. Для урожая зерна особенно опасны даже слабые заморозки в период цветения растений. Слабые и средние заморозки в конце восковой—начале полной спелости оказывают положительный эффект на величину урожая зерна, не снижая его биологических свойств.

3. Устойчивость яровой пшеницы к заморозкам в значительной мере зависит от температуры предшествующего периода — повышение температуры до заморозка снижает устойчивость яровой пшеницы.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев И. М. (1946). Морозостойкость озимых культур в зависимости от роста в период закаливания. Докл. Всес. совещ. по физиол. раст., 1.
- Васильев И. М. (1957). Из истории проблемы вымерзаний и морозостойкости растений. Тр. Инст. естествозн. и техн., 14, 2.
- Витковская В. В. (1955). Динамика углеводов в онтогенезе яровой пшеницы. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 9.
- Генкель П. А. и К. А. Баданова. (1956). Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам. Физиол. раст., 3, 5.
- Генкель П. А. и К. П. Марголина. (1952). О физиологических особенностях, повышающих устойчивость зерновых против заморозков. ДАН СССР, 82, 5.
- Голубинский Л. М. (1955). Влияние низкой температуры на прорастание пыльцевых зерен некоторых растений. Бот. журн., 12, 4.
- Гунар И. И. и Е. Е. Крастина. (1952). К физиологии и биохимии стадийного развития яровой пшеницы. ДАН СССР, 86, 1.
- Загоревский А. И. (1939). Влияние низких температур на растения в начале роста. Зап. Воронежск. с.-х. инст., 17, 1.
- Иванов С. М. (1939). Активность ростовых процессов — основной фактор морозоустойчивости цитрусовых растений. ДАН СССР, 22, 5.
- Казанская Л. Н. (1960). Динамика нуклеиновых кислот и других фосфоросодержащих соединений в листьях яровой пшеницы. Диамант в онтогенезе. Научн. докл. высш. шк., биол. науки, 2.

- Княгиничев М. И. (1958). Биохимия пшеницы. В кн.: Биохимия культурных растений. Сельхозгиз, М.—Л.
- Коккина С. И. (1947). Влияние предпосевного наклеивания и солевой обработки семян пшеницы на скорость прорастания их и холодоустойчивость исходных. Тр. научн.-произв. конф. по сельск. хоз. К.-Ф. ССР, Петрозаводск.
- Кулешов Н. Н., Г. А. Корниенко и Е. М. Волкова. (1935). Влияние повреждения зерна пшеницы и ржи заморозками на его посевные качества. Изв. Восточносиб. с.-х. инст., 1.
- Куперман Ф. М. (1955). Основные этапы развития и роста злаков. Вести. МГУ, 1.
- Курмангалин Н. А. (1956). Влияние заморозков в период налива яровой пшеницы на качество и всхожесть зерна. Зап. Ленингр. с.-х. инст., 11.
- Новиков В. А. (1953). Некоторые особенности стадийного развития растений и образование новых форм у хлебных злаков. Агробиол., 4.
- Перцев П. А. (1933). Влияние предварительной закалки на морозоустойчивость яровых культур в условиях Татарской республики. Вести. гидрометслужбы, 6.
- Степанов В. Н. (1948). Характеристика сельскохозяйственных культур по устойчивости их к заморозкам. Сов. агроном., 4.
- Таранец М. П. (1949). Морозостойкость яровой пшеницы на разных фазах развития в Коми АССР. ДАН СССР, 17, 5.
- Туманов И. И. (1951). Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений. Тимирязевские чтения, 11.
- Чудновский А. Ф. (1949). Заморозки. Гидрометиздат, Л.
- Эндрюс Д. Ж. (1960). Холодостойкость проростков озимой пшеницы в зависимости от продолжительности и температуры закалки. Сельск. хоз. за рубежом, 6.
- Якунин М. В. (1934). Результаты опыта по сверхраннему посеву овса и пшеницы в лаборатории искусственного климата. Тр. Центр. инст. эксперимент. гидрол. и метеорол., 1 (43).

С. Н. ДРОЗДОВ, А. А. КОМУЛАЙНЕН
и Л. А. ПЕРМИНОВА

УСТОЙЧИВОСТЬ КАРТОФЕЛЯ ПРОТИВ ЗАМОРОЗКОВ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ ЕЕ С ПОМОЩЬЮ МИНЕРАЛЬНЫХ УДОБРЕНИЙ

Одним из важнейших агротехнических приемов, способствующих повышению урожайности картофеля, продвижению его в северные районы, получению ранней продукции, является защита его от заморозков. Клубни картофеля трогаются в рост при температуре не менее 4° , активный рост начинается при температуре около 7° (Гончарик, 1956), а заморозки в условиях Карелии возможны после установления этой среднесуточной температуры еще в течение 35—40 дней.

При ранней посадке картофеля, если растения не подвергнутся губительному действию низких температур, урожай, как правило, получают на 20—50% выше, так как ранней весной запас влаги в почве гораздо больше, чем летом, и среднесуточная суммарная радиация достаточно высока. Раннеосенние заморозки сокращают вегетационный период еще на 10—15 дней, тогда как в осеннее время прирост клубней в день при благоприятных климатических условиях составляет около 10 ц на 1 га (Буркин, 1955). При этом картофель, не закончивший рост, содержит значительно меньше крахмала (Гаросс, 1949).

Ботва картофеля повреждается при относительно небольших заморозках. Критическая температура для ботвы картофеля, по данным ряда исследователей (Селянинов, 1930; Степанов, 1946; Генкель и Марголина, 1952; Буркин, 1955), лежит около $-2-3^{\circ}$. Но критическая температура, при которой гибнет ботва, не является постоянной и зависит от сорта (Буркин, 1955), почвы, на которой выращивался картофель, и целого ряда других условий. Так, например, по данным В. И. Разумова (1935), картофель на торфяниках менее морозоустойчив, чем на минеральной почве. В литературе почти не рассмотрен вопрос о влиянии заморозка на урожай клубней. О влиянии заморозка на урожай клубней зачастую судят, сравнивая на одном и том же поле кусты с пострадавшей от заморозка ботвой и с не пострадавшей (Заха, 1953). Это чревато неверными выводами, так как тот факт, что куст не поврежден прошедшим заморозком, может указывать на его большую жизнеспособность и устойчивость к неблагоприятным условиям среды по сравнению с другими кустами или объясняется особенностями микроклимата, что тоже отражается на урожае, помимо влияния заморозка.

Нами была поставлена задача изучить устойчивость раннего картофеля (сорт Приекульский ранний) против заморозков и найти возможные пути повышения ее с помощью минеральных удобрений. Растения выращивались в эмалированных вегетационных сосудах, емкостью по 5 кг абсолютно сухой почвы, на смеси песка (4.5 кг) и низинного торфа (0.5 кг) с добавлением по 1 г действующего начала N, P_2O_5 , K_2O и по 50 мг солей

микроэлементов (В, Cu, Zn, Mn, Mo) на сосуд. Повторность опытов 6-кратная. Условия выращивания растений, а также метод создания заморозков описаны автором в первой статье этого сборника.

Двухлетние исследования показали, что поздневесенние, раннеосенние и особенно летние заморозки, повреждая ботву, значительно снижают урожай клубней картофеля. Наиболее опасны заморозки в период цветения картофеля, так как пострадавшая ботва не успевает отрасти и хозяйственный урожай клубней почти полностью гибнет. Поздневесенние заморозки, повреждающие ботву в фазу начала бутонизации картофеля, снижают урожай клубней на 20—30% по сравнению с урожаем клубней кустов, не подвергавшихся заморозку.

Более ранние заморозки, даже если они полностью губят первые всходы, менее опасны, так как на хорошо удобренном поле поврежден-

Таблица 1

Влияние почных температур, предшествующих заморозку -2° , на урожай клубней картофеля (1960 г.)

Средняя температура почного периода (а °C)	Вариант	Вес клубней 1 куста		Число клубней 1 куста	Содержание крахмала в клубнях (в %)	Степень повреждения ботвы (в %)
		г	% от контроля			
11—14	Контроль	439.0	100.0	11.4	9.9	32.5
	Заморозок	408.7	93.0	16.4	8.6	
20—22	Контроль	383.0	100.0	17.1	9.9	25.0
	Заморозок	364.3	95.1	18.9	8.7	

ные растения с наступлением теплой погоды быстро отрастают, почти догоняя контрольные растения.

Раннеосенние заморозки интенсивностью около -2° в фазу отмирания ботвы снижают урожай клубней на 15—22%.

Из надземных органов картофеля наименее устойчивы цветы, повреждавшиеся даже при кратковременных заморозках интенсивностью в $-1-1.5^{\circ}$. Начальное повреждение листьев картофеля заморозком в наших опытах для сорта Прикульский ранний отмечено при кратковременном заморозке интенсивностью около -1.6° ; заморозок в -3.4° полностью убивает надземную массу растения.

Проведенные специальные опыты в вегетационных камерах с регулируемой температурой воздуха в ночные часы (Дроздов и др., 1960) показали, что ночные температуры в пределах 11—22° до заморозка очень незначительно сказались на устойчивости ботвы картофеля к раннеосеннему заморозку (табл. 1). Высокая (20—22°) почная температура в фазе начала отмирания ботвы ускоряет развитие растений, снижая одновременно урожай клубней на 10—12% по сравнению с урожаем клубней картофеля при почных температурах порядка 11—14°.

Устойчивость ботвы картофеля против заморозков в значительной мере зависит от применяемых форм и доз минеральных удобрений.

Еще в 1933 г. Е. Шаффнит и А. Вильгельм (Schaffnit u. Wilhelm, 1933), изучая влияние холода на картофель и томаты в условиях различного питания азотом, фосфором и калием, пришли к заключению, что наиболее устойчивы растения, получавшие в избытке калий; среднеустойчивы — питавшиеся нормально или в избытке азотом и фосфором. Неустойчивыми оказались растения, выращенные при недостатке калия.

На повышение устойчивости растений против заморозков при усиленном калийном питании указывают многие авторы (Сердюков, 1936; Шубин и Шубина, 1937; Шубин, 1945; Прокошев, 1946; Мишустин, 1948, и др.).

Д. Д. Мишустин (1948) считает, что морозоустойчивость ботвы картофеля можно повысить путем влияния на углеводный и азотный обмен растений удобрениями, содержащими разные формы азота, и разными соотношениями в питательном растворе элементов зольного питания. Морозоустойчивость растений, по его данным, повышается при высоком

Таблица 2

Влияние предпосадочной обработки клубней в сочетании с влажной яровизацией на урожай и устойчивость картофеля против заморозка -2.7°

Вещество и концентрация (г %)	Вариант	Степень повреждения ботвы (в %)	Вес клубней 1 куста (в г)		Содержание крахмала в клубнях (в %)
			общий	товарный	
Вода.	Контроль	—	450.1 ± 12.7	295.8	10.0
	Заморозок	61.6	359.6	236.5	8.7
H ₃ BO ₃ (0.02).	Контроль	—	442.6 ± 15.1	237.8	10.4
	Заморозок	53.3	316.5	190.6	9.2
ZnSO ₄ (0.02).	Контроль	—	449.6 ± 12.0	342.0	8.4
	Заморозок	60.0	351.6	200.3	8.9
CuSO ₄ (0.02).	Контроль	—	445.2 ± 16	305.4	9.5
	Заморозок	51.6	336.1	232.3	8.8
H ₃ BO ₃ (0.07) + + ZnSO ₄ (0.07) + + CuSO ₄ (0.07).	Контроль	—	447.2 ± 11.2	238.0	10.1
	Заморозок	56.6	368.8	238.2	9.4
KCl (0.1).	Контроль	—	476.0 ± 13.0	361.2	8.7
	Заморозок	55.0	366.8	238.6	9.1
NH ₄ NO ₃ (0.1).	Контроль	—	399.2 ± 18.3	224.2	8.5
	Заморозок	61.6	301.1	196.0	9.1
Янтарная кислота (0.001).	Контроль	—	445.8 ± 13.0	292.8	9.4
	Заморозок	56.6	367.0	258.8	9.0

содержании белкового азота и низком содержании его растворимых форм. При питании аммиачной формой азота относительное преобладание белкового азота и повышение морозоустойчивости ботвы достигается ослаблением фосфорного питания при высокой концентрации калия и хлора. При нитратном питании тот же результат достигается ослаблением калийного и хлорного питания.

Данные других авторов о влиянии азотных удобрений на устойчивость картофеля против заморозков очень противоречивы. В. Н. Прокошев (1946) указывает на отрицательное влияние азотных удобрений; В. М. Ананьина (1958) приводит данные о повышении устойчивости ботвы картофеля против заморозков путем предпосадочной обработки клубней 0.25%-м раствором аммиачной селитры.

В наших опытах предпосадочная обработка клубней картофеля различными растворами в сочетании с яровизацией во влажных опилках значительно сказалась на развитии ботвы и устойчивости ее к заморозкам (табл. 2). Только предпосадочная обработка клубней аммиачной селитрой не оказала положительного влияния на устойчивость ботвы. Наибольшая устойчивость ботвы наблюдалась в варианте с предпосадочной обработкой клубней раствором медного купороса.

Наиболее перспективным в наших опытах проявил себя вариант с обработкой клубней раствором хлористого калия. Обработка клубней картофеля раствором хлористого калия наряду с повышением устойчивости

Таблица 3

Влияние форм азотных удобрений на устойчивость ботвы картофеля Прикульский ранний к заморозку -2.4° в фазе начала бутонизации

Форма удобрения	Вариант	Степень повреждения ботвы (в %)	В момент уборки			Продолжительность вегетационного периода (в днях)
			высота растений (в см)	число стеблей	воздушно-сухой вес ботвы (в г)	
Аммиачная селитра.	Контроль . . .	—	54.1	3.3	16.7	89
	Заморозок . . .	31.6	51.6	4.0	13.3	90—98
Сульфат аммония.	Контроль . . .	—	56.6	4.1	17.1	88
	Заморозок . . .	28.3	51.0	3.8	14.6	90—98
Хлористый аммоний.	Контроль . . .	—	52.5	3.5	19.2	88
	Заморозок . . .	25.5	63.3	3.6	21.6	93—101
Мочевина.	Контроль . . .	—	61.6	3.1	20.0	89
	Заморозок . . .	40.8	65.0	4.0	16.1	93—101
Кальциевая селитра.	Контроль . . .	—	60.8	3.5	18.9	90
	Заморозок . . .	38.3	57.0	4.2	15.4	90—98
Натриевая селитра.	Контроль . . .	—	65.0	3.8	18.4	89
	Заморозок . . .	36.6	65.8	3.6	18.1	93—101

ботвы против заморозка положительно повлияла и на урожай клубней значительно повысила общий и особенно товарный урожай клубней.

Таблица 4

Влияние различных форм калийных и фосфорных удобрений на устойчивость ботвы картофеля Прикульский ранний к заморозку в фазе начала бутонизации

Форма удобрений	Интенсивность заморозка (в $^{\circ}\text{C}$)	Степень повреждения ботвы (в %)	В момент уборки			Продолжительность вегетационного периода (в днях)
			высота растений (в см)	число стеблей	воздушно-сухой вес ботвы (в г)	
Хлористый калий.	Контроль . . .	—	65.0	3.8	18.4	89
	-2.4	36.6	65.8	3.6	20.2	93—101
Сернистый калий.	Контроль . . .	—	61.0	3.8	18.9	87
	-2.4	42.5	48.3	4.8	20.6	93—98
Калийная селитра.	Контроль . . .	—	54.0	3.6	17.1	87
	-2.4	41.6	56.6	5.1	16.3	90—103
Суперфосфат.	Контроль . . .	—	54.3	4.1	17.1	88
	-2.61	68.3	52.5	4.5	11.1	93—98
Фосфоритная мука.	Контроль . . .	—	60.0	4.3	13.4	90
	-2.61	52.5	50.0	5.1	13.0	94—98

Этот опыт еще не дает оснований делать окончательных выводов, но позволяет надеяться, что при нахождении оптимальных концентраций растворов и сочетаний солей применительно к различным условиям почвен-

ного питания предпосадочная обработка клубней растворами солей может стать практически эффективным агроприемом.

Влияние минеральных удобрений при внесении их в почву на устойчивость картофеля к заморозкам изучалось нами в 1958—1959 гг. В работе ставилась задача изучить влияние различных форм и соотношений минеральных удобрений на устойчивость картофеля (сорт Прикульский ранний) к поздневесенним заморозкам. Опыты проводились по ранее описанной методике. Растения подвергались заморозку на 10—12-й день после всходов.

Как показали опыты, устойчивость ботвы в значительной мере зависит от применяемых форм и доз удобрений (табл. 3—8).

Таблица 5

Влияние заморозка -2.4° в фазе начала бутонизации на урожай клубней картофеля Прикульский ранний при различных формах азотных удобрений

Форма удобрения	Вариант	Вес клубней 1 куста				Число клубней 1 куста		Содержание крахмала (в %)
		общий		крупных		всего	крупных	
		г	% от контроля	г	% от контроля			
Аммиачная селитра.	Контроль	419.2±11.4	100.0	253.4	100.0	27.6	4.6	8.7
	Заморозок	359.8	85.8	214.6	84.7	18.1	3.8	8.5
Сульфат аммония.	Контроль	404.0±9.3	100.0	252.7	100.0	30.8	5.7	9.6
	Заморозок	355.0	87.8	227.2	90.0	15.2	3.5	8.9
Хлористый аммоний.	Контроль	256.5±11.0	100.0	66.1	100.0	27.6	1.5	7.0
	Заморозок	321.6	125.3	102.6	155.2	24.3	2.3	6.8
Мочевина.	Контроль	438.8±13.2	100.0	283.8	100.0	26.8	4.8	9.2
	Заморозок	345.4	78.7	220.0	77.6	20.6	4.4	9.3
Кальциевая селитра.	Контроль	428.5±9.4	100.0	271.5	100.0	25.0	5.1	8.7
	Заморозок	353.6	82.4	214.4	78.9	21.0	4.6	8.4
Натриевая селитра.	Контроль	397.8±10.6	100.0	262.8	100.0	26.3	4.6	9.1
	Заморозок	383.3	96.3	257.6	98.03	18.1	4.6	9.6

Из трех основных питательных веществ — N, P, K — наибольшее влияние на величину урожая картофеля оказал азот, что совпадает с имеющимися в литературе данными (Тамман и Ильин, 1938; Бородин, 1940; Верзилин, 1959).

Наибольшая устойчивость ботвы в условиях кислой реакции почвы достигается при внесении азота в виде солей аммония (табл. 3), калия в виде хлористого калия (табл. 4) и фосфора в виде фосфоритной муки (табл. 4).

Снижение урожая клубней картофеля от поздневесеннего заморозка определяется формой удобрения, а также скоростью и характером отрастания ботвы после повреждения ее заморозком.

Аммиачные формы азотных удобрений повышают устойчивость ботвы к заморозку; мочевина и нитратные формы способствуют более быстрому отрастанию ботвы после заморозка.

Наименьшее снижение урожая клубней при повреждении ботвы картофеля поздневесенними заморозками достигается при применении азота в форме натриевой селитры (табл. 5), калия в виде хлористого калия (табл. 6) и фосфора в виде фосфоритной муки (табл. 6).

Удвоение дозы азотных и калийных удобрений приводит к значительному повышению устойчивости ботвы к заморозку (табл. 7) и смягчению

отрицательного влияния его на урожай клубней (табл. 8). Особенно значительным оказывается положительное влияние увеличения дозы азотных удобрений при высоком фоне фосфорно-калийных удобрений.

Таблица 6

Влияние заморозка в фазе начала бутонизации на урожай клубней картофеля Прикульский ранний при различных формах калийных и фосфорных удобрений

Формы удобрений и фосфоритной муки									
Форма удобрения	Интенсивность заморозка (в °С)	Вес клубней 1 куста				Число клубней 1 куста		Содержание крахмала (в %)	
		общий		крупных		всего	крупных		
		г	% от контроля	г	% от контроля				
Хлористый калий.	{	Контроль.	397,8±10,6	100,0	262,8	100,0	26,3	4,6	9,1
		—2,4	383,3	96,3	257,6	98,3	18,1	4,6	9,6
Сернистый калий.	{	Контроль.	397,3±7,6	100,0	247,0	100,0	29,0	5,3	10,9
		—2,4	356,8	89,8	157,3	63,7	20,6	3,0	10,0
Калийная селитра.	{	Контроль.	410,1±9,6	100,0	242,1	100,0	27,1	5,1	10,5
		—2,4	382,2	93,1	253,6	104,7	20,0	4,8	9,1
Суперфосфат.	{	Контроль.	405,8±4,1	100,0	248,0	100,0	27,4	5,4	9,7
		—2,61	255,3	62,9	189,5	76,4	14,0	2,5	9,0
Фосфоритная мука.	{	Контроль.	369,5±13,1	100,0	267,3	100,0	18,1	5,1	8,6
		—2,61	305,5	82,6	195,5	72,02	12,3	3,5	9,2

Результаты наших опытов по эффективности форм удобрений под картофель в основном согласуются с имеющимися литературными данными

Таблица 7

Влияние различных доз удобрений на устойчивость ботвы картофеля Прикульский ранний к заморозку —2.61° в фазу начала бутонизации

Соотношение доз N, P и K	Вариант	Степень повреждения ботвы (в %)	В момент уборки			
			высота растений (в см)	количество стеблей	воздушно-сухой вес ботвы (в г)	Продолжительность вегетационного периода (в днях)
1:1:1	Контроль	—	54.3	3.6	17.0	87
	Заморозок	59.1	51.6	3.5	13.4	92—100
2:1:1	Контроль	—	71.6	3.3	25.1	92
	Заморозок	42.5	60.0	3.4	25.7	92—95
1:1:2	Контроль	—	56.6	4.1	18.0	88
	Заморозок	46.6	49.1	3.8	16.5	92—100
1:2:1	Контроль	—	58.8	4.6	19.8	90
	Заморозок	68.3	46.0	5.6	14.2	90—100

(Гуща, 1958, Верзилин, 1959). Наиболее эффективной формой азотных удобрений под картофель при отсутствии заморозка является мочевина. Ее применение, способствуя образованию большого урожая клубней, повышает выход крахмала, белка и других веществ в расчете на единицу посевной площади по сравнению с другими формами азотных удобрений.

Разница во влиянии на урожай клубней картофеля различных форм фосфорных и калийных удобрений очень незначительна и находится в пределах ошибки опыта.

При воздействии заморозка на ботву картофеля мочевина уступает по своей эффективности нитрату натрия. Так как при выращивании раннего картофеля вероятность позднеосенних заморозков очень велика, то наиболее перспективной формой азотного удобрения для раннего картофеля является, возможно, нитрат натрия.

Таблица 8

Влияние заморозка —2.61° в фазе начала бутонизации на урожай клубней картофеля Прикульский ранний при различных дозах удобрений

Соотношение доз N, P и K	Вариант	Вес клубней 1 куста				Число клубней 1 куста		Содержание крахмала (в %)
		общий		крупных		всего	крупных	
		г	% от кон- троли	г	% от кон- троли			
1:1:1 {	Контроль	418.8±10.1	100.0	283.1	100.0	25.8	6.8	10.6
	Заморозок	313.6	74.8	168.8	59.6	20.6	3.6	8.8
2:1:1 {	Контроль	523.8±15.0	100.0	351.8	100.0	31.3	6.5	8.9
	Заморозок	477.2	91.1	349	99.2	20.8	5.4	9.4
1:2:1 {	Контроль	399.6±10.6	100.0	221.5	100.0	31.5	4.8	8.8
	Заморозок	329.6	82.4	192.0	86.7	17.2	3.6	8.4
1:1:2 {	Контроль	429.2±11	100.0	327.0	100.0	21.5	7.0	8.9
	Заморозок	344.3	80.2	222.0	68.0	19	4.3	8.9

Повышение устойчивости ботвы картофеля к заморозкам под влиянием аммиачных форм азотных удобрений объясняется, по-видимому, снижением интенсивности ростовых процессов, вызванным ухудшением условий почвенного питания вследствие подкисления среды. Кроме того, при аммиачном питании в растении увеличивается содержание общего и, что особенно важно, белкового азота (Верзилин, 1959), что, по данным Д. Д. Мишустина (1948), находится в прямой связи с морозоустойчивостью.

Нитратный же азот способствует повышенному образованию и накоплению в тканях листьев органических кислот (Верзилин, 1959). Анионы органических кислот повышают вязкость протоплазмы вследствие понижения гидрофильности коллоидов (Генкель и Бадапова, 1956), что и приводит к понижению холодоустойчивости ботвы.

Отличия во влиянии различных форм фосфорно-калийных удобрений при наличии заморозка очень незначительны, но некоторое предпочтение следует оказать фосфоритной муке и хлористому калию.

ВЫВОДЫ

1. Позднеосенние, летние и раннеосенние кратковременные неглубокие заморозки (—2—3°) значительно снижают урожай клубней и задерживают созревание картофеля. Особенно опасны заморозки в период цветения ботвы.

2. На устойчивость ботвы картофеля к заморозкам значительное влияние оказывают минеральные удобрения.

3. Положительное влияние минеральных удобрений на урожай клубней при заморозках складывается из влияния удобрений на устойчивость ботвы против заморозка и скорость ее отрастания после заморозка.

4. Аммиачные формы в условиях кислой реакции почвы повышают устойчивость ботвы картофеля к заморозку, нитратные обеспечивают скорейшее отрастание и оправление ботвы после заморозка.

5. При выращивании раннего картофеля на легких почвах с кислой реакцией среды в районах с возможными поздневесенними заморозками эффективными формами удобрений являются из азотных — натриевая селитра, из калийных — хлористый калий, из фосфорных — фосфоритная мука.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьина В. М. (1958). Коллоидные изменения в растениях картофеля в связи с его устойчивостью к заморозкам. Физиол. раст., 5, 1.
- Бородич Д. Н. (1940). Эффективность минеральных удобрений под картофель в зависимости от природных и агрохимических условий в Европейской части СССР. Вестн. с.-х. науки, 4.
- Буркий Н. А. (1955). Защита овощных культур и картофеля от заморозков. Сельхозгиз, М.
- Верзилин Н. Н. (1959). Влияние форм и доз азотных удобрений на урожай и биохимический состав картофеля. Вестн. ЛГУ, 21.
- Гарос Я. П. (1949). Содержание минеральных веществ в картофеле в зависимости от почвы и удобрения. Изв. АН ЛатвССР, 11 (28).
- Генкель П. А. и К. А. Баданова. (1956). Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам. Физиол. раст., 3, 5.
- Генкель П. А. и К. П. Марголина. (1952). О физиологических особенностях, повышающих устойчивость зерновых культур против заморозков. ДАН СССР, 82, 5.
- Гончарик М. Н. (1956). Повреждение летне-осенними заморозками картофельной ботвы и дальнейшее накопление урожая клубней. Докл. ВАСХНИЛ, 10.
- Гуща Н. А. (1958). Применение некоторых форм прикарпатских калийных солей под картофель. Булл. Укр. инст. овощеводства и картофеля, 4, Харьков.
- Дроздов С. Н., Ю. Е. Новицкая, А. А. Комулайнен и В. К. Курец. (1960). Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Заха В. (1953). Влияние повреждения ботвы морозом на урожай раннего картофеля. За социалистическую с.-х. науку, сер. А, 4, ЧССР.
- Мишустин Д. Д. (1948). Влияние некоторых условий минерального питания на морозоустойчивость ботвы картофеля. Тр. Азово-Черноморск. с.-х. инст., 12.
- Прокошев В. Н. (1946). Влияние удобрений на морозоустойчивость картофеля. Тр. Пермск. с.-х. инст., 10.
- Разумов В. И. (1935). Морозоустойчивость некоторых видов картофеля. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 3, 6.
- Селянинов Г. Т. (1930). К вопросу о классификации сельскохозяйственных культур по климатическому признаку. Тр. по с.-х. метеорол., 2, 21.
- Сердюков В. А. (1936). Влияние калия на морозоустойчивость картофеля. Химизация соцземледелия, 7—8.
- Степанов В. Н. (1946). Устойчивость сельскохозяйственных культур к заморозкам на разных фазах развития. Докл. ТСХА, 3.
- Тамман А. И. и В. Ф. Ильин. (1938). Применение удобрений под картофель. Сельхозгиз, М.
- Шубин С. Ф. (1945). Влияние калия на морозостойкость ботвы картофеля. В кн.: Краткие итоги работы Свердловск. обл. полевод. опытн. станции за 1940—1942 гг. Свердловск.
- Шубин С. Ф. и О. Г. Шубина. (1937). Влияние калия на морозоустойчивость ботвы картофеля и устойчивость против макроспориоза. Калий, 7.
- Schaffnit E. und A. Wilhelm. (1933). Kühlversuche mit verschieden ernährten Pflanzen und Untersuchungen deren Stoffwechsel-physiologie. Phytopatolog. Zeitschr., 5, 6.

З. Ф. СЫЧЕВА и З. А. БЫСТРОВА

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ НА СОДЕРЖАНИЕ ФОРМ ФОСФОРНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В РАСТЕНИЯХ

Пониженная температура почвы снижает продуктивность сельскохозяйственных растений и удлиняет их вегетационный период. Одной из основных причин, уменьшающих продуктивность растений на холодных почвах, является снижение уровня минерального питания. Ряд исследователей отмечает, что на холодной почве снижается интенсивность поступления минеральных веществ и особенно фосфора (Дадыкин, 1952; Кетчесон, 1957; Пробстинг, 1957; Коровин, 1958; Штраусберг, 1960, и др.). Растения наиболее чувствительны к пониженной температуре почвы в начальные фазы развития. В этот же период пониженная температура наиболее сильно снижает поступление фосфора в растения (Сычева и Быстрова, 1960). Участие фосфорной кислоты в метаболизме растения связано с процессами превращения энергии. По данным В. Н. Жолкевича (1955), нарушение внутриклеточного энергетического обмена является одной из причин повреждения и гибели растений от холода. Исследования А. Л. Курсанова и В. И. Выскребенцовой (1960) показали, что включение фосфора в энергетический обмен растения начинается непосредственно в корнях в самый начальный период его поступления из почвы. В связи с этим теоретический и практический интерес представляет раскрытие особенностей фосфорного обмена растений в условиях недостатка тепла в почве при затруднении его поступления в растения. Особого внимания заслуживает изучение превращений фосфора у растений на холодной почве в корнях как органах, активных в метаболическом отношении и непосредственно подверженных влиянию пониженной температуры. Этот вопрос в литературе почти не освещен. Задачей настоящей работы было изучение влияния температуры почвы на распределение фосфора в растениях по основным группам фосфорсодержащих соединений.

Объектами исследования были взяты картофель (сорт Берлихинген) и яровая пшеница (сорт Днямант). Одна часть опытных растений выращивалась в вегетационных сосудах при температуре почвы 10—12° (картофель) и 8—10° (пшеница), вторая — при температуре почвы 20—25°. Температура почвы поддерживалась на постоянном уровне в течение всего вегетационного периода путем помещения сосудов с опытными растениями в ванны с холодной проточной родниковой водой и в ванны с электронагревом и автоматической регуляцией температуры (Коровин, 1959).

Надземные части растений обоих вариантов находились при одинаковой температуре воздуха. Опыт проводился на супесчаной почве, удобренной аммиачной селитрой, хлористым калием и суперфосфатом из расчета 0.5 г действующего начала на сосуд (7 кг абсолютно сухой почвы). Путем подлива поддерживалась постоянная влажность почвы (60% от полной влагоемкости).

Фосфорный обмен в растениях изучался у картофеля в фазы всходов, бутонизации и цветения; у пшеницы — в фазы трех листьев, шести листьев и цветения. В виду растянутости фаз развития у картофеля анализировались одновременно растения с теплой и холодной почвы. У пшеницы анализ растений с теплой и холодной почвы проводился в разные сроки по достижении соответствующих фаз развития.

На первых этапах работы мы ставили задачу выявить влияние температуры почвы на распределение фосфора по основным группам фосфорсодержащих соединений в отдельных органах растения.

В основу фракционирования фосфорных соединений была положена методика А. В. Соколова (1940), по которой были выделены следующие фракции: общий фосфор, фосфатиды (фосфор свободных и связанных фосфоролипоидов), органический кислоторастворимый фосфор (фосфорилированные сахара, нуклеотиды и фитин), нуклеопротеиды (фосфор нуклеиновых кислот и протеидов) и неорганический фосфор.

Пользуясь этой методикой, во фракции органического кислоторастворимого фосфора нельзя отделить интересные с точки зрения энергетического обмена вещества — нуклеотиды (АТФ, АДФ и др.) и сахарофосфаты — от запасного вещества — фитина. Во фракции нуклеопротеидов не отделяется также фосфор нуклеиновых кислот от фосфора протеинов. Однако эта методика дает возможность получить общую картину распределения фосфора в растении по этим основным группам фосфорсодержащих соединений, что было необходимо на первом этапе работы. Кроме того, данная методика отличается простотой и доступностью. В последующей работе для выделения в корнях нуклеотидов и сахарофосфатов была использована методика, описанная у Н. П. Мешковой и Н. В. Алексахинной (1954). Выделение нуклеиновых кислот является задачей дальнейшей работы.

Проведенные исследования показали (табл. 1, 2), что при пониженной температуре почвы снижается поступление фосфора в растения. Содержание общего фосфора, за немногим исключением, во всех органах ниже у растений, выращенных на охлажденной почве.

Неорганический фосфор в листьях и корнях растений, выращенных как на теплой, так и на охлажденной почве, составляет от 50 до 80% от общего фосфора, т. е. больше половины всего фосфора в растении находится в неорганической форме. Особенно велико содержание неорганического фосфора в растениях в начальный период роста. К периоду цветения, как правило, относительное содержание неорганического фосфора уменьшается как у пшеницы, так и у картофеля. Исключением являются корни у картофеля, в которых относительное содержание неорганического фосфора с возрастом на теплой почве не уменьшается, а увеличивается, а на холодной почве на протяжении периода от всходов до цветения остается на одном уровне.

Однако несмотря на то что к периоду цветения у растений наблюдается тенденция к уменьшению относительного содержания неорганического фосфора и к увеличению органического, относительное содержание неорганического фосфора и в этот период продолжает оставаться высоким (не ниже 50%).

Такое же уменьшение относительного содержания неорганического фосфора и нарастание органического по мере развития растений отмечают в своих работах Р. К. Гусейнов (1950) у кукурузы, М. П. Баранова (1957) у озимой ржи и озимой пшеницы, П. С. Попов (1959) у подсолнечника, Бурдет (Bourd et Herard, 1959) у пшеницы.

Содержание органического фосфора (в процентном отношении к общему) как у картофеля, так и у пшеницы чаще всего несколько выше в корнях, чем в листьях, т. е. доля участия фосфора в органических соединениях выше в корнях, чем в листьях.

Таблица 1

Влияние температуры почвы на содержание форм фосфорных соединений у пшеницы (в мг P_2O_5 на 1 г абсолютно сухого вещества)

Фаза развития и дата определения	Части растения	Общий фосфор		Неорганический фосфор		Органический фосфор						Органический фосфор (в % к общему)		Неорганический фосфор (в % к общему)	
		фосфатиды		нуклеопротеиды		кислоторастворимый		фосфор	(в % к общему)	фосфор	(в % к общему)	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°
		20—25°	6—10°	20—25°	6—10°	20—25°	6—10°								
3 листа: 13 VI — тепло, 25 VI — холод.	Листья	6.92	4.12	5.3	3.26	0.99	0.31	0.47	0.61	0.16	0.06	23.5	20.88	76.5	79.12
	Корни	5.5	5.0	4.0	3.96	0.52	0.34	1.08	0.8	0.0	0.0	27.3	20.8	72.7	79.2
6 листьев: 25 VI — тепло, 12 VII — холод.	Листья	6.34	3.94	5.06	2.88	0.87	0.38	0.41	0.54	0.0	0.14	20.2	26.9	79.8	73.1
	Стебли	6.9	4.14	3.34	2.38	1.23	0.57	1.89	1.03	0.44	0.16	51.6	42.52	48.4	57.48
	Корни	4.7	2.96	3.22	2.10	0.25	0.17	1.27	0.63	0.0	0.06	31.5	29.06	68.5	70.94
Цветение: 12 VII — тепло, 26 VII — холод.	Листья	5.96	4.42	3.08	2.26	0.74	0.6	1.9	1.18	0.24	0.38	48.3	48.87	51.7	51.13
	Стебли	3.62	4.14	3.04	2.38	0.37	0.57	0.23	1.03	0.0	0.16	16.03	42.52	83.97	57.48
	Корни	3.02	3.36	1.74	2.32	0.22	0.17	1.0	0.87	0.06	0.0	42.4	30.96	57.6	69.04

Примечание. Тепло — температура почвы 20—25°; холод — температура почвы 6—10°.

Влияние температуры почвы на содержание форм фосфорных соединений у картофеля (в мг P_2O_5 на 1 г абсолютно сухого вещества)

Фаза развития и дата определения	Части растения	Общий фосфор		Неоргани- ческий фосфор		Органический фосфор						Органический фосфор (в % к об- щему)		Неоргани- ческий фосфор (в % к об- щему)	
		20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	фосфатиды	нуклеопротен- иды		кислотно- растворимый		20—25°	10—14°	20—25°	10—14°	
							20—25°	10—14°	20—25°	10—14°					
{ Всходы; 20 VI	Листья	7.96	5.24	5.0	3.7	1.22	0.82	1.14	0.72	0.6	0.00	37.2	29.4	62.8	70.6
	Корни	4.68	5.06	2.32	3.02	0.42	0.47	1.86	1.53	0.08	0.04	51.0	40.4	49.0	59.6
	Листья	6.46	5.26	4.66	3.2	1.23	1.0	0.41	0.72	0.16	0.34	27.9	39.2	72.1	60.8
	Корни	4.2	4.02	2.46	2.68	0.53	0.40	1.05	0.94	0.16	0.00	42.0	33.4	58.0	66.6
{ Бутонизация; 2 VII	Клубни	5.34	—	3.22	—	0.93	—	0.89	—	0.30	—	39.7	—	60.3	—
	Листья	5.24	4.14	2.74	2.5	1.3	1.0	0.96	0.58	0.24	0.06	48.0	40.0	52.0	60.0
	Стебли	2.3	—	1.8	—	0.22	—	0.28	—	0.00	—	22.0	—	78.0	—
	Корни	3.86	3.34	2.74	2.0	0.47	0.25	0.65	0.93	0.00	0.16	29.1	41.0	70.9	59.0
{ Цветение; 16 VII	Клубни	4.6	3.4	2.9	1.92	0.38	0.34	0.96	0.74	0.36	0.40	37.0	44.0	63.0	56.0

Примечание. 2 VII растения на теплой почве полностью перешли к бутонизации, растения на охлажденной почве несколько отстали в развитии, и бутонизация отмечена не у всех растений. 16 VII на теплой почве растения цвели примерно на 50%, на охлажденной почве цветение не наступило; наблюдалось опадение пыльников бутонов.

Такое же преобладание органического фосфора в корнях в сравнении с надземной частью отмечается в работах В. Б. Багаева (1954), В. Ф. Щеголовой и Л. Л. Рачкова (1958).

В наших опытах особенно характерное преобладание относительного содержания органического фосфора в корнях в сравнении с надземной частью было в начальный период развития у растений на теплой почве. У картофеля на теплой почве в фазу всходов относительное содержание органического фосфора в корнях было 51%, а в листьях 37.2%, у пшеницы в фазу трех листьев в корнях 27.3%, в листьях 23.5%. У картофеля на охлажденной почве в фазу всходов относительное содержание органического фосфора в корнях — 40.4%, в листьях — 29.4%; у пшеницы на охлажденной почве процентное содержание органического фосфора в корнях и в листьях примерно одинаковое — 20.8. Таким образом, у растений на охлажденной почве разница в содержании органического фосфора между корнями и надземной частью менее выражена. Следует также отметить, что в корнях растений на охлажденной почве относительное содержание органического фосфора ниже, чем содержание его в корнях растений на теплой почве. Учитывая высокую синтетическую активность корней в отношении ряда органических веществ (аминокислоты и др.), а также опыты с P^{32} , подтверждающие синтез фосфорсодержащих органических веществ непосредственно в корнях (Колосов и Ухина, 1954; Курсанов и Вискребенцева, 1960), можно считать, что в наших опытах при пониженной температуре почвы в корнях растений тормозится процесс включения фосфора в органические соединения.

Возникает вопрос, за счет какой фракции происходит уменьшение содержания органического фосфора в корнях растений на охлажденной почве.

На ранних фазах развития органический фосфор в корнях растений на теплой почве представлен преимущественно фракцией нуклеопротендов. Содержание фосфора фракции нуклеопротендов в этот период в корнях выше, чем в листьях. По мере развития растений в корнях идет снижение содержания фосфора этой фракции, а в листьях количество нуклеопротендов увеличивается. Перед цветением кривые, изображающие содержание фосфора нуклеопротендов в корнях и в листьях, перекрещиваются. К периоду цветения наиболее высокое содержание нуклеопротендов наблюдается уже в листьях (рис. 1). Подобный же характер кривых на более низком уровне отмечен и у растений на охлажденной почве.

Следовательно, у растений, выросших при пониженной температуре почвы, содержание фосфора фракции нуклеопротендов ниже в сравнении с растениями, выросшими на теплой почве. На ранних фазах развития, когда в корнях растений на теплой почве накапливается значительно количество фосфора фракции нуклеопротендов, у растений на охлажденной почве содержание этой фракции в корнях остается низким. На более поздних фазах (цветение), когда идет увеличение содержания нуклеопротендов в листьях, пониженная температура почвы задерживает накопление нуклеопротендов в этих органах.

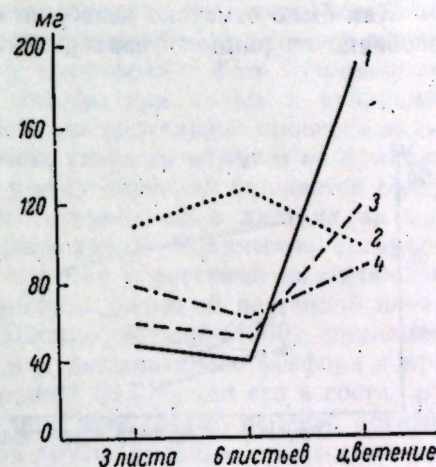


Рис. 1. Содержание фосфора фракции нуклеопротендов в листьях и корнях пшеницы при различной температуре почвы (в мг P_2O_5 на 1 г сухого вещества).

1 — в листьях при 20—25°; 2 — в корнях при 20—25°; 3 — в листьях при 6—10°; 4 — в корнях при 6—10°.

Таким образом, полученные данные показывают, что снижение содержания органического фосфора в корнях растений, выращенных на охлажденной почве в начальный период развития, происходит главным образом за счет фосфора фракции нуклеопротеидов. Известно, что фосфатиды, за счет фосфора фракции нуклеопротеидов. Поэтому мы вправе считать, что на ранних фазах развития более низкое содержание фракции нуклеопротеидов в корнях растений на охлажденной почве, которое наблюдалось в наших опытах, вызвано замедленным синтезом этих соединений в самих корнях.

Как было отмечено выше, на охлажденной почве в листьях растений, особенно на ранних фазах развития, происходит значительное снижение

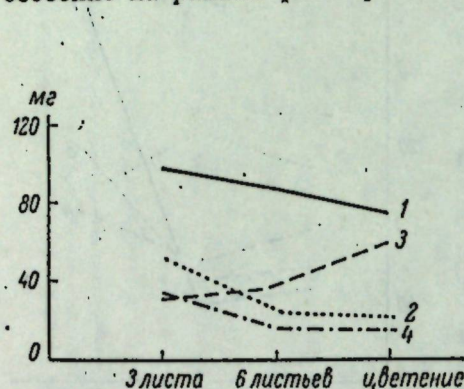


Рис. 2. Содержание фосфора фракции фосфатидов в листьях и корнях пшеницы при различной температуре почвы (в мг P_2O_5 на 1 г сухого вещества).

Л — в листьях при 20—25°; К — в корнях при 20—25°; Л — в листьях при 10—14°; К — в корнях при 10—14°; Л — в листьях при 6—10°; К — в корнях при 6—10°.

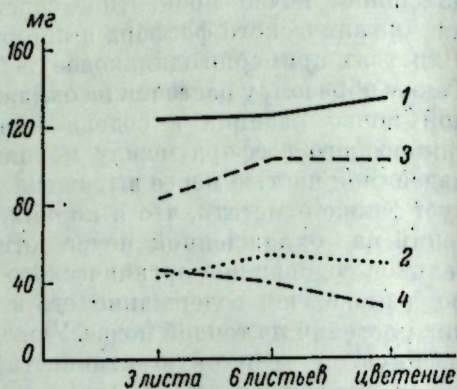


Рис. 3. Содержание фосфора фракции фосфатидов в листьях и корнях картофеля при различной температуре почвы (в мг P_2O_5 на 1 г сухого вещества).

Л — в листьях при 20—25°; К — в корнях при 20—25°; Л — в листьях при 10—14°; К — в корнях при 10—14°.

содержания общего фосфора (табл. 2). У картофеля в фазе всходов разность в содержании общего фосфора в листьях растений теплого и холодного варианта на 1 г сухого вещества составляла 2.72 мг P_2O_5 (7.96 мг в сравнении с 5.24 мг); разность в содержании неорганического фосфора была 1.3 мг, органического фосфора — 1.42 мг. Таким образом, снижение содержания фосфора в листьях растений при пониженной температуре почвы на ранних фазах развития происходит в равной степени как за счет органического, так и за счет неорганического фосфора. Органические формы фосфора в листьях у растений как на охлажденной, так и на теплой почвах представлены преимущественно фракциями фосфатидов, нуклеопротеидов и сравнительно небольшой по количеству фракцией органического кислоторастворимого фосфора. К периоду цветения растений в листьях, как уже было отмечено выше, содержание фракции нуклеопротеидов чаще всего увеличивается; увеличивается также содержание органического кислоторастворимого фосфора, тогда как содержание фосфатидов несколько снижается (у пшеницы) или остается почти на том же уровне (у картофеля). Независимо от температуры почвы содержание фосфатидов на протяжении всего периода вегетации выше в листьях, чем в корнях. На охлажденной почве содержание фосфатидов у пшеницы и у картофеля во все сроки определения значительно ниже, особенно в листьях (рис. 2, 3).

Следовательно, при пониженной температуре почвы в листьях растений в начальный период развития снижается содержание как органического, так и неорганического фосфора в равной степени. Снижение содер-

жания органического фосфора в этот период происходит главным образом за счет фосфатидов и органического кислоторастворимого фосфора. Иногда в этот период имеет место незначительное увеличение содержания фосфора нуклеопротеидов в листьях растений на охлажденной почве (у пшеницы — в фазах всходов и 6 листьев). В фазе цветения снижение содержания общего фосфора в листьях растений на охлажденной почве происходит преимущественно за счет органического фосфора фракции нуклеопротеидов и фосфатидов. Содержание органического кислоторастворимого фосфора в листьях растений на охлажденной почве на некоторых фазах развития было выше, чем в листьях растений на теплой почве в эти же фазы развития. Так, более высокое содержание органического кислоторастворимого фосфора в листьях растений на охлажденной почве наблюдалось у пшеницы в фазах 6 листьев и цветения и у картофеля в фазе бутонизации.

Таким образом, при пониженной температуре почвы в начальные фазы развития в корнях растений происходит подавление процесса включения фосфора в органические соединения, главным образом во фракцию нуклеопротеидов. К периоду цветения у этих растений снижается содержание органических фосфорсодержащих соединений в листьях за счет фосфора фракции нуклеопротеидов и фосфатидов. Количество органического кислоторастворимого фосфора в листьях у растений на охлажденной почве в этот период выше, чем в листьях растений на теплой почве.

В опытах А. Л. Курсанова и Э. И. Выхребенцевой (1960), применявших сверхкороткие экспозиции, вовлечение поглощенного фосфора в процессы обмена веществ начинается в корнях с включения его в состав нуклеотидов (АТФ, АДФ и др.), после чего происходит перенос богатых энергией остатков фосфорной кислоты на другие органические соединения и прежде всего на сахара. Медленнее происходит накопление фосфора в фосфоропротеинах и в нуклеиновых кислотах.

Наши опыты проводились при постоянном охлаждении корневой системы на протяжении всей вегетации и отображали состояние фосфора в растениях за довольно длительный период, когда первичные соединения фосфора перешли во вторичные соединения — нуклеиновые кислоты и фосфоропротеины.

Однако необходимо учесть следующие обстоятельства: во-первых, фракция «нуклеопротеиды» по примененной схеме фракционирования включает в себя, кроме фосфоропротеинов, еще и нуклеиновые кислоты, которые представляют собой полинуклеотиды, т. е. состоят из отдельных соединений между собой нуклеотидов; во-вторых, образование азотсодержащих соединений как более простых (аминокислоты и др.), так и более сложных (пептиды и нуклеиновые кислоты) происходит с наименьшей затратой энергии, освобождающейся при распаде АТФ (Курсанов, 1960). Эти обстоятельства дают основание предполагать, что причиной пониженного содержания органического фосфора фракции нуклеопротеидов в корнях на ранних фазах развития у растений на охлажденной почве является более низкое содержание нуклеотидов в этих органах.

Для проверки этого предположения были поставлены опыты, которые давали возможность учесть влияние более кратковременного воздействия температуры в зоне корней на содержание легкоподвижного кислоторастворимого органического фосфора.

Растения пшеницы выращивались в водной культуре на смеси Кнопа при температуре питательного раствора 15—18°. В возрасте 3—4 листьев у одной части растений температура питательного раствора была снижена до 8—10°, у второй — повышена до 20—25°. Температура воздуха в обоих вариантах опыта была одинаковой. Через 5 суток в растениях учитывался неорганический и органический легкоподвижный фосфор нуклеотидов и сахарофосфатов по прибавке минерального фосфора в трихлоруксусных

фильтратах после 7- и 15-минутного гидролиза (Мешкова и Алексахина, 1954). Такой же опыт в водной культуре был поставлен с картофелем сорта Приекульский. Перед наступлением бутонизации у одной части растений температура питательного раствора была снижена до 10–14° у другой повышена до 20–25°.

Как показали проведенные исследования (табл. 3), у растений при охлаждении корневой системы в течение 5 суток значительно снижается общее содержание легкоподвижного фосфора во всех органах. В корнях

Таблица 3

Влияние температуры в зоне корней на содержание легкоподвижного кислоторастворимого органического фосфора в растениях пшеницы и картофеля (в мг P_2O_5 на 1 г абсолютно сухого вещества)

Части растений	Температура питательного раствора (в °C)	Минеральный фосфор	Фосфор нуклеотидов (гидролиз 7 мин.)	Фосфор сахарофосфатов (гидролиз 15 мин.)	Сумма фосфора нуклеотидов и сахарофосфатов
Пшеница					
Листья.	20–25	5.71	1.54	0.13	1.67
	8–10	5.12	0.38	0.38	0.76
Стебли.	20–25	8.66	1.03	0.68	1.76
	8–10	7.33	0.43	0.16	0.59
Корни.	20–25	26.32	13.26	3.62	16.88
	8–10	16.20	1.3	2.15	3.28
Картофель					
Листья.	20–25	3.30	1.16	0.34	1.5
	10–14	3.13	0.11	1.07	1.18
Стебли.	20–25	7.12	2.08	2.2	4.28
	10–14	5.24	0.96	1.4	2.36
Корни.	20–25	10.2	24.4	14.4	38.8
	10–14	13.64	21.26	1.5	22.76

Примечание. Определения фосфора производились через 5 суток после начала воздействия низкой температурой.

и стеблях снижается содержание как нуклеотидов, так и сахарофосфатов. В листьях также наблюдалось снижение содержания нуклеотидов, однако содержание сахарофосфатов увеличилось в три раза.

Результаты данных опытов показывают, что при снижении температуры питательного раствора в корнях растений снижается содержание легкоподвижного фосфора нуклеотидов и сахарофосфатов. Исходя из данных А. Л. Курсанова и Э. И. Вискребенцевой (1960), это свидетельствует о торможении процесса первичного включения фосфора в органические соединения, а также о снижении уровня энергетического обмена в корнях, наиболее активными компонентами которого являются данные соединения. Последнее является причиной торможения процесса образования более сложных фосфорсодержащих соединений, как фосфоропроteniны и нуклеиновые кислоты. Это является также причиной снижения содержания фосфора фракции нуклеопроteniнов в корнях, которое наблюдалось в наших опытах у растений на охлажденной почве.

Учитывая ранее известные физиологические особенности, которые наблюдаются у растений под влиянием снижения температуры почвы, а также результаты вышеприведенных опытов, можно представить следующую картину жизнедеятельности корней в данных условиях.

В начальные фазы развития при пониженной температуре почвы в корнях растений происходит торможение процесса первичного включения фосфора в процессы обмена веществ, а именно, включение его в состав нуклеотидов и сахарофосфатов. Снижение интенсивности дыхания корней на охлажденной почве, которое наблюдали Кетчeson (1957), а также С. С. Андрейченко и З. Ф. Титова (1959) в опытах с кукурузой, дает основание предполагать, что при пониженной температуре почвы в корнях растений снижается окислительное фосфорилирование. В результате сниженной энергетической активности корней задерживается превращение продуктов фотосинтеза, притекающих из надземных органов, и последние не могут быть в полной мере использованы для образования органических кислот, а следовательно, и аминокислот — основных компонентов белковых веществ. В опытах В. П. Дадькина и З. С. Игумновой (1956) отмечено более низкое содержание аминокислот в охлажденной пряди корней, чем в корнях этих же растений, находящихся в неохлажденном растворе. Однако Золдос (Zsoldos, 1959) наблюдал у проростков риса при охлаждении питательного раствора до 14° увеличение количества аминокислот в корнях главным образом за счет аспарагиновой, α-аминомасляной кислоты и аланина, что автор объясняет торможением процесса синтеза белковых веществ.

Возможно, оба вышеприведенные факта и не противоречат друг другу, если учесть, что при снижении температуры почвы в корнях растений уменьшается содержание белкового азота. В опытах с картофелем мы наблюдали снижение содержания белкового азота в корнях у растений на охлажденной почве. Например, содержание белкового азота в корнях картофеля при различной температуре почвы (в % на сухой вес) составило:

Фаза развития	20–25°	10–14°
Всходы	2.62	2.26
Бутонизация	2.16	1.93

Возможно, что первичный синтез аминокислот в корнях растений на охлажденной почве снижается, но количество их в корнях в некоторый период может быть и выше из-за снижения синтеза белковых веществ в самих корнях. Известно, что образование аминокислот в корнях и подача их в надземные органы происходят ритмично на протяжении суток. Для точного выяснения этого явления необходимо исследовать состав и количество аминокислот не только в корнях, но и в пасоке, выделяемой корневой системой в различные часы суток. В результате ослабленного дыхания корней и замедленного синтеза аминокислот сахара, притекающие в корни из надземных органов, мало расходуются на эти процессы и накапливаются в корнях. Более высокое содержание растворимых углеводов в корнях растений на охлажденной почве наблюдал А. И. Коровин (1959). Вследствие того что снижение температуры почвы вызывает торможение процесса первичного включения фосфора в состав богатых энергией соединений — нуклеотидов и сахарофосфатов, — в корнях этих растений тормозится и образование более сложных фосфорсодержащих веществ — фосфоропроteniнов и нуклеиновых кислот. Прямым подтверждением последнего является факт более низкого содержания фосфора фракции нуклеопроteniнов в корнях растений на охлажденной почве на ранних фазах развития, которое наблюдалось в наших опытах. Косвенным подтверждением этого обстоятельства может служить увеличение толщины

корней и уменьшение их ветвистости на охлажденной почве, причем утолщение корней происходит за счет сильного увеличения размеров клеток коры корня (Григорьева, 1949; Сычева, 1960). По данным Д. А. Сабина (1949), торможение процесса деления клеток происходит в результате замедленного синтеза нуклеиновых кислот. Очевидно, уменьшение ветвления корней и увеличение размера клеток коры в корнях растений на охлажденной почве объясняется замедленным синтезом нуклеиновых кислот.

Ввиду сниженного количества нуклеотидов и сахарофосфатов в корнях растений на охлажденной почве снижается и поглотительная деятельность корней, связанная с затратами энергии. В литературе известен ряд работ, свидетельствующих о снижении поступления минеральных веществ под влиянием пониженной температуры почвы.

Таким образом, корневая система у растений на охлажденной почве не может обеспечить надземные органы необходимым количеством аминокислот и других продуктов метаболизма корней. В результате этого и листьях задерживается образование жизненно важных веществ, в том числе и фосфорсодержащих. Как показали наши исследования, в листьях растений на охлажденной почве на ранних фазах развития снижается содержание нуклеопротеидов и фосфатидов.

ВЫВОДЫ

Пониженная температура почвы вызывает глубокие изменения во всех физиологических процессах растений. Одной из основных причин этих изменений являются нарушения в фосфорном обмене, которые сводятся к следующему.

1. Снижается поступление фосфора в растения. Содержание общего фосфора уменьшается почти во всех органах растения, особенно в начальные фазы развития.

2. Тормозится процесс включения фосфора в органические соединения.

а) В корнях на ранних фазах развития угнетается процесс первичного включения фосфора в органические соединения. Даже при непродолжительном воздействии пониженной температуры почвы (5 суток) в корнях растений снижается содержание нуклеотидов и сахарофосфатов.

б) В корнях в этот период значительно снижается также содержание фракции нуклеопротеидов.

в) В листьях на ранних фазах развития снижается содержание фосфатидов и в меньшей степени нуклеопротеидов и органического кислоторастворимого фосфора. В более поздний период (фаза цветения) значительно уменьшается содержание нуклеопротеидов и фосфатидов. Содержание органического кислоторастворимого фосфора в листьях в этот период увеличивается.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейченко С. С. и З. Ф. Титова. (1959). Влияние температуры в зоне корней кукурузы на интенсивность дыхания и активность ферментов. Научн. докл. высшей школы, 2.
- Багаев В. Б. (1954). Изменение содержания фосфора в корневых системах в зависимости от возраста и условий питания. ДАН СССР, 44, 1.
- Баранова М. П. (1957). Фосфорный обмен у озимой пшеницы и озимой ржи и система удобрений. Зап. Воронежск. с.-х. инст., 27, 2.
- Григорьева В. Г. (1949). Об анатомическом строении первичных корней ячменя и овса, выращенных при низкой температуре. ДАН СССР, 67, 6.

- Гусейнов Р. К. (1950). Влияние фосфатного питания на содержание фосфора в растениях. Изв. АН АзССР, 9.
- Дадкин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. М. Дадкин В. П. и З. С. Игумова. (1956). О содержании свободных аминокислот в молодых растениях пшеницы при изолированном питании. Физиол. раст., 3, 5.
- Жолкович В. Н. (1955). Причина гибели растений при низких положительных температурах. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 9.
- Кетчeson Д. (1957). Влияние температуры почвы на потребность молодых растений кукурузы в фосфоре. Сельск. хоз. за рубежом, 11.
- Колосов И. И. и С. Ф. Ухина. (1954). О роли корневой системы в усвоении минеральных веществ растениями. Физиол. раст., 1, 1.
- Коровин А. И. (1957). О влиянии пониженной температуры почвы на эффективность некоторых форм и доз минеральных удобрений. ДАН СССР, 115, 6.
- Коровин А. И. (1958). Особенности формирования урожая в условиях севера в связи с пониженными температурами. Тр. Соликамск. с.-х. опытн. станции, 2, Пермь.
- Коровин А. И. (1959). Влияние пониженной температуры почвы на растения в условиях Севера. Автореф. докт. дисс., М.—Петрозаводск.
- Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растениях. Тимирязевские чтения, 20.
- Курсанов А. Л. и Э. И. Вискребенцева. (1960). Первичное включение фосфата в метаболизм корней. Физиол. раст., 7, 3.
- Мешкова Н. П. и Н. В. Алексихина. (1954). Раздельное определение кислоторастворимых фосфорных соединений. Успехи биол. химии, 2.
- Попов П. С. (1959). Динамика накопления фосфорных соединений в подсолнечнике в процессе созревания. Докл. ВАСХНИЛ, 7.
- Пробстинг Э. (1957). Влияние температуры почвы на минеральное питание земляники. Сельск. хоз. за рубежом, 7.
- Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.
- Соколов А. В. (1940). Методика фракционного определения фосфорсодержащих соединений. Химизация соц. земледел. 10.
- Сычева З. Ф. (1960). Влияние пониженной температуры почвы на анатомическое строение всасывающих корней. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Сычева З. Ф. и З. А. Быстрова. (1960). Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Штраусберг Д. В. (1960). Питание растений при пониженных температурах среды. Автореф. канд. дисс., М.
- Щеглова В. Ф. и Л. Л. Рачков. (1958). Интенсивность поглощения фосфора и превращение его в различные органические формы при некорневом питании растений. В сб.: Физиол. раст., агрохимия, почвоведение (Тр. Всес. научн.-техн. конф. по прим. радиоакт. и стаб. изотопов и излуч. в народн. хоз. и в науке). М.
- Bourdet A. et J. Herard. (1959). Évolution des constituants phosphorés du grain de blé au cours de la maturation-acides nucléiques et synthèse protéique. Ann. Inst. nat. rech. agronomy A-bis, 1, 1.
- Zsoldos F. (1959). Changes in the free aminoacids of rice seedlings induced by low temperature and H_2S . Current Sci., 38, 3.

Т. А. БАРСКАЯ и Н. П. БУДЫКИНА

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ ПОЧВЫ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ КОРНЕЙ И ОТТОК УГЛЕВОДОВ

Отношение растений к температуре среды является одним из решающих факторов для успешного культивирования растений на Севере.

Пониженная температура почвы тормозит рост надземной массы растений, замедляет прохождение фаз роста и развития, снижает урожай, причем снижение продуктивности растений при культуре на холодных почвах обусловлено в основном ухудшением условий минерального питания. Установлено, что при пониженной температуре почвы нарушается поглотительная деятельность корней, и в первую очередь усвоение корнями фосфора (Дадыкин, 1952; Коровин, 1953; Кетчeson, 1957; Сычева и Быстрова, 1960).

Д. А. Сабинин (1955) показано, что поглощение пищи корнями растений происходит при затрате энергии, образующейся в процессе дыхания.

Температура почвы оказывает непосредственное влияние на корневую систему растений, и в частности на процесс дыхания корней, а корни (по данным Курсанова, 1960) являются наиболее активными в метаболическом отношении органами растения, обладающими мощной энзиматической системой. Поэтому изучение влияния температурных условий на физиологические процессы в корнях поможет вскрыть причины, обуславливающие снижение продуктивности растений на холодной почве.

Согласно современным представлениям, устойчивость растений к неблагоприятным температурным воздействиям тесно связана с характером их дыхательного обмена. О. А. Семихатова (1953) сообщает, что суровые условия высокогорий Памира приводят к приспособлению дыхания растений к низким температурам. Б. А. Рубин с сотрудниками (Рубин и Соколова, 1954; Рубин, 1955) показали, что степень приспособленности того или иного растения к температурным условиям местообитания обусловлена температурной зависимостью дыхания. Д. Кетчeson (1957), С. С. Андрейченко и З. Ф. Титова (1959), А. А. Комулайнен и Е. П. Лавриненко (1960) наблюдали снижение интенсивности дыхания корней кукурузы под влиянием пониженной температуры почвы.

Известно, что картофель, выращенный на севере, характеризуется низким содержанием крахмала в клубнях. З. Г. Толчинский (1939), Н. А. Дорожкин и А. И. Ровдо (1949), Т. А. Барская (1956) и другие, изучавшие картофель на торфяниках, которые относятся к «холодным почвам», отмечают, что картофель, выращенный на этих почвах, характеризуется пониженной крахмалистостью. А. Л. Курсанов (1954) объясняет пониженную крахмалистость клубней картофеля на Севере длинным полярным днем и пониженной температурой почвы, препятствующими оттоку пластических веществ из надземной части растения в клубни. З. И. Журбицкий и С. М. Вартапетян (1956) также считают основной причиной, снижающей

содержание крахмала в клубнях на Севере, длинный полярный день, тормозящий отток ассимилятов из ботвы в клубни.

В данной работе изучались влияние температуры среды на интенсивность дыхания корней у пшеницы, картофеля и кукурузы и влияние временного охлаждения почвы на суточную динамику содержания углеводов в картофельном растении.

Из работ Н. А. Максимова (1952) и И. И. Туманова (1955) и других известно, что процессы дыхания и превращения углеводов в растительном организме тесно связаны с температурными условиями среды, поэтому изучение интенсивности дыхания и динамики содержания углеводов у растений на холодной почве поможет вскрыть причины, снижающие продуктивность растений на холодных почвах.

Работа выполнялась в термоветеринарном домике Института биологии Карельского филиала АН СССР в 1959—1960 гг. Опыты ставились с районированным в Карелии сортом пшеницы Диамант, картофелем Берлинген и кукурузой Стерлинг, районированной в южных районах СССР.

Для определения интенсивности дыхания корней растения выращивались в водной культуре, в стеклянных сосудах на смеси Киопа при температурах в зоне корней 20—25° (сосуды с растениями находились в ваннах с электронагревом и автоматической регулировкой температуры) и 10—12° (сосуды с растениями помещались в ванны с проточной родниковой водой). Смена питательного раствора для предотвращения разницы в pH среды проводилась через сутки.

Водная культура использовалась потому, что при ней не требуется длительной отмывки корней, которая необходима при почвенной культуре.

Интенсивность дыхания у пшеницы и кукурузы определялась в фазе 3—4 листьев. Для повторных определений выращивались новые партии растений. У картофеля определения проводились в фазах всходов и бутонизации—цветения.

Интенсивность дыхания определялась по поглощенному кислороду методом Винклера (Хлопин, 1928) на водопроводной воде. Экспозиция 1—2 часа. Определения проводились на целых растениях. Нижняя часть стебельков закреплялась в выем пробки, которая вставлялась в склянку. Для изоляции исследуемой воды от окружающего воздуха небольшие отверстия между стебельком растения и пробкой замазывались пластилином.

Изучение суточной динамики углеводов проводилось у картофеля, выращиваемого в почвенной культуре, в металлических сосудах объемом на 9 кг воздушно-сухой почвы. В каждый сосуд вносились аммиачная селитра, суперфосфат и хлористый калий (по 0.5 г действующего начала на сосуд).

Картофель, растущий на охлажденной почве (10—14°), замедляет темпы роста и развития по сравнению с картофелем, растущим при более высокой температуре. Чтобы вести исследования с одинаковыми по росту и развитию растениями, мы подвергали их временному охлаждению в различные фазы.

В фазах всходов, цветения и перед уборкой сосуды с картофелем ставились в ванны с постоянной температурой воды 20—25° и 10—14°.

После суточного выдерживания растений в температурных условиях опыта не было обнаружено заметной разницы по содержанию растворимых углеводов и крахмала между вариантами. После 5 и 10 суток наметилась определенная разница по содержанию отдельных групп углеводов у растений с «холодной» и «теплой» почв. После 10-суточной экспозиции наблюдалось отставание растений в развитии на «холодной» почве. Поэтому все анализы в основном производились с растениями 5-суточного выдерживания в условиях опыта.

Содержание углеводов определялось в листьях, корнях, клубнях и стеблях. Пробы для анализа были взяты в 6, 12, 18 и 24 часа. Навески растительного материала фиксировались в парах кипящего спирта.

В одной навеске определялось количественное содержание углеводов по микрометоду Бертрона и качественный состав углеводов хроматографи-

Таблица 1

Интенсивность дыхания корней (в мг O_2 за 1 час на 1 г сухого веса) при различной температуре в зоне их выращивания

Культура	Температура в зоне корней (в °C)		Дата определения	Интенсивность дыхания	Дата определения	Интенсивность дыхания
	при выращивании растений	в период определения				
Пшеница.	20—25	20	30 VI	5.9	26 VII	4.1
	10—12	10	30 VI	3.2	26 VII	2.9
Картофель.	20—25	20	30 VI	7.7	3 VII	6.9
	10—12	10	30 VI	5.2	3 VII	4.05
Кукуруза.	20—25	20	30 VI	5.9	26 VII	5.2
	10—12	10	30 VI	1.7	26 VII	1.58

чески по И. С. Кожинной (1956). Крахмал определялся диастатическим методом (Ермаков и др., 1952). Суточная динамика углеводов определялась у картофеля в начале фазы бутонизации (29 VI), в фазе цветения (25 VII)

Таблица 2

Влияние смены температуры на интенсивность дыхания корней (в мг O_2 за 1 час на 1 г сухого веса)

Культура	Температура (в °C) в зоне корней		Дата определения	Интенсивность дыхания	Дата определения	Интенсивность дыхания
	при выращивании растений	в период определения				
Пшеница.	20—25	10	30 VI	1.9	26 VII	1.6
	10—12	20	30 VI	7.6	26 VII	8.8
Картофель.	20—25	10	30 VI	1.8	—	—
	10—12	20	30 VI	10.1	—	—
Кукуруза.	20—25	10	26 VII	1.6	16 VIII	1.6
	10—12	20	26 VII	3.7	16 VIII	3.9

и в конце фазы клубнеобразования в период интенсивного роста клубней (24 VIII).

Полученные нами данные по изучению интенсивности дыхания представлены в табл. 1 и 2.

Из данных табл. 1 можно сделать вывод, что при постоянной температуре (20—25°) в зоне корней нет резких различий по интенсивности дыхания корней между сравнительно холодостойкими растениями, такими, как пшеница и картофель, и более требовательной к теплу кукурузой. При выра-

щивании растений в условиях пониженной температуры (10—12°) различия по интенсивности дыхания между подопытными растениями были более резкими, причем самая низкая интенсивность дыхания корней обнаружена у кукурузы.

Так, если у пшеницы и картофеля интенсивность дыхания при 10° составляла примерно половину интенсивности дыхания при 20°, то у кукурузы при 10° интенсивность дыхания составила лишь около одной трети интенсивности дыхания при 20°.

Перестановка растений из теплой ванны в холодную и наоборот, вызывая резкую смену температуры в зоне корней, обуславливала и резкое изменение интенсивности дыхания (табл. 2).

Из работ З. Ф. Сычевой и З. А. Быстровой (1960) известно, что под влиянием кратковременного понижения или повышения температуры почвы отчетливые изменения в содержании общего фосфора улавливаются через сутки.

Изменения же интенсивности дыхания корней под влиянием смены температуры наступают уже через час (с меньшими промежутками времени определения не проводились). Следовательно, изменение интенсивности дыхания под влиянием температурного воздействия на корни предшествует другим физиологическим изменениям, в частности изменению интенсивности поглощения фосфора. Снижение температуры почвы до 10—12° у подопытных растений вызвало резкое падение интенсивности дыхания, а повышение температуры до 20—25° — увеличение. У кукурузы при перемещении растений из ванны с повышенной температурой в ванны с пониженной была обнаружена самая низкая интенсивность дыхания корней. Определения интенсивности дыхания производились сразу же после перемещения растений. Однако у кукурузы не обнаружено резких различий по интенсивности дыхания между растениями, постоянно растущими при пониженной температуре, и растениями, перемещенными из повышенной температуры в пониженную (табл. 1 и 2).

У пшеницы и картофеля — наоборот: у растений, растущих при температуре 10°, интенсивность дыхания значительно выше, чем у растений, перемещенных из ванны с повышенной температурой в ванны с более низкой температурой (табл. 1 и 2).

Более высокая интенсивность дыхания корней у сравнительно холодостойких растений пшеницы и картофеля, постоянно растущих при пониженной температуре, по сравнению с растениями, перемещенными из теплой ванны в холодную, позволяет предположить, что в процессе приспособления растений к пониженной температуре почвы происходят изменения в дыхательной системе корней, направленные на активацию дыхания при пониженных температурах.

Резкое повышение температуры среды обуславливало повышение интенсивности дыхания корней у картофеля и пшеницы. Так, наиболее высокая интенсивность дыхания при температуре 20—22° наблюдалась в корнях картофеля и пшеницы, перемещенных из условий с пониженными температурами, а не у растений, постоянно растущих при повышенной температуре.

У кукурузы же наоборот: при перемещении из ванны с пониженной температурой в теплую ванну интенсивность дыхания хотя и повышалась, но была ниже, чем у растений, постоянно растущих при повышенной температуре в зоне корней.

Аналогичные данные были отмечены С. С. Андрейченко и З. Ф. Титовой (1959). Они также не наблюдали резкого возрастания интенсивности дыхания корней кукурузы при перемещении растений из пониженных температур (8—10°) в повышенные (20—18°). Авторы делают предварительный вывод, что ферментативные системы, катализирующие дыхание ра-

стений при переходе от пониженных температур к более высоким, не могут быстро изменить свою активность.

На основании данных нашей работы можно заключить, что вывод С. С. Андрейченко и З. Ф. Титовой характерен лишь для теплолюбивых растений (кукуруза), так как у более холодостойких растений (пшеница и картофель) обнаруживается резкое повышение интенсивности дыхания корней при переходе от пониженных температур к повышенным.

Определения интенсивности дыхания у картофеля в различные периоды вегетации показали, что наиболее резкая зависимость интенсивности дыхания корней от температуры среды обнаруживается у картофеля в раннем периоде онтогенеза (от всходов до бутонизации). В этот период интенсивность дыхания корней значительно ниже у картофеля, растущего при

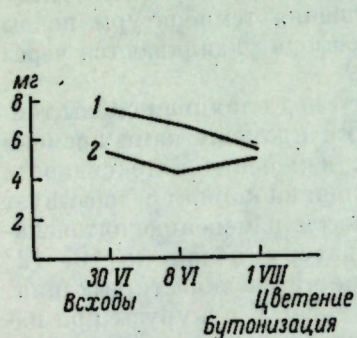


Рис. 1. Интенсивность дыхания корней картофеля в зависимости от температуры среды.

1 — при 10—12°; 2 — при 20—25°. По оси абсцисс — даты определений и фазы развития; по оси ординат — интенсивность дыхания (в мг O₂ за 1 час на 1 г сухого веса).

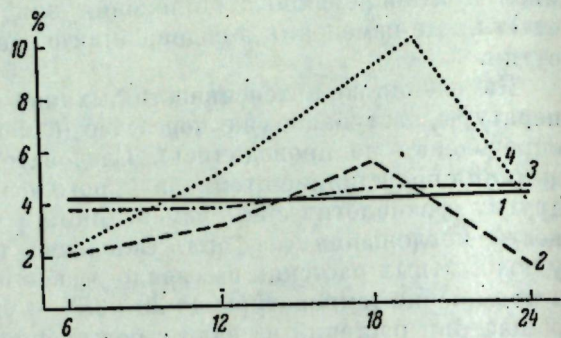


Рис. 2. Влияние температуры почвы на содержание растворимых углеводов и крахмала в листьях картофеля в различные часы суток 25 VII.

1 — растворимые углеводы, 20—25°; 2 — крахмал, 20—25°; 3 — растворимые углеводы, 10—12°; 4 — крахмал, 10—12°. По оси абсцисс — время суток; по оси ординат — содержание углеводов (в % к сухому весу).

температуре в зоне корней 10—12°. В период интенсивного клубнеобразования (фаза бутонизация—цветение) различия по интенсивности дыхания между растениями теплого и холодного вариантов выражены менее резко (рис. 1).

Изучение суточной динамики углеводов выявило определенные отличия между растениями теплых и холодных вариантов в фазы всходов и цветения. Однако наиболее характерные отличия у опытных растений проявились в период интенсивного клубнеобразования (в фазе цветения), поэтому в основном приводятся данные по суточной динамике углеводов в этой фазе.

У исследованных нами образцов картофеля во всех органах преобладала нерастворимая форма углеводов — крахмал. В листьях и стеблях содержание крахмала в период цветения доходило до 14% в пересчете на сухой вес, а в клубнях до 60%, тогда как сумма растворимых углеводов не превышала 5% (листья и клубни). Качественный анализ углеводов показал, что в листьях и стеблях картофеля фракция растворимых углеводов состоит из глюкозы, фруктозы и сахарозы. В корнях и клубнях растворимые сахара представлены в основном сахарозой, а содержание моноз(глюкоза) чрезвычайно низко (от 0.3 до 1%).

Проведенные исследования показывают, что в листьях и стеблях картофеля содержание крахмала непостоянно в течение суток. В утренние часы в листьях обнаружено самое низкое содержание крахмала, в полуденные часы содержание его резко возрастает, а в вечерние часы снова снижается (рис. 2). Содержание растворимых углеводов в наземной части

картофеля подвержено меньшим изменениям в течение суток. В корнях и клубнях картофеля суточные изменения содержания растворимых углеводов и крахмала незначительны (рис. 3).

По содержанию углеводов в различных органах картофеля наблюдались определенные отличия между растениями теплых и холодных вариантов.

В вечерние часы, когда происходит интенсивный отток ассимилятов из ботвы в клубни, листья картофеля на охлажденной почве характеризуются более высоким содержанием крахмала, чем листья растений с теплой почвы (рис. 2).

При определении содержания углеводов в верхней части стеблей (между 3-м и 4-м листьями, считая от верхушки куста) не наблюдалось резкой разницы между растениями с теплой и холодной почв. В нижних частях стеблей (между 1-м и 2-м листьями, считая от основания куста) уже в полуденные часы наблюдалось резкое падение содержания крахмала и растворимых углеводов как на теплой, так и на холодной почвах, что указывает на интенсивный отток углеводов в подземную часть растения (рис. 4). Однако в вариантах с охлаждением у картофеля в эти часы в нижней части стеблей было обнаружено более высокое содержание крахмала. В клубнях картофеля во все часы суток на охлажденной почве наблюдалось повышенное содержание растворимых углеводов и пониженное содержание крахмала (рис. 3).

При сопоставлении содержания крахмала в клубнях и стеблях картофеля в послеполуденные часы выявляется обратная зависимость между содержанием крахмала в стеблях и клубнях. Например, в фазе цветения (рис. 2 и 4) в 18 час. вечера у картофеля на охлажденной почве содержание крахмала в стеблях было на 5% выше, а в клубнях на 5% ниже, чем у картофеля на неохлажденной почве.

Повышенное содержание крахмала в листьях и стеблях картофеля на охлажденной почве в вечерние часы указывает на то, что значительная часть углеводов в ботве картофеля связывается в запасную форму углеводов — крахмал, что тормозит процесс оттока углеводов из надземной части растения. Поэтому можно заключить, что на холодной почве в периоды интенсивного роста растений и клубнеобразования у картофеля тормозятся процессы оттока пластических веществ к клубням, что является одной из причин снижения крахмалистости клубней на холодной почве.

Повышенное содержание растворимых углеводов в корнях картофеля на холодной почве, очевидно, обусловлено тем, что при пониженной температуре снижается интенсивность дыхания и часть притекающих

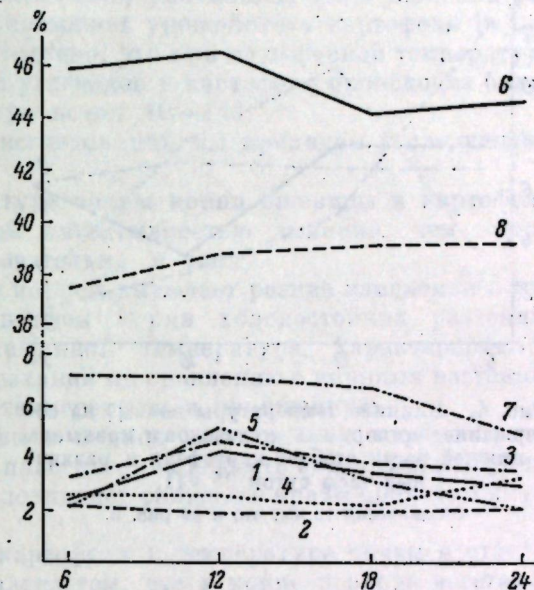


Рис. 3. Влияние температуры почвы на содержание растворимых углеводов и крахмала в корнях и клубнях картофеля в различные часы суток 25 VII.

1 — растворимые углеводы в корнях, 20—25°; 2 — крахмал в корнях, 20—25°; 3 — растворимые углеводы в корнях, 10—12°; 4 — крахмал в корнях, 10—12°; 5 — растворимые углеводы в клубнях, 20—25°; 6 — крахмал в клубнях, 20—25°; 7 — растворимые углеводы в клубнях, 10—12°; 8 — крахмал в клубнях, 10—12°. Обозначения на осях те же, что и на рис. 2.

из листьев пластических веществ остается неиспользованной в процессе дыхания. Возможно также, что на холодной почве тормозятся процессы синтеза крахмала из растворимых углеводов.

Было обнаружено, что охлаждение почвы в период интенсивного клубнеобразования (24 VII, начало цветения) вызывает более резкое снижение крахмалистости клубней, чем охлаждение почвы в конце периода вегетации (24 VIII) (табл. 3).

Так, при пониженной температуре почвы в конце фазы клубнеобразования (24 VIII) не на-

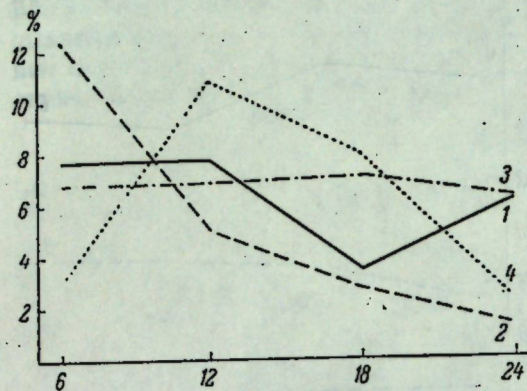


Рис. 4. Влияние температуры почвы на содержание растворимых углеводов и крахмала в нижней части стеблей картофеля в различные часы суток 25 VII.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

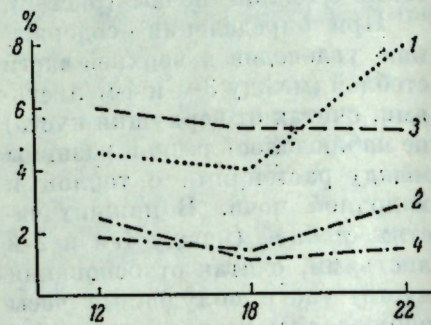


Рис. 5. Влияние температуры почвы на содержание растворимых углеводов и крахмала в нижней части стеблей картофеля в разные часы суток 25 VIII.

Обозначения те же, что и на рис. 2.

блюдалось повышенного содержания растворимых углеводов и крахмала в стеблях картофеля на холодной почве (рис. 5).

Ослабление влияния пониженной температуры почвы на содержание крахмала в клубнях в конце вегетации, очевидно, обусловлено тем, что в этот период пониженная температура почвы не вызывает резкого торможения оттока углеводов из надземной части растения.

В работе А. И. Коровина и Т. А. Барской (1960) показано, что снижение температуры почвы в период бутонизации и цветения вызывает сильное снижение урожая клубней, тогда как понижение температуры в конце клубнеобразования вызывает лишь незначительное снижение урожайности и крахмалистости клубней. Это, по-видимому, в значительной степени объясняется тем, что у картофеля в конце периода вегетации пониженная температура почвы менее резко снижает интенсивность дыхания корней и скорость оттока углеводов, чем на более ранних фазах развития.

Е. К. Кардо-Сысоева и Е. Г. Коптева (1961), сопоставляя среднюю продуктивность фотосинтеза и среднесуточный прирост сухого вещества

Таблица 3

Влияние температуры почвы на содержание растворимых углеводов и крахмала в клубнях картофеля (в % на сухой вес)

Температура почвы (в °C)	Фаза цветения, 25 VII		Перед уборкой, 24 VIII	
	растворимые сахара	крахмал	растворимые сахара	крахмал
10—14	0.06	44.3	3.52	53.04
20—25	3.58	48.7	2.88	54.03

у картофеля в Заполярье, пришли к выводу, что низкая крахмалистость клубней на Севере вызвана не торможением общего оттока пластических веществ из ботвы в клубни, а какими-то другими причинами. Однако необходимо отметить, что авторы не приводили опытов по изучению оттока пластических веществ в зависимости от температуры почвы, поэтому их работа не дает фактического материала для опровержения сделанного нами вывода об отрицательном влиянии холодных почв на отток пластических веществ из листьев в клубни.

В. Б. Зайцов и М. М. Степанова (1958) указывают, что в условиях Заполярья подогрев почвы резко повышает урожайность картофеля (в 2—4 раза). В наших опытах было отмечено, что при повышенной температуре почвы (20—25°) процессы оттока углеводов у картофеля происходят более интенсивно, чем при температуре почвы 10—14°.

На основании проведенных исследований мы приходим к следующим выводам.

1. При пониженной температуре почвы корни пшеницы и картофеля характеризуются более высокой интенсивностью дыхания, чем корни кукурузы, которая более требовательна к теплу.

2. Смена температуры в зоне корней вызывает резкие изменения в интенсивности дыхания корней, причем корни холодостойких растений, постоянно растущих при пониженной температуре, характеризуются более высокой интенсивностью дыхания по сравнению с корнями растений, перемещенных из повышенной температуры в пониженную.

3. Низкая температура почвы в период интенсивного клубнеобразования тормозит процессы оттока пластических веществ из листьев в клубни, что в значительной степени обуславливает снижение крахмалистости клубней на холодных почвах.

4. Различная отзывчивость картофеля к температуре почвы в отдельные периоды вегетации обусловлена тем, что в конце периода вегетации пониженная температура почвы менее резко снижает интенсивность дыхания корней и скорость оттока углеводов, чем на более ранних фазах развития.

ЛИТЕРАТУРА

- Андрейченко С. С. и З. Ф. Титова. (1959). Влияние температуры в зоне корней кукурузы на интенсивность дыхания и активность ферментов. Научн. докл. высш. шк., 2.
- Барская Т. А. (1956). Агробиологическое изучение картофеля в условиях минеральных и торфяных почв в Карелии. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 6.
- Дадькин В. П. (1952). Особенности поведения растений на холодных почвах. М. Дорожкин Н. А. и А. И. Ровдо. (1949). Культура картофеля на осушенных торфяниках. Минск.
- Ермаков А. И., В. В. Арасимович, М. И. Смирнова-Иконникова и М. К. Мурри. (1952). Методы биохимического исследования растений. М.
- Журбидкий З. И. и С. М. Вартапетян. (1956). Влияние летнего полярного дня на ассимиляцию и клубнеобразование у картофеля. Физиол. раст., 3, 1.
- Зайцев В. Б. и М. М. Степанова. (1958). Опыт тепловой мелиорации почв в Заполярье. Норильск.
- Кардо-Сысоева Е. К. и Е. Г. Коптева. (1961). Рост и фотосинтез картофеля на Крайнем Севере. Физиол. раст., 8, 6.
- Кетчeson Д. (1957). Влияние температуры почвы на потребность молодых растений кукурузы в фосфоре. Сельск. хоз. за рубежом, 11.
- Кожина Н. С. (1956). Разделение и определение углеводов растений методом распределительной хроматографии на бумаге. Бот. журн., 41, 9.
- Комулайнен А. А. и Е. П. Лаврикено. (1960). Влияние пониженной температуры почвы на фотосинтез и дыхание растений. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Коровин А. И. (1953). Особенности формирования урожая в условиях Севера в связи с пониженными температурами. Тр. Соликамск. с.-х. станции, 2, Пермь.
- Коровин А. И. и Т. А. Барская. (1960). Как поднять урожай на холодных почвах. Картофель, 6.

- Курсанов А. Л. (1954). Значение изотопов и других новейших методов исследований в биологии для решения вопросов сельского хозяйства. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.
- Курсанов А. Л. (1960). Взаимосвязь физиологических процессов в растении. М.
- Максимов Н. А. (1952). Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 1, М.
- Рубин Б. А. (1955). О приспособительном характере дыхания растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 5.
- Рубин Б. А. и В. А. Соколова. (1954). Особенности реагирования дыхания озимой и яровой пшеницы на температуру. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.
- Сабинин Д. А. (1955). Физиологические основы питания растений. М.
- Семихатова О. А. (1953). О некоторых особенностях кислородного дыхания у растений высокогорий Памира. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, 9.
- Сычева З. Ф. и З. А. Быстрова. (1960). Влияние температуры почвы на усвоение растениями фосфора. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- Толчинский З. Г. (1939). Опыты по земледелию на Севере Карелии. Петро-заводск.
- Туманов И. И. (1955). Причины гибели растений в холодное время года и меры ее предупреждения. М.
- Хлопин Г. В. (1928). Методы санитарных исследований, 1, Л.

Ю. Е. НОВИЦКАЯ, Л. А. ПЕРМИНОВА и Р. И. ВОЛКОВА

ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ И УДОБРЕНИЙ НА УРОЖАЙ И НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ САХАРНОЙ СВЕКЛЫ

Вопросы питания и удобрения сахарной свеклы в настоящее время для основных районов свеклосеяния разработаны достаточно глубоко.

Большая работа в этом направлении проведена академиком Д. Н. Прянишниковым и его учениками Г. А. Голубевым, П. А. Петербургским и др., на Украине — А. И. Дущечкиным, П. А. Власюком, И. Ф. Бузановым, А. Е. Максимовичем, Т. Т. Демиденко, А. С. Оканенко и др.

В результате многолетнего изучения особенностей питания сахарной свеклы установлены ее требования к условиям питания в разные периоды вегетации растений (Бузанов, 1936; Любарская, 1949; Авдонин, 1954, и др.).

В зависимости от количества внесенных удобрений меняются границы оптимальной влажности почвы для сахарной свеклы.

Так, по данным Д. Н. Прянишникова (1953), И. Ф. Бузанова (1960), А. А. Табенцкого (1958) и др., оптимальная влажность почвы для сахарной свеклы — около 60% от полной влагоемкости. Повышение влажности почвы до 90% и снижение ее до 30—40% почти всегда обуславливают снижение урожаев свеклы.

Как показали Н. К. Малюжицкий и В. Д. Пипчук (1929, 1940), влажность почвы в 20 и 40% снижает урожай корней сахарной свеклы, причем особенно резко при высоком содержании в почве питательных веществ. Так, при влажности почвы в 20% вес корня при одной норме питательных веществ составил 260 г, при двух нормах — 64 г, а при трех нормах — лишь 8 г. При влажности почвы 40% вес корня соответственно — 409, 391, 251 г; при влажности почвы 60% самый высокий вес корня был при двух нормах удобрений и составил 646 г, при 80% при трех нормах составил 665 г.

По данным Е. Н. Алексеевой (1958), увеличение доз удобрений под сахарную свеклу сверх $N_{45}P_{60}K_{15}$ во влажные годы положительно сказывается на урожае корней и сборе сахара.

И. Ф. Бузанов (1936) показал, что внесение больших количеств удобрений во время подкормки значительно повышает осмотическое давление почвенного раствора; испарение у свеклы в этом случае резко снижается.

Из работ Г. С. Чугаевой (1952), А. А. Табенцкого, Г. С. Чугаевой и М. А. Кублицкой (1955), А. А. Табенцкого, Г. С. Чугаевой и Л. И. Опищенко (1958) следует, что условия питания и водоснабжения действуют в одном и том же направлении как на развитие самих клеток, так и на развитие хлоропластов в них. При недостатке питательных веществ в почве

различия во влажности (30, 60, 80, 90% от полной влагоемкости) слабо отражаются на строении клеток и числе хлоропластов.

При обеспечении растений питательными веществами повышение влажности оказывается весьма эффективным. Увеличивается размер клеток и число хлоропластов, возрастает площадь листьев и их толщина, структура изменяется в сторону мезофильного типа. Корни свеклы при недостатке питания имели очень небольшой вес: 45, 77, 69, 93 г при влажности 30, 60, 80, 90% соответственно. При условии повышенного снабжения растений азотно-минеральным питанием наибольший вес корня был получен при 2—5 дозах минеральной смеси и при влажности 80—90%.

Взаимосвязь и взаимодействие двух основных путей питания растений (через корневую систему и через листья) блестяще отражены в словах К. А. Тимирязева: «В сущности, что бы не производил сельский хозяин или лесовод, он прежде всего производит хлорофилл и, уже через посредство хлорофилла, получает зерно, волокно, древесину».

Глубокие исследования по изучению хлорофиллоносного аппарата проводятся А. А. Табенцким с сотрудниками (Табенцкий, 1948; Табенцкий и др., 1958). Ими установлено, что хлорофиллоносное зерно, как живое тело, в процессе своей жизнедеятельности проходит через разные фазы структуры, начиная от гомогенной, через тонкодисперсную, мелкогранулярную и т. д. до фазы отдельных гранул и деструкции хлоропласта. Внешними воздействиями можно значительно растянуть жизнедеятельность листа, а с ней растянуть и прохождение хлоропластом молодых фаз развития, затормозить процесс его старения. Об этом свидетельствуют опыты с выращиванием свеклы на разных дозах азотного питания. При повышенных дозах азота идет усиленное новообразование пластид, происходит омолаживание хлорофиллоносного аппарата клетки.

Из работы А. А. Табенцкого, Г. С. Чугаевой и Л. И. Опищенко (1958) следует, что уровень почвенного питания и водного режима почвы отчетливее всего отражается именно в работе и развитии хлорофилловых зерен в клетке.

Как установлено А. С. Оканенко (1948) и другими исследователями, растения с большим содержанием хлорофилла имеют более высокий вес корня.

Установлена также определенная зависимость между содержанием хлорофилла и некоторыми показателями водного режима сахарной свеклы. Так, А. С. Оканенко и Ф. И. Завгородний (1928), изучая интенсивность транспирации у растений с различным количеством хлорофилла, показали, что она выше у растений, содержащих больше хлорофилла. А. А. Табенцкий (1948) указывает, что чрезмерная оводненность коллоидов плазмы является вредной для хлоропластов. И. Г. Сулейманов (1951) также отмечает, что чрезмерная оводненность коллоидов протоплазмы снижает фотосинтез.

Суммируя приведенные литературные данные, можно заключить, что высокий урожай сахарной свеклы определяется соответствующим уровнем минерального питания и водного режима почвы, влияние которых проявляется через изменение физиологического состояния тканей растения, в частности через изменение состояния хлорофиллоносного аппарата и водного режима.

В связи с этим изучение водного режима и содержания пигментов в зависимости от влажности почвы и уровня минерального питания представляет большой интерес. Полученные данные являются теоретической предпосылкой управления ростом и развитием растения при помощи агротехнических приемов и удобрений.

В связи с продвижением сахарной свеклы на север встает необходимость изучения этих вопросов в новых условиях ее произрастания. По-

скольку для почв Карелии в весенний период характерно избыточное увлажнение, большой интерес представляет изучение влияния доз удобрений на урожай и физиологическое состояние растений при повышенной влажности почвы, тем более что таких работ в литературе почти нет.

Исследования велись в комплексе со Всесоюзным научно-исследовательским институтом сахарной свеклы (ВНИС) по единой методике. В различных климатических зонах (г.г. Киев и Петрозаводск) изучалось влияние минерального питания и влажности почвы на рост растений, содержание пигментов, водный режим и урожай. Опыты проводились в течение 1960—1961 гг. вегетационным методом, с песчаной культурой, в железных сосудах емкостью 12—13 кг воздушно-сухого песка. В качестве удобрения была взята питательная смесь ВНИС, разработанная специально для сахарной свеклы (1 NPK) и полуторная доза (1.5 NPK). Одноразовая доза содержала азота и калия по 4 г действующего начала на сосуд, фосфора 2 г. Кроме того, в каждый сосуд давалось FeCl_3 по 0.96 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ по 8.1 г, $\text{MnSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ по 0.24 г и по 6 г мела.

Смесь вносила в почву перед набивкой сосудов. Повторность опыта 6- и 8-кратная. Исследовалась влажность почвы трех типов: 40, 60% от полной влагоемкости в течение всего периода вегетации и 85% от полной влагоемкости в период от посева до появления первой пары настоящих листьев (весь остальной период вегетации поддерживалась 60%-я влажность).

Для характеристики водного режима учитывалась оводненность листьев, содержание свободной и связанной воды, осмотическое давление клеточного сока, водоудерживающая способность листьев. Оводненность листьев определялась высушиванием до постоянного веса при 105°. Свободная вода устанавливалась по методу А. Ф. Маринчик (1957) при концентрации сахарозы 65%, связанная — по разности между общей и свободной водой. Водоудерживающая способность листьев определялась по методике, описанной М. Н. Гончариком (1960). Осмотическое давление клеточного сока определялось криоскопическим методом и методом сравнения плотности растворов. Количественное определение пигментов проводилось хроматографическим методом с использованием спектрофотометра.

Проведенные наблюдения и исследования показали, что в течение онтогенеза сахарной свеклы различная влажность почвы и дозы удобрений оказывают различное влияние на ее рост, урожай и физиологическое состояние.

На ранних фазах развития (фазы 3—6 пар листьев) благоприятные условия для роста растений создаются при одноразовой дозе NPK и 60%-й влажности почвы. Растения данного варианта по сравнению с растениями других вариантов имеют самый большой вес надземной массы, наибольшую площадь листьев и стоят на первом месте по высоте (табл. 1). Как пониженная, так и повышенная влажность почвы угнетает рост растений на первых фазах развития.

По-разному в зависимости от влажности почвы проявляет себя и этот период повышенная доза удобрений. Так, полуторная доза удобрений при влажности почвы 85% от полной влагоемкости стимулирует рост растений по сравнению с полуторной дозой при влажности почвы 60%, что находится в полном соответствии с имеющимися литературными данными (Малюцкий, 1929; Пинчук, 1940; Табенцкий и др., 1955; Алексеева, 1958; Чугаева, 1958, и др.).

Эта же доза удобрений при влажности почвы 40% вызывает самое сильное угнетение ростовых процессов. У растений данного варианта в фазе 3 пар листьев вес надземной массы в 3 раза меньше по сравнению

Таблица 1

Влияние влажности почвы и доз удобрений на рост сахарной свеклы

Влажность почвы (в % от полной влагоёмкости)	Доза NPK	Сырой вес надземной массы (в г)		Площадь листьев 1 растения (в см²)		Высота растений (в см)		
		15 VI	20 VI	24 VI	6 VII	20 VI	30 VI	11 VII

1960 г.

60	1.0	4.9	7.9	—	—	12		
60	1.5	4.5	7.2	—	—	9.4		
40	1.0	2.4	4.3	—	—	7.0		
40	1.5	1.5	4.0	—	—	6.0		

1961 г.

60	1.0	—	—	1979.3	3858.0	—	33.1	37.1
60	1.5	—	—	1556.0	2362.7	—	21.5	27.0
85	1.0	—	—	1949.0	3693.7	—	32.5	36.0
85	1.5	—	—	1703.2	2557.5	—	25.0	30.6

растениями, выращиваемыми при 60%-й влажности почвы и той же дозе удобрений.

Как указывает З. И. Журбидский и В. Н. Ху-ан (1961), высокая концентрация солей, повышая осмотическое давление почвенного раствора, создает затруднения в использовании растениями воды. Кроме того, от концентрации питательного раствора зависит поступление отдельных элементов питания в надземную часть растения, что может явиться причиной нарушения соотношения питательных элементов в растении и отрицательно сказаться на росте.

В процессе вегетации растений отрицательное влияние повышенной дозы удобрений постепенно снижается, и к концу 1-го периода вегетации картина меняется.

В период интенсивного формирования ассимиляционных органов полуторная доза удобрений при 60%-й влажности почвы способствует лучшему росту растений. В это время быстро увеличивается количество листьев и их размеры. Вес надземной массы у растений, получивших полуторную дозу NPK, почти достигает веса растений, выращиваемых при одинарной дозе NPK (табл. 2). Это говорит о большой потребности сахарной свеклы в элементах питания во время формирования ассимиляционного аппарата и о том, что в это время растения лучше переносят повышенную концентрацию почвенного раствора.

К концу вегетации полуторная доза удобрений при 60%-й влажности почвы способствует получению значительно большего урожая, чем одинарная доза NPK. В 1961 г. общий вес одного растения при полуторной дозе в момент уборки составил 1030 г, вес корнеплода — 610 г, что в три с лишним раза больше, чем при одинарной дозе NPK.

Повышение влажности почвы до 85% при одинарной дозе NPK в первый период вегетации снижает общий вес растения в основном за счет веса корнеплода. Однако полуторная доза удобрений при повышенной влажности почвы в этот период не только не угнетает растения, но даже благоприятно сказывается на их росте — в этом варианте растения имеют самый высокий вес надземной массы и более высокий общий вес.

Учет при уборке показал, что кратковременная избыточная влажность почвы не вызывает большого снижения урожая растений, если перед посевом была внесена в почву полуторная доза удобрений. Общий вес расте-

Таблица 2

Накопление урожая сахарной свеклы при разном уровне минерального питания и влажности почвы

Влажность почвы (в % от полной влагоёмкости)	Доза NPK	Вес 1 растения (в г)			Влажность почвы (в % от полной влагоёмкости)	Доза NPK	Вес 1 растения (в г)		
		надземная масса	корнеплод	всего			надземная масса	корнеплод	всего

4 VIII 1960

60	1.0	169	200	369
60	1.5	197	158	355
40	1.0	164	141	305
40	1.5	178	122	300

VIII 1961

60	1.0	226	130	356
60	1.5	210	101	311
85	1.0	173	151	324
85	1.5	283	111	395

27 IX 1960

60	1.0	155	332	487
60	1.5	302	564	866
40	1.0	225	452	677
40	1.5	406	472	878

4 X 1961

60	1.0	65	199	264
60	1.5	420	610	1030
85	1.0	71	185	256
85	1.5	447	532	979
60	1.0+0.5	320	425	745
40	1.5	293	248	541

ния снижается незначительно, за счет веса корнеплода; вес же надземной массы несколько повышается по сравнению с полуторной дозой NPK при 60%-й влажности почвы. При этом к моменту уборки урожая не наблюдается никаких признаков старения растений. Они имели темно-зеленый цвет и хорошо развитые листья.

Как было отмечено выше, при 40%-й влажности почвы даже одинарная доза удобрений угнетает рост растений. Увеличение урожая в конце вегетации у растений при такой влажности почвы в опыте 1960 г., особенно при полуторной дозе удобрений вызвало сомнения, и опыт был повторен в 1961 г. Как показали результаты этого опыта, пониженная влажность почвы снижает общий урожай почти вдвое, а вес корнеплода — еще больше.

Одинарная доза удобрений при 60%-й влажности почвы во второй период вегетации недостаточна и вызывает снижение конечного урожая растений, причем вес надземной массы снижается даже по сравнению с первым периодом вегетации. Этот факт свидетельствует о том, что у растений данного варианта в листьях не происходит накопления пластических веществ; а идет их усиленный отток в кор-

Таблица 3

Водный режим листьев сахарной свеклы в зависимости от влажности почвы и доз удобрений

Влажность почвы (в % от полной влагоёмкости)	Дозы NPK	Содержание воды (в % к сырому весу)			
		всего	свободная	связанная	отношение свободной к связанной

30 VI 1960

60	1.0	86.2	37.0	49.2	0.75
60	1.5	87.9	35.7	52.2	0.68
40	1.0	85.3	30.3	55.0	0.55
40	1.5	85.5	29.1	56.4	0.51

30 VII 1960

60	1.0	84	24.0	60.0	0.40
60	1.5	85.4	26.4	59.0	0.45
40	1.0	84.0	24.9	59.1	0.42
40	1.5	85.8	22.0	63.8	0.34

22 IX 1960

60	1.0	82.2	20.1	62.1	0.32
60	1.5	81.1	19.9	63.2	0.31
40	1.0	84.2	21.7	62.5	0.35
40	1.5	83.6	20.0	63.6	0.31

Таблица 4

Водный режим листьев сахарной свеклы
в зависимости от влажности почвы
и доз удобрений

Влаж- ность почвы (в % от полной влагоем- ности)	Дозы NPK	Содержание воды (в % к сырому весу)						
		всего	свобод- ная	связан- ная	отноше- ние сво- бодной к связан- ной	осмоти- ческое связан- ная	отноше- ние сво- бодной к связан- ной	
5 VII 1961								
60	1.0	89.4	39.0	50.4	0.77	7.6	42.8	
60	1.5	90.7	35.3	55.4	0.64	8.5	46.9	
85	1.0	87.2	34.9	52.3	0.67	6.6	45.7	
85	1.5	89.2	39.2	50.0	0.78	7.6	42.4	
4 VIII 1961								
60	1.0	87.8	42.0	45.8	0.92	8.2	37.6	
60	1.5	88.6	45.0	43.6	1.03	10.6	33.0	
85	1.0	88.0	47.3	40.7	1.16	10.5	30.2	
85	1.5	88.5	45.2	43.3	1.04	11.3	32.0	
3 X 1961								
60	1.0	81.2	32.7	48.5	0.67	15.1	33.4	
60	1.5	81.8	34.6	47.2	0.7	16.0	31.2	
85	1.0	81.6	33.7	48.0	0.7	11.8	36.2	
85	1.5	82.9	33.4	49.5	0.67	12.7	36.8	

неплоды, приводящий в конечном итоге к пожелтению и усыханию самих листьев, а также и к снижению веса корнеплода по сравнению с полуторной дозой.

О недостатке удобрений в почве во второй период вегетации у растений данного варианта свидетельствует и тот факт, что дополнительное внесение в виде подкормки еще половинной дозы NPK весьма положительно сказывается на общем состоянии растений (снова появилась темно-зеленая окраска, начался рост растений). В результате урожай растений значительно увеличился по сравнению с одинарной дозой NPK (табл. 2). Правда, в этом случае урожай надземной массы и корнеплода остался ниже, чем при полном внесении полуторной дозы NPK перед посевом, что мы объясняем запозданием с внесением подкормки (растения были подкормлены тогда, когда они уже по внешнему виду стали уступать растениям, выращиваемым при полуторной дозе NPK).

Если учесть, что даже одинарная доза NPK, даваемая под сахарную свеклу, во много раз превосходит дозы, обычно применяемые под хлебные злаки и ряд других культур, то станет ясно, что сахарная свекла очень требовательна к наличию питательных веществ в почве в течение всего периода вегетации. Об этом также наглядно говорит опыт передовиков, получающих высокие урожаи сахарной свеклы.

Таким образом, для лучшего роста растений и формирования урожая корнеплода сахарной свекле необходимо большое количество питательных элементов в почве на протяжении всего периода вегетации.

В первый период вегетации растения наиболее чувствительны к концентрации почвенного раствора, поэтому повышенная доза удобрений должна сочетаться с повышенной влажностью почвы. Следовательно, избыточное увлажнение почвы (85% от полной влагоемкости) не наносит существенного ущерба урожаю свеклы, если перед посевом вносится повышенная доза удобрений.

Таблица 5

Влияние влажности почвы и различных доз
минеральных удобрений на осмотическое
давление клеточного сока листьев
сахарной свеклы в разные периоды вегетации
(в атм.)

Влаж- ность почвы (в % от полной влагоем- ности)	Дозы NPK	4 VII	5 VII	25 VII	30 VII	4 VIII	22 IX	3 X
1960 г.								
60	1.0	10.00	—	11.92	10.84	—	10.32	
60	1.5	10.72	—	13.96	11.80	—	13.99	
40	1.0	10.12	—	12.04	12.28	—	12.96	
40	1.5	11.08	—	12.16	12.52	—	12.70	
1961 г.								
60	1.0	—	4.8	—	—	5.3	—	10.5
60	1.5	—	5.3	—	—	6.7	—	11.1
85	1.0	—	4.2	—	—	6.7	—	8.1
85	1.5	—	4.8	—	—	7.3	—	8.7

Изменения в ростовых процессах и в урожае связаны с изменениями в физиологическом состоянии сахарной свеклы.

Изучение водного режима растений показало, что он изменяется в зависимости от периода вегетации, влажности почвы и доз удобрений.

Проведенные определения содержания свободной и связанной воды в листьях сахарной свеклы (табл. 3—4) в зависимости от периода вегетационного развития растений показали, что содержание свободной воды почти во всех случаях ниже, чем связанной.

Содержание свободной воды подвержено некоторым колебаниям в течение онтогенеза; оно обычно несколько выше в первой половине вегетации растений, когда идет наиболее интенсивный рост вегетативной массы; во вторую половину ее содержание несколько снижается.

Осмотическое давление клеточного сока, наоборот, к концу вегетации несколько повышается (табл. 5).

Пониженная влажность почвы (40% от полной влагоемкости) на ранних фазах развития вызывает снижение общей водоемкости листьев (табл. 3) за счет уменьшения в них свободной воды, что ведет к уменьшению отношения свободной воды и связанной. Снижается водоудерживающая способность этих листьев (табл. 6), что обуславливает повышение осмотического давления клеточного сока.

Таблица 6

Влияние влажности почвы
и доз удобрений
на водоудерживающую
способность листьев сахарной
свеклы (на потерю воды,
в граммах на 1 г сухого веса
за 1 час)

Влаж- ность почвы (в % от полной влагоем- кости)	Дозы NPK	Время после отделения листа от растения (в мин.)			
		3	5	10	15
30 VI 1960					
60	1.0	3.7	3.5	2.1	1.2
60	1.5	4.2	3.9	2.6	1.4
40	1.0	4.4	3.9	2.2	1.2
40	1.5	4.6	3.7	2.3	1.3
30 VII 1960					
60	1.0	4.5	3.8	1.9	0.8
60	1.5	3.6	3.0	1.4	0.9
40	1.0	3.4	2.2	1.0	0.7
40	1.5	3.9	2.7	0.9	1.0

Влажность почвы 60% от полной влагоемкости при полуторной дозе удобрений в начальный период развития снижает содержание свободной воды в листьях сахарной свеклы. В это время они обладают пониженной водоудерживающей способностью. Как мы уже отмечали, в этот период повышенная доза удобрений отрицательно сказывается на росте растений.

В дальнейшем (определения 30 VII 1960 и 4 VIII 1961) полуторная доза удобрений при 60%-й влажности почвы повышает содержание свободной воды, снижает содержание связанной воды, повышает водоудерживающую способность листьев и способствует более интенсивному росту растений. Эти данные вполне согласуются с данными А. М. Алексеева (1954), А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1950), указывающими на то, что увеличение содержания связанной воды, особенно за счет свободной, снижает темпы роста и накопления органического вещества, хотя и повышает стойкость растений к неблагоприятным условиям среды.

Таблица 7
Водный режим корнеплодов сахарной свеклы в зависимости от влажности почвы и доз удобрений

Влажность почвы (в % от полной влагоемкости)	Дозы NPK	Содержание воды (в % к сырому весу)			
		всего	свободная	связанная	отношение свободной к связанной
4 VII 1960					
60	1.0	84.2	42.8	41.4	1.03
60	1.5	85.8	49.1	36.7	1.34
40	1.0	82.3	42.3	40.0	1.05
40	1.5	81.1	39.2	41.9	0.93
5 VIII 1961					
60	1.0	83.7	51.6	32.1	1.61
60	1.5	85.2	56.5	28.7	1.97
85	1.0	85.3	51.9	33.4	1.55
85	1.5	86.5	63.2	23.3	2.71

некоторое влияние на количественное содержание пигментов в сахарной свекле. В первый период вегетации растения обладают высоким содержанием пигментов (табл. 8).

Пониженная влажность почвы при обеих изучавшихся дозах удобрений вызывает некоторое увеличение содержания хлорофиллов а и б, виолаксантина (при 1.5 NPK), лютеина и каротина. На заметное увеличение содержания хлорофилла с понижением влажности почвы от 80 до 30% от полной влагоемкости указывают А. С. Оканенко и Х. Н. Починков (1959).

Полуторная доза удобрений также способствует некоторому повышению содержания хлорофиллов а и б, а также желтых пигментов. Почти во всех случаях отношение хлорофилла а к хлорофиллу б возрастает при полуторной дозе NPK.

Более высокое содержание пигментов у растений при полуторной дозе удобрений и 60%-й влажности почвы коррелирует с повышенной оводненностью тканей, более высоким содержанием свободной воды и с повышенной водоудерживающей способностью листьев. Растения этого варианта способны давать более высокий урожай вегетативной массы и корнеплодов, чем при одинарной дозе удобрений. Хотя вес корнеплода у растений данного варианта в начале августа (4 VIII) еще меньше, чем у растений при одинарной дозе NPK, однако более мощное развитие листового аппарата обеспечивает в дальнейшем более высокий вес корнеплода.

К концу вегетации происходит снижение содержания всех изучавшихся пигментов. Это в первую очередь связано с возрастными изменениями в листьях сахарной свеклы. В основе этих изменений, по мнению А. А. Табенцкого (1948), лежит увеличивающаяся оводненность стромы, ведущая в конечном итоге к ее растворению (деструкции).

Однако не у всех растений снижение содержания пигментов идет одинаково. При полуторной дозе NPK содержание хлорофиллов а и б удерживается на более высоком уровне, чем при одинарной дозе NPK. В первом случае отношение хлорофилла а к хлорофиллу б выше. У растений этих вариантов выше и содержание других пигментов. Они способны развивать как более мощную надземную массу, так и более крупные корнеплоды.

Таблица 8
Содержание пигментов в листьях сахарной свеклы в зависимости от влажной почвы и удобрений (в мг на 1 дм²)

Влажность почвы (в % к полной влагоемкости)	Дозы NPK	Хлорофилл а	Хлорофилл б	Виолаксантин	Лютеин	Каротин	Отношение хлорофилла а к хлорофиллу б
22 VII 1960							
60	1.0	1.20	0.37	0.045	0.074	0.177	3.2
60	1.5	1.31	0.36	0.045	0.071	0.238	3.6
40	1.0	1.51	0.44	0.038	0.126	0.212	3.4
40	1.5	1.90	0.58	0.093	0.205	0.254	3.3
20 IX 1960							
60	1.0	0.41	0.19	0.0069	0.0124	0.0041	2.1
60	1.5	0.75	0.30	0.0135	0.0201	0.0074	2.5
40	1.0	0.18	0.09	0.0102	0.0178	0.0040	2.0
40	1.5	0.75	0.30	0.0155	0.0155	0.0127	2.5

Полученные данные говорят о возможности направленного вмешательства в процесс образования пигментов путем изменения почвенного питания и водного режима почвы. Повышенная доза удобрений способствует продлению жизнедеятельности листа, тормозит процесс старения хлоропласта, что находится в полном соответствии с данными А. А. Табенцкого (1948, 1953).

Таким образом, на основании проведенных исследований мы приходим к следующим выводам.

1. Сахарная свекла в течение всей вегетации очень требовательна к удобрениям. Доза NPK, разработанная для Украины и почти в 5 раз превосходящая дозу, обычно применяемую под хлебные злаки, недостаточна для получения высокого урожая сахарной свеклы в наших условиях. Наиболее эффективной является полуторная доза удобрений.

2. При одинарной дозе NPK и 60%-й влажности почвы рост растений заканчивается в основном к концу первого периода вегетации. В дальнейшем идет не накопление пластических веществ, а перераспределение их между листьями и корнеплодом. Наблюдается ускоренный процесс старения листьев.

3. Полуторная доза удобрений при 60%-й влажности почвы в первый период угнетающе действует на рост растений, во второй же период вегетации способствует более интенсивному росту вегетативной массы и

корнеплода и значительно повышает урожай по сравнению с одинарной дозой NPK при той же влажности почвы.

4. Кратковременная повышенная влажность почвы (85% от полной влагоемкости, от посева до появления 1-й пары настоящих листьев) при полуторной дозе NPK снижает концентрацию почвенного раствора, что в первый период способствует лучшему росту растений, чем при влажности почвы 60%. При одинарной дозе NPK имеет место еще большее снижение концентрации почвенного раствора, что неблагоприятно сказывается на росте растений. Следовательно, неблагоприятное влияние избыточной влажности почвы, имеющей место в наших условиях в весенний период, может быть преодолено путем повышения норм удобрений.

5. Пониженная влажность почвы (40% от полной влагоемкости) при полуторной дозе NPK создает высокую концентрацию почвенного раствора, отрицательно действует на рост растений, снижает общий урожай и вес корнеплода.

6. В первый период вегетации повышенная доза удобрений при 60%-й влажности почвы отрицательно сказывается на водном режиме растений. Хотя общая оводненность тканей не уменьшается, нарушается соотношение свободной и связанной воды; содержание свободной воды уменьшается, связанной увеличивается в основном за счет коллоидно связанной воды; снижается водоудерживающая способность листьев.

Наиболее интенсивному росту растений данного варианта во второй период вегетации соответствуют повышенная оводненность тканей, более высокое содержание свободной воды, повышенная водоудерживающая способность листьев, более высокое содержание хлорофилла *a* и каротина.

7. Повышенная влажность почвы (85% от полной влагоемкости) при полуторной дозе NPK повышает содержание свободной воды в тех частях растений, где происходит наиболее интенсивный рост (в начальный период вегетации — в листьях, в период интенсивного роста корнеплода — в корнеплодах).

8. Пониженная влажность почвы (40% от полной влагоемкости), отрицательно действуя на урожай, вызывает следующие изменения в водном режиме растений: снижается общая оводненность листьев за счет уменьшения в них фракции свободной воды, уменьшается водоудерживающая способность листьев, повышается осмотическое давление клеточного сока.

ЛИТЕРАТУРА

- Авдонин Н. С. (1954). Подкормка сельскохозяйственных растений. Сельхозгиз, М.
- Алексеев А. М. (1954). Зависимость фотосинтеза от состояния воды в листе. Уч. зап. КГУ, 114, 8.
- Алексеев А. М. и Н. А. Гусев. (1950). Влияние состояния воды в листьях на процесс транспирации. ДАН СССР, 71, 4.
- Алексеева Е. Н. (1958). Эффективность доз удобрений на средневичелочном черноземе. Бюлл. науч.-техн. информ., Киев.
- Бузанов И. Ф. (1936). Реакция сахарной свеклы на азотистое питание в начале ее развития. Научн. зап. по сахарн. промышл., 5—6.
- Бузанов И. Ф. (1939). О влиянии влажности почвы при подкормке на развитие сахарной свеклы. В кн.: Основные выводы научно-исследовательских работ ВНИС за 1937 г. М.—Л.
- Бузанов И. Ф. (1960). Агробиологические свойства сахарной свеклы. Изд. Укр. акад. с.-х. наук, Киев.
- Гончарик М. Н. (1960). Вопросы питания, роста и развития культурных растений в условиях Енисейского Севера. Автореф. докт. дисс. Минск.
- Журбицкий З. И. и В. Н. Хуан. (1961). Влияние концентрации питательного раствора на поглощение растениями элементов минерального питания. Физиол. раст., 8, 5.
- Карпенко П. Б. (1958). Свекловодство. Сельхозгиз, М.

Любарская Л. С. (1949). Особенности питания сахарной свеклы по периодам роста. В кн.: Исследования по агротехнике и физиологии сахарной свеклы. Сельхозгиз, М.

Максимович А. Е. (1957). О взаимосвязи между накоплениями в сахарной свекле катионов и анионов. Тр. ВНИС, 35, Киев.

Малюшицкий Н. К. (1929). Влияние концентрации почвенного раствора на развитие сахарной свеклы, урожай ее корней и содержание в ней сахара. Тр. ЦИНС, 2.

Маричик А. Ф. (1957). Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы. В сб.: Биолог. основы орош. земледелия, Изд. АН СССР, М.

Оканенко А. С. (1948). Особенности сахаронакопления у различных форм, сортов и рас свеклы и перспективы дальнейшего повышения сахаристости сахарной свеклы. Киев.

Оканенко А. С. и Ф. И. Загородний. (1928). Ход транспирации у растений с различным количеством хлорофилла. Тр. НИС, 11.

Оканенко А. С. и Х. Н. Починок. (1959). Особенности фотосинтеза и биохимических процессов озимой пшеницы осенью при различной влажности почвы. Тр. Укр. инст. физиол. раст., 16.

Пичук В. Д. (1940). Влияние концентрации питательного раствора на урожай и качество корней сахарной свеклы. Садоводство, 1.

Припишиков Д. Н. (1953). Избранные сочинения, 3. Сельхозгиз, М.

Сулейманов И. Г. (1951). Влияние засоления почвы на пшеницу. Уч. зап. КГУ, 3, 1.

Табенцкий А. А. (1948). Структура хлорофиллового зерна в листьях сахарной свеклы как показатель их жизнедеятельности и физиологической активности. Сб. научн. работ ВНИС, Сельхозгиз УССР, Киев—Харьков.

Табенцкий А. А. (1953). К вопросу об управлении процессами образования зеленых пластид. Изв. АН СССР, сер. биол., 1.

Табенцкий А. А., Г. С. Чугаева и М. А. Кублицкая. (1955). Хлорофилловое зерно и питание растения азотом. В сб.: Вопр. агротехн. и сел. сахарной свеклы, Сельхозгиз, М.

Табенцкий А. А., Г. С. Чугаева и Л. И. Онищенко. (1958). Развитие хлорофиллоносной системы листьев свекловичного растения как исходный фактор его продуктивности. Научн. зап. Белоцерковск. с.-х. инст., 5, Белая Церковь.

Чугаева Г. С. (1958). Влияние условий почвенного питания на жизнедеятельность листьев сахарной свеклы. Научн. зап. Белоцерковск. с.-х., 5, Белая Церковь.

М. П. МИРОНОВА и Л. Д. МУЗАЛЕВА

ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И УРОЖАЙНОСТЬ КЛЕВЕРА КРАСНОГО

В настоящее время накопилось большое количество литературных данных о положительном влиянии ряда микроэлементов на урожайность различных сельскохозяйственных растений. Физиологические же особенности растений в связи с влиянием на них микроэлементов изучены еще недостаточно.

Целью данной работы было изучение влияния предпосевной обработки семян растворами микроэлементов на биологические процессы и кормовые качества клевера красного.

Опыты проводились на территории Ботанического сада Петрозаводского государственного университета в 1957—1960 гг. Почва на участке супесчаная, с рН, равным 6.7. Семена клевера красного были собраны из диких популяций клеверов.

Семена контрольных растений перед посевом намачивались в дистиллированной воде. Семена подопытных растений намачивались в 0.01%-х растворах медного купороса, хлористого марганца, хлористого кобальта, сернистого цинка, молибденовокислого аммония и борной кислоты.

Предпосевное намачивание растворами микроэлементов продолжалось 15 час. Соотношение растворов и семян при намачивании — 5 : 4.

Посев проведен 22 V рядовым способом (расстояние между рядками 30 см, глубина заделки семян 3 см). Посев клевера был чистым, без подсева других компонентов.

Наблюдения за ростом и развитием растений показали, что предпосевная обработка семян не оказала существенного влияния на появление всходов, и лишь в вариантах с молибденом и бором появление всходов несколько задержалось (на 2—3 дня). Однако в дальнейшем растения этих вариантов развивались хорошо, и цветение их на 2-й год жизни наступило на 8 дней раньше по сравнению с контролем. Микроэлементы оказали, по-видимому, определенное влияние на жизнеспособность зародыша семени.

Молибден, бор и медь заметно влияли на рост клевера (табл. 1 и 2). Так, например, площадь 10 листьев контрольных растений 3 V составила 48.3 см², а под влиянием молибденовокислого аммония — 83.6 см², т. е. почти в 2 раза больше.

Это объясняется положительным действием данных элементов на синтез углеводов и азотистых соединений в листьях и отток их в растущие органы, что в свою очередь стимулировало рост тканей.

Согласно литературным данным (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959), клевер красный отличается от других культур большим содержанием общего и белкового азота в листьях, что в значительной мере определяет его высокую кормовую ценность. В связи с этим интересно было выяснить

влияние микроэлементов на содержание общего азота в листьях клевера, выращиваемого в условиях Карельской АССР. Как показали проведенные исследования (табл. 3), под влиянием микроэлементов наблюдается некоторое повышение содержания белка в листьях клевера.

Таблица 1

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на высоту главного побега клевера красного (в см)

Вариант опыта	1957 г.						1959 г.					
	6 VII	16 VII	26 VII	6 VIII	16 VIII	26 VIII	3 VI	12 VI	24 VI	3 VII	23 VII	8 IX
Намачивание семян:												
в воде (контроль)	9	22	36	50	61	68	8	19	41	57	74	91
в молибденовокислом аммонии	7	22	35	49	67	79	9	34	46	57	80	111
в борной кислоте	7	19	33	49	68	78	8	22	34	54	82	106
в медном купоросе	8	21	31	47	63	69	7	17	45	58	77	104
в хлористом марганце	10	20	34	48	59	85	6	20	36	44	74	85
в хлористом кобальте	7	22	33	41	52	60	9	20	35	53	74	99
в сернистом цинке	8	18	32	40	53	58	7	18	34	54	78	99

Более богатые белком молодые листья; по мере старения растения содержание белка уменьшается, но сравнительно мало. Наши данные

Таблица 2

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на площадь 10 листьев клевера красного (в см²)

Вариант опыта	1957 г.				1959 г.			
	15 VI	20 VII	10 VIII	10 IX	3 V	12 VI	26 VI	3 VII
Намачивание семян:								
в воде (контроль)	46	122	195	430	48	132	233	255
в молибденовокислом аммонии	42	91	181	435	83	147	240	275
в борной кислоте	53	136	221	370	61	132	219	289
в медном купоросе	46	103	211	419	60	140	205	248
в хлористом марганце	48	122	201	425	46	132	240	274
в хлористом кобальте	42	93	230	370	47	151	234	282
в сернистом цинке	48	88	230	360	48	135	192	279

согласуются с литературными данными (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959).

Из литературы известно, что под влиянием микроэлементов происходят глубокие изменения в углеводном обмене растений. В наших опытах изучаемые микроэлементы оказали различное влияние на содержание глюкозы и сахарозы в листьях клевера 1-го года жизни (табл. 4). Одни из них, как например бор, усилили отток углеводов из листьев, поэтому их содержание в листьях оказалось несколько меньшим. Улучшение передвижения углеводов, наблюдающееся под влиянием бора, М. Я. Школьник (1950) объясняет способностью бора давать с сахарами нопизированные комплексы, отличающиеся большей подвижностью.

По мере роста и развития клевера 1-го года жизни количество растворимых углеводов в листьях возрастает. Подобная же зависимость отмечена в исследованиях В. Ф. Корякиной (1953) и А. М. Алексеева, И. М. Васильевой и А. В. Старцевой (1959).

Большое содержание сахаров в листьях клевера 1-го года жизни в конце вегетации обусловлено резким замедлением ростовых процессов

Таблица 3

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на содержание общего азота в листьях клевера красного (в % на сухой вес)

Вариант опыта	30 VII	10 IX
Намачивание семян:		
в воде (контроль)	6.93	6.64
в молибденовокислом аммонии	7.25	7.29
в борной кислоте	7.41	7.29
в медном купоросе	7.28	6.70
в хлористом марганце	7.40	6.70
в хлористом кобальте	7.27	7.27
в сернокислом цинке	7.26	7.10

ми были определены фосфор и кальций, играющие важную роль в минеральном питании животных. Интересно проследить влияние микроэлементов на накопление их в зеленой массе клевера красного (табл. 6).

Таблица 4

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на содержание сахаров в листьях клевера красного (в % на сухой вес)

Вариант опыта	Глюкоза		Сахароза	
	10 VII	10 VIII	10 VII	10 VIII
Намачивание семян:				
в воде (контроль)	1.87	2.53	5.22	6.34
в молибденовокислом аммонии	2.30	3.01	5.88	7.10
в борной кислоте	2.33	3.42	4.68	6.76
в медном купоросе	2.93	3.00	5.64	5.86
в хлористом марганце	2.13	3.12	4.10	5.18
в хлористом кобальте	2.00	2.90	4.44	5.40
в сернокислом цинке	1.94	2.24	4.75	6.68

Из приведенных данных видно, что испытанные нами микроэлементы способствуют усвоению и накоплению фосфора и кальция. С возрастом растений количество этих элементов увеличивается, особенно возрастает количество кальция. Как известно, кальций неспособен к реутилизации, поэтому по мере старения органов растения в них накапливается кальций все больше и больше. Фосфор в растении способствует синтезу белков, накоплению углеводов, влияет на окислительно-восстановительные реакции, происходящие в растении.

Недостаток фосфора и кальция в кормах вызывает нарушения в обмене веществ животных, снижает их продуктивность, замедляет рост. Поэтому воздействие микроэлементов на содержание данных минеральных элементов в клеверном сене имеет большое практическое значение.

В условиях Карельской АССР клевера дают хорошие урожаи сена, но семян наши хозяйства не получают. Необходимо было поэтому проследить, как микроэлементы влияют на образование семян у клевера красного. Данные этих исследований приводятся в табл. 7, из которой видно, что некоторые микроэлементы заметно увеличивают количество соцветий на растении. Так, например, под влиянием молибдена и марганца количество соцветий на одном растении увеличилось почти в два раза.

Число семян в этих соцветиях немногим больше, чем в контроле, но семена более крупные, выполненные, с более высоким абсолютным весом. Таким образом, под влиянием микроэлементов, особенно молибдена и бора, посевные качества семян улучшаются. Лучшую выполненность се-

Таблица 5

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на содержание клетчатки в листьях клевера красного (в % на сухой вес)

Вариант опыта	10 VII
Намачивание семян:	
в воде (контроль)	11.78
в молибденовокислом аммонии	10.01
в борной кислоте	10.66
в медном купоросе	8.94
в хлористом марганце	9.84
в хлористом кобальте	10.53
в сернокислом цинке	8.68

Таблица 6

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на содержание кальция и фосфора в листьях клевера красного (в % на сухой вес)

Вариант опыта	1-й год жизни				2-й год жизни	
	10 VII		10 VIII		10 VII	10 VIII
	Ca	P	Ca	P	Ca	P
Намачивание семян:						
в воде (контроль)	0.0012	0.25	0.0045	0.48	0.0037	0.24
в молибденовокислом аммонии	0.0014	0.24	0.0072	0.49	0.0044	0.42
в борной кислоте	0.0014	0.51	0.0057	0.39	0.0046	0.59
в медном купоросе	0.0015	0.47	0.0065	0.57	0.0039	0.54
в хлористом марганце	0.0018	0.45	0.0065	0.41	0.0040	0.50
в хлористом кобальте	0.0016	0.45	0.0075	0.52	0.0048	0.55
в сернокислом цинке	0.0013	0.54	0.0040	0.57	0.0039	0.59

мян у растений опытных вариантов можно объяснить положительным влиянием микроэлементов на отток ассимилятов из листьев в развивающиеся соцветия. Поскольку количество соцветий под влиянием изучаемых микроэлементов увеличивается, должен увеличиваться и урожай семян с единицы площади.

Учет зеленой массы клевера проводился в конце вегетационного периода (табл. 8).

Таблица 7

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на образование семян у клевера красного.

Вариант опыта	1958 г. (2-й год жизни)	1959 г. (3-й год жизни)		
	абсолютный вес семян (в г)	количество семян в 10 соцветиях	вес семян в 10 соцветиях (в г)	абсолютный вес семян (в г)
Намачивание семян:				
в воде (контроль) . . .	1.078	733	1.11	1.64
в молибденовокислом аммонии	1.600	880	1.40	1.72
в борной кислоте	1.539	800	1.50	1.88
в медном купоросе . . .	1.324	856	1.64	1.54
в хлористом марганце . .	1.554	525		1.64
в хлористом кобальте . .	1.331	881	1.46	1.77
в сернокислом цинке . .	1.282	838	1.44	1.71

Результаты исследований показывают, что молибденовокислый аммоний не только улучшает кормовые качества клевера красного, но и увеличивает количество зеленой массы. Заметную прибавку растительной массы дает и микроэлемент медь (12.5%).

Таблица 8

Влияние намачивания семян в растворах микроэлементов на урожай зеленой массы клевера красного 2-го года жизни (1959 г.)

Вариант опыта	Вес растительной массы (в кг с 4 м ²)
Намачивание семян:	
в воде (контроль)	12.4
в молибденовокислом аммонии	14.0
в борной кислоте	12.4
в медном купоросе	14.0
в хлористом марганце . . .	12.4
в хлористом кобальте . . .	13.6
в сернокислом цинке . . .	12.8

Таким образом, проведенные исследования показывают, что предпосевная обработка 0.01%-ми растворами микроэлементов (молибден, марганец, бор и медь) повышает урожай семян и зеленой массы клевера красного. Изучаемые микроэлементы оказали заметное влияние на содержание белка, углеводов, фосфора и кальция. Наибольшее влияние на клевер красный оказали молибден и марганец. Так, в варианте с молибденом на одном растении насчитывалось 23 соцветия, с марганцем — 22, а в контроле — 17 соцветий. Семена растений этих вариантов

были более выполненными. Прибавка зеленой массы в вариантах с молибденом и медью составляла 12.5%.

Все вышесказанное свидетельствует о том, что при выращивании клевера целесообразно применять микроэлементы.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев А. М., И. М. Васильева и А. В. Старцова. (1959). Физиология обмена веществ клевера красного. Изд. АН СССР, М.
 Корякина В. Ф. (1953). Сравнительное эколого-физиологическое изучение многолетних трав в чистом и смешанном посевах. Сообщ. 8, Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV, Эксперимент. бот., 9.
 Школьник М. Я. (1950). Значение микроэлементов в жизни растений и земледелии. Изд. АН СССР, М.

И. В. ИЛЬИНА

ОТЗЫВЧИВОСТЬ НЕКОТОРЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР НА ГЛУБОКУЮ ОБРАБОТКУ ПОЧВ КАРЕЛИИ

Глубокая обработка почвы давно привлекает внимание многих работников сельского хозяйства. Однако результаты применения углубления и окультуривания пахотного слоя в различных почвенно-климатических зонах не всегда одинаковы. В последние годы в различных зонах Советского Союза была широко испытана глубокая безотвальная вспашка, которая обеспечивала на подзолистых почвах Тюменской области (Шаламов, 1958) и на дерново-подзолистых почвах Владимирской области (Усов, 1958) значительное повышение урожая пшеницы. В то же время применение безотвальной вспашки на подзолистых почвах Подмосковья (Доспехов и Болотова, 1958), на выщелоченных черноземах Пензенской области (Лайков и Суворов, 1958) и на сероземах Таджикистана (Синельников, 1958) не дало положительных результатов. Лучшие результаты получены при применении окультуривания подзолистых почв путем мобилизации коллоидов верхних слоев иллювиального горизонта (Тюлин, 1938; Утей, 1940; Бушинский, 1943; Чижевский, 1951; Афанасьев, 1953). С. Н. Наумов (1958) и Н. Р. Бахтизин (1960) успешно применили припахивание выщелоченных черноземов, темносерых и серых лесных почв, причем последний отмечает, что прогрессивное увеличение урожая озимых наблюдается по мере увеличения глубины вспашки до 25 см.

Г. Рид (1960) в результате обобщения десятилетних опытных данных на различных типах почв Федеративной Республики Германии пришел к выводу, что эффективность почвоуглубления зависит в первую очередь от типа почвы. Более часто положительный эффект наблюдается на глеевых почвах, реже всего — на бурых. Строгой зависимости эффективности подпочвенного рыхления от механического состава почв отмечено не было.

Работами Ротамстедской станции (Shofield, 1952, 1953) на подзолистых, хорошо окультуренных почвах Англии, Ларсона и др. (Larson a. oth., 1960) на черноземовидных почвах прерий США, а также Энгельберта и Труога (Engelbert a. Truog, 1956) на избыточно увлажненных подзолистых почвах США показано, что глубокая вспашка с внесением извести и удобрений в подпахотные горизонты не всегда оказывает положительное влияние на урожай.

Джамисон и Торнтон (Jamison a. Thornton, 1960), обобщая имеющиеся литературные данные и результаты собственных экспериментов по испытанию различных доз и способов внесения удобрений в прериях центральных штатов США, почвы которых характеризуются наличием слоя пластичных глин с плохим дренажем, малым содержанием питательных веществ и высокой кислотностью, приходят к выводу, что увеличение продуктивности, полученное при глубоким внесением удобрений любой из испытанных культур, не было существенным и не имело практического значения.

Успех почвоуглубления колеблется в зависимости от погодных условий. Г. Рид (1960) отмечает, что действие почвоуглубления возрастает во влажные годы. Об этом же говорят опыты И. В. Шаламова (1958). На полях Ротамстедской станции значительное повышение урожая картофеля при глубокой обработке отмечалось лишь тогда, когда картофель попадал в засуху в июне—июле (Shofield, 1952, 1953).

Как нет единого мнения о влиянии глубокой вспашки в зависимости от почвенно-климатических условий, так нет единого мнения и о влиянии ее на урожайность отдельных культур.

Наиболее отзывчивыми на подпочвенное рыхление Г. Рид (1960) считает ячмень, кукурузу на силос и картофель. Джамисон и Торнтон (Jamison a. Thornton, 1960) сообщают, что люцерна положительно отзывается на предшествующую глубокую вспашку в течение ряда лет. По данным Шофилда, сахарная свекла, как правило, дает небольшое увеличение урожая при глубокой пахоте (Shofield, 1952).

Вместе с тем в опытах Ларсона и др. (Larson a. oth., 1960) ни в одном из 20 пунктов почвоуглубление не сказалось положительно на продуктивности кукурузы; более того, оно часто снижало ее урожай. И. И. Афанасьев (1953) сообщает, что углубление пахотного слоя серых лесных почв на 28—30 см весьма эффективно под корнеклубнеплоды, а в докладах Ротамстедской станции (Shofield, 1951) делается вывод о том, что, как правило, глубокая вспашка под картофель не обладает преимуществами по сравнению с обычной. Кормовая свекла или не реагирует, или даже снижает урожай при глубокой пахоте (Рид, 1960; Чижевский и Лю Ген-лин, 1959). Не реагировали на подпочвенное рыхление овес, переносящий значительную переувлажненность почвы, озимая пшеница и клевер, предпочитающие уплотненные почвы (Рид, 1960), злаки и травы 1-го года (Shofield, 1952).

Чтобы объяснить причины такой противоречивой картины, некоторые исследователи наблюдали за размещением корневой системы при глубокой обработке.

Энгельберт и Трюог (Engelbert a. Truog, 1956) установили, что в зоне достаточного увлажнения на подзолистых почвах внесение извести и удобрений в подпочву в большинстве случаев способствовало более глубокому проникновению корней. Однако это не всегда сопровождалось увеличением урожая. Авторы считают, что главной причиной ограниченного проникновения корней является высокая кислотность подпахотного слоя, возможно, вместе с низким плодородием. Станков (1955) утверждает, что корневая система трав, озимой пшеницы располагалась поверхностно, несмотря на глубокую обработку почвы и внесение удобрений в нижние горизонты. Даже замена подпахотного горизонта пахотным не изменила размещения корней. Причиной ограниченного распространения корней автор считает ухудшение аэрации, более низкие температуры, снижение численности микроорганизмов и особенно повышение концентрации углекислого газа в нижних горизонтах (Станков и Тимофеева, 1961).

Отсутствием единого суждения о влиянии глубокой обработки почвы на распространение корневой системы различных культур была продиктована необходимость постановки опыта по выяснению поведения корней и урожайности зерновых и трав при внесении извести и удобрений в подпахотный горизонт подзолистых почв Карелии. С этой целью на Агробиологической станции Института биологии Карельского филиала АН СССР был заложен полевой мелкоделяночный опыт, в котором подпахотный горизонт (20—40 см) перекапывался, известковался или удобрялся в зависимости от варианта.¹ Почвы участка хорошо окультурены, пахотный

горизонт достигал 20 см, рН пахотного горизонта равен 5.2, подпахотного — 4.8.

Площадь делянок 2 м², повторность 5-кратная.

Опыты предусматривали испытание следующих вариантов внесения минеральных удобрений и извести.

Вариант I (контроль) — 1 доза NPK + Ca, в горизонт 0—20 см.
Вариант II — 1 доза NPK + Ca, в горизонт 0—20 см, и перекопка горизонта 20—40 см.
Вариант III — 1 доза NPK + Ca, в горизонты 0—20 и 20—40 см.
Вариант IV — 1/2 дозы NPK + Ca, в горизонты 0—20 и 20—40 см.
Вариант V — 1 доза NPK + Ca, в горизонты 0—20 и 20—40 см.
Вариант VI — 2 дозы NPK + Ca, в горизонт 0—20 см.
Вариант VII — 1 доза NPK + Ca + навоз, в горизонты 0—20 и 20—40 см.
Вариант VIII — 1/2 дозы NPK + Ca + навоз, в горизонты 0—20 и 20—40 см.

Нормальная доза удобрений составлялась из расчета: аммиачной селитры и хлористого калия — по 40 г/м², суперфосфата — по 100 г/м², извести — по полной гидролитической кислотности. Одна треть площади каждого варианта получила, кроме того, навоз в дозе 4 кг/м².

В вариантах с перекопкой подпахотного горизонта (20—40 см) почва верхнего слоя вынималась и складывалась на один брезент, а нижнего — на другой. Удобрения вносились равномерно. После внесения удобрений почва рыхлилась и засыпалась вновь.

Опытными культурами явились ячмень Винер, который занимал первую треть подготовленных делянок, ячмень с подсевом трав (на второй трети каждой делянки) и озимая рожь Вятка, занимавшая ту часть площади, которая, кроме минеральных удобрений, получила еще и навоз. Ячмень был высеян 20 VII, ячмень с подсевом трав — 4 VII, рожь — 15 VIII 1959.

Наблюдения за ростом и развитием ячменя в 1959 г. показали, что способы внесения удобрений оказывают влияние на прохождение фенологических фаз и динамику роста стебля.

При внесении удобрений и извести в оба горизонта растения быстрее росли, но задерживались в развитии. Колосение наступило позднее на 1—2 дня, молочная спелость на 3—4, а разница в наступлении восковой спелости увеличилась до 9 дней. Растения на делянках этого варианта полегли. Полегание привело к еще большей задержке созревания зерна.

Результаты опыта 1959 г., в котором ячмень высевался на зерно, приведены в табл. 1.

Как видно из данных табл. 1, максимальный урожай зерна ячменя сорта Винер — 487.9 г/м² — был получен при внесении удобрений в пахотный горизонт и извести в оба горизонта, однако это превышение составило только 14%. В остальных вариантах прибавки урожая зерна равнялись 5—11%. Большой вес соломы имели растения ячменя при внесении удобрений и извести в оба горизонта, эта прибавка по отношению к контролю равнялась 60%, а по сравнению с вариантом, где та же доза удобрений вносилась поверхностно, составляла только 11%.

Таблица 1

Урожай ячменя Винер при внесении удобрений в разные горизонты почвы (1959 г.)

Вариант опыта	Кустистость		Воздушно-сухой вес (в г/м ²)	
	общая	продуктивная	соломы	зерна
I (контрольный)	2.9	2.6	1671.1	425.6
II	3.3	3.0	1757.7	447.3
III	3.1	2.7	1768.9	487.9
IV	3.2	2.9	2045.4	474.6
V	5.1	4.5	2705.5	428.4
VI	3.5	3.3	2419.4	451.5

¹ В работе принимали участие лаборанты Г. А. Вичурнича и Н. П. Будыкина, за что автор сердечно благодарит их.

Таким образом, несмотря на то что растения при внесении удобрений и извести в оба горизонта имели более высокую как общую, так и продуктивную кустистость, урожай зерна был меньше за счет снижения абсолютного веса его и не вызревания основной массы зерна подгонов. Структура колоса по вариантам существенно не изменилась. Внесение минеральных удобрений повлияло на рост, увеличив кустистость, вес соломы, но задержало развитие и снизило вес зерна.

Учет зеленой массы ячменя Винер в 1959 г. показал, что при внесении двойной дозы удобрений урожай получается на 30—35% выше, чем при внесении одной дозы. Однако разницы в урожае зеленой массы при внесении двойной дозы в пахотный горизонт или распределении ее в пахотном и подпахотном горизонтах не было. Следовательно, такая трудоемкая

Таблица 2

Урожай озимой ржи Вятка при внесении удобрений в различные горизонты почвы (1960 г.)

Вариант опыта	Кустистость		Воздушно-сухой вес (в г/см ²)	
	общая	продуктивная	соломы	зерна
I (контрольный)	3.1	2.4	2493.5	409
II	3.1	2.3	2672.8	388
III	3.3	2.6	2756.6	390
IV	3.2	2.5	2467.4	412
V	3.4	2.5	2435	378
VI	3.4	2.6	2748.5	430
VII	3.3	2.4	2413.3	378
VIII	3.0	2.3	2511.3	402

зависимости урожайности трав от способов внесения удобрений не отмечено.

Не отмечалось последствия различных способов внесения удобрений и на урожае картофеля.

У озимой ржи Вятка, посеянной 15 VIII, перезимовало от 67.5 до 82% взошедших растений, но отметить какую-либо зависимость между числом перезимовавших растений и фоном минерального питания не удалось. Развитие растений было хорошее, созревание растений разных вариантов наступило одновременно. Урожайность была довольно высокая — 388—430 г/м² (табл. 2).

Максимальный урожай был получен при внесении двойной дозы органических и минеральных удобрений в пахотный горизонт, однако превышение урожая зерна по сравнению с контролем составляло всего 5%. Перекопка, внесение извести в подпахотный горизонт и двойной дозы удобрений вызывало даже снижение урожайности зерна. Следовательно, под рожь так же, как и под ячмень, хозяйственно нецелесообразно производить глубокую обработку и вносить дополнительно удобрения в подпахотный горизонт.

Мы проследили характер развития корней при глубокой обработке почвы и внесении удобрений в подпахотные горизонты. Для этого выкапывали траншею с вертикальной стенкой и отмечали глубину проникновения корней, распределение их по почвенным горизонтам. Для учета веса корней металлической рамкой размером 20×20×30 см брался монолит из пахотного и подпахотного горизонтов. Если корни проникали глубже

40 см, то с глубины 40—60 см брали третий монолит. Монолиты из рамок выбивались в специальные ящики-сетки, величина которых была несколько больше размеров рамки. Диаметр ячеек сетки 1 мм. Корни, заключенные в монолите, отмывались прямо в этих ящиках-сетках и высушивались до воздушно-сухого веса.

Изучение размещения корней различных культур в зависимости от способов внесения удобрений показало (рис. 1), что различные способы внесения удобрений заметно изменяют картину распространения корней ячменя в почве. Если при обычном способе внесения (вариант I) 98.9% корней располагалось в пахотном горизонте, то уже при перекапывании подпахотного горизонта (вариант II) 19.3% корней располагалось в нижних горизонтах; внесение извести в подпахотный горизонт увеличило процент распространения в нем корней до 32.

При обычной обработке и внесении удобрений лишь отдельные корни (около 1%) углублялись до 40 см. При внесении извести и удобрений в подпахотный горизонт корни ячменя проникали на глубину до 60 см. Особенно это было заметно в варианте V, где в оба горизонта вносилась пол-

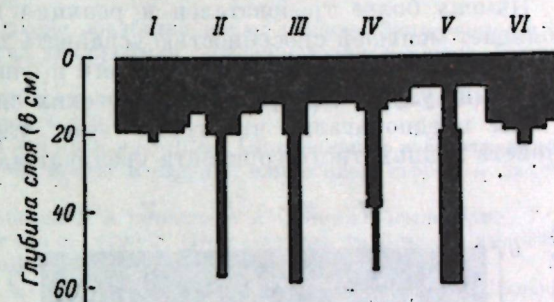


Рис. 1. Влияние рыхления подпахотного горизонта с внесением извести и удобрений на распределение корневой системы ячменя Винер в 1959 г. (в % к абсолютно сухому весу корней).

I—VI — варианты опыта.

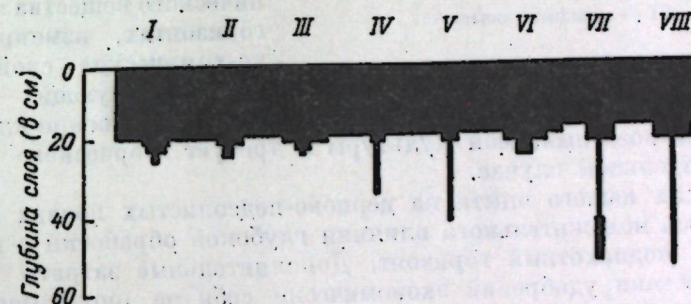


Рис. 2. Влияние рыхления подпахотного горизонта с внесением извести, органических и минеральных удобрений на распределение корневой системы озимой ржи Вятка (в % к абсолютно сухому весу корней). 1960 г.

I—VIII — варианты опыта.

ная доза минеральных удобрений. Корни на границе горизонтов были мощными, сильно разветвленными, а их вес был в 1.5—2 раза больше, чем в других вариантах. При внесении двойной дозы удобрений в верхний горизонт (вариант VI) изменений в распределении корней ячменя по сравнению с вариантом I не отмечалось.

При откопке корней озимой ржи Вятка (рис. 2) не было отмечено существенной разницы в распределении корней в зависимости от способов внесения удобрений. Правда, в вариантах IV—VIII наблюдалось большее углубление корней в нижние горизонты, но вес корней в подпочве не превышал 7.3% (вариант IV) 12.5% (вариант VII) от общего веса подземных органов растений. Произведенный анализ почвы опытных деленок показывает, что внесение одинарной дозы удобрений в оба горизонта

почвы несколько сказывается на ряде агрохимических показателей в подпахотном горизонте (на сумме поглощенных оснований, подвижных формах фосфора и калия).

Несмотря на это, существенных изменений в распространении корневой системы озимой ржи не наблюдается. Очевидно, озимая рожь, обладая мощной корневой системой, способной хорошо использовать естественные запасы питательных веществ, мало реагирует на углубление пахотного горизонта и его обогащение.

Ячмень более требователен к реакции почвенной среды, чем рожь, обладает меньшей способностью усваивать питательные вещества из труднодоступных соединений, поэтому его корневая система более чутко реагирует на улучшение физико-химических свойств почвенных горизонтов.

Мы предполагали, что травы при улучшении физико-химических свойств подпахотного горизонта увеличат массу и глубину проникновения корней. Однако, как видно на

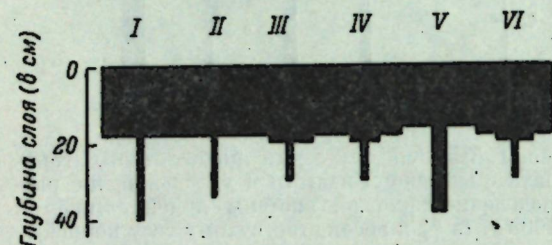


Рис. 3. Влияние рыхления подпахотного горизонта с внесением извести и удобрений на развитие корневой системы смеси клевера с тимофеевкой 1-го года пользования в 1960 г. (в % к абсолютно сухому весу).

1—VI — варианты опыта.

рис. 3, основная масса корней многолетних трав (90.9—95%) располагается в пахотном горизонте и только 4—9% — в подпахотном. При внесении удобрений и извести в подпахотный горизонт (вариант V) количество их в этом горизонте увеличивается до 19.8%. Следовательно, травы не смогут существенно увеличить накопление органического вещества в нижних горизонтах, изменить физико-химические свойства их

и создать благоприятные условия для роста последующих культур.

Эффективность глубокой обработки зависит от почвенно-климатических условий возделываемой культуры и требует творческого решения в каждом отдельном случае.

В условиях нашего опыта на дерново-подзолистых почвах Карелии не проявилось положительного влияния глубокой обработки и внесения удобрений в подпахотный горизонт. Дополнительные затраты при обработке, внесении удобрений экономически себя не оправдывают, поэтому следует с большой осторожностью подходить к применению глубокой пахоты, особенно в зонах, где подпахотный горизонт имеет повышенную кислотность и обеднен питательными веществами.

ЛИТЕРАТУРА

- Афанасьев Н. И. (1953). Окультуривание серых лесных и подзолистых почв Чувашской АССР способом глубокой пахоты. Чувашгосиздат, Чебоксары.
- Бахтизин Н. Р. (1960). Углубление и окультуривание пахотного слоя почв — важнейший резерв повышения урожайности. В сб.: Матер. по изуч. почв Урала и Поволжья, Уфа.
- Бушинский В. П. (1943). Коренная переделка почв — основа высоких и устойчивых урожаев. Вестн. АН СССР, 4—5.
- Доснехов Б. А. и В. М. Болотова. (1958). Некоторые итоги работы опытной станции полеводства ТСХА по изучению различных способов обработки почвы. Докл. ТСХА, 39.
- Лайков Н. А. и А. М. Суворов. (1958). Изучение новых приемов обработки почвы. В сб.: Итоги работы Пензенск. гос. с.-х. опытной станции за 1957 г., Пенза.
- Наумов С. Н. (1958). О системе обработки почвы в лесостепной зоне Рязанской области. Сб. научн. работ Рязанск. с.-х. инст., 5, Рязань.

- Рид Г. (1960). Об эффективности почвоуглубления. (Реферат). Сельск. хоз. за рубежом, Растениеводство, 1.
- Синельников Ю. И. (1958). О сравнительной оценке способов основной обработки почвы. Земледелие, 9.
- Станков Н. З. (1955). Корни и почвы. Земледелие, 10.
- Станков Н. З. и А. А. Тимофеева (1961). Влияние CO_2 почвенного воздуха на условия питания растений. Тез. докл. конф. «Корневое питание в обмене и продуктивности растений», Изд. АН СССР, М.
- Тюлин А. Ф. (1938). Наука о почвенных коллоидах и очередные задачи социального земледелия. В кн.: Физико-химическое исследование почв и удобрений, ч. 1. Л.
- Усов Н. М. (1958). Об одном приеме обработки почвы в пару. Земледелие, 5.
- Утей Н. В. (1940). Коренная переделка профиля дерново-подзолистых почв. Почвоведение, 1.
- Чижевский М. Г. (1951). Углубление и окультуривание пахотного слоя дерново-подзолистых почв. Сов. агроном., 9.
- Чижевский М. Г. и Лю Ген-лин. (1959). Об отвальной и безотвальной обработке дерново-подзолистой почвы в связи с изменением строения пахотного слоя. Изв. ТСХА, 1.
- Шаламов Н. В. (1958). Мальцевская агротехника в Сибири. Земледелие, 7.
- Engelbert L. E. and E. Truog. (1956). Crop response to deep tillage with lime and fertilizer. Proc. Soil Sci. Soc. Am., 20, 1.
- Jamison V. C. and J. E. Thornton. (1960). Results of deep fertilization and subsoiling on a claypan soil. Agron. Journ., 52, 4.
- Larson W. E., W. G. Lovely, J. P. Pesek and R. E. Burwell. (1960). Effect of subsoiling and deep fertilizer placement on yields of corn in Iowa and Illinois. Agron. Journ., 52, 4.
- Shofield R. K. (1952). Rothamsted experimental station. Report for 1951. Harpenden.
- Shofield R. K. (1953). Rothamsted experimental station. Report for 1952. Harpenden.

Р. К. САЛЯЕВ

О МИКОТРОФНОМ ПИТАНИИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Симбиотрофное питание имеет чрезвычайно широкое распространение в природе. Практически ни одно растение в естественных условиях не имеет автотрофного корневого питания. Это происходит потому, что в почве обитает огромное количество микроорганизмов, которые выделяют в окружающую среду продукты своей жизнедеятельности. Эти продукты подвергаются переработке другими микроорганизмами или поглощаются корнями растений (Красильников, 1952, 1955, 1958; Мишустин, 1955). Таким образом, многие элементы питания поступают в растения в результате тесного контакта корневых разветвлений с почвенными микроорганизмами. Клубеньковые бактерии и микоризы являются наиболее яркими примерами такого симбиоза. В этих случаях оба компонента настолько проникают друг в друга, что представляют собой единый орган.

Несомненно, изучение такого своеобразного и широко распространенного явления должно представлять исключительный интерес для понимания корневого питания растений. С особенной полнотой и ясностью теоретическое значение микотрофии было выражено словами крупного физиолога растений академика С. П. Костычева: «Крайне желательно было бы подвергнуть систематическому биохимическому расследованию вопрос о питании микотрофных растений; здесь мы встречаемся с проблемой, принадлежащей к числу капитальнейших вопросов почвенного питания, и с полным правом можем сказать, что до разрешения этой проблемы мы не охватим полностью сущность корневого питания» (1933, стр. 246).

Изучение отдельных сторон микотрофного питания, в частности выяснение роли микоризообразующих грибов в разложении растительных остатков и образовании почвенного гумуса, представляет большой интерес для познания динамики почвообразовательного процесса, который в свою очередь имеет исключительно важное значение для сельского и лесного хозяйства.

История развития степного лесоразведения показывает, что лесоводы часто сталкивались с проблемой микотрофного питания и придавали ей большое практическое значение (Костычев, 1891; Высоцкий, 1902, 1912, 1929, 1950, и др.). Необходимо также отметить, что решение проблемы микотрофии имеет важное значение не только при облесении степных земель, но и для любых лесокультурных работ, при проведении которых знание теоретических вопросов корневого питания составляет основу агротехники.

Для решения вопросов микотрофии, связанных с практикой лесоразведения, начиная с 1947 г. работали многие институты, лаборатории и отдельные исследователи. Созванная в 1953 г. конференция по микотрофии растений подытожила имеющиеся результаты, которые в массе своей показали полезность грибного компонента для растений. Однако на вопрос, в чем именно заключается эта полезность и насколько она велика, отве-

тить в сущности не удалось. Конференция отметила недостаточную разработку теоретических вопросов микотрофного питания, что в сильной степени тормозит практическое использование накопленных знаний.

Подробная история развития учения о микотрофии изложена в обзорах Ю. М. Возняковской (1952), Рейнер и Джонса (1949), Келли (1952), Н. В. Лобанова (1953а), известных широкому кругу исследователей. Упомянутые труды содержат обзор работ вплоть до 1953 г., поэтому делать здесь полный обзор литературы, очевидно, нет надобности. Ограничимся коротким рассмотрением основных этапов развития учения о микотрофии до 1953 г. и более подробно остановимся на результатах исследований, проведенных в последующий период.

О микотрофии высших растений узнали сравнительно недавно — в конце XIX в., хотя отдельные указания на связь грибов с корнями деревьев имели место и ранее. Еще Теофраст в «Науке о растениях» упоминал о грибах, «растущих из корней дуба». Мейен (Meuен, 1829) описал структуры на корнях бука, которые принял за зародыши паразитных растений. Тонкий наблюдатель природы С. Т. Аксаков (1856) в книге «Замечания и наблюдения охотника брать грибы» писал: «Главная причина их (грибов, — Р. С.) зарождения происходит, как мне кажется, от древесных корней».

Т. Гартиг (Hartig, 1840—1851) описал структурную особенность корешков хвойных деревьев, заключающуюся в сетке грибных гиф вокруг клеток корня. Эти образования впоследствии были названы его именем (сеть Гартига).

Первой попыткой детального изучения микориз была работа профессора Одесского университета Ф. М. Каменского. В 1881 г. он впервые осветил вопрос о положительной роли гриба для высшего растения. В 1883 г. он дал подробную морфологическую и анатомическую характеристику микориз поддельника и указал на отсутствие паразитизма гриба по отношению к растению-хозяину.

Сам термин «микориза» был предложен Франком в 1885 г. в его диссертации по этой теме (Frank, 1885).

С выходом работы Франка среди широких кругов исследователей возникает интерес к микоризам. Появляется много гипотез, пытающихся объяснить сущность этого интересного явления.

Так, М. С. Воронин (1885), Р. Гартиг (R. Hartig, 1886), Масуи (Masui, 1927), Макдугал (McDougal, 1914), Ромелл (Romell, 1939) и некоторые другие исследователи считали это явление обычным паразитизмом гриба на высшем растении.

Франк, Тубеуф, Мёллер, Мюллер, Вейсс, Мелин были сторонниками симбиотических взаимоотношений при микотрофии и указывали на роль микориз в азотном питании растений.

Шталь (Stahl, 1900) сформулировал гипотезу минерального питания, согласно которой в бедной почве растения могут успешно конкурировать с грибами и бактериями только с помощью микоризного гриба.

Хэч (Hatch, 1937) считает, что роль микориз в минеральном питании сводится к механическому увеличению поглощающей поверхности корневых окончаний за счет ответвлений гиф.

О роли микоризных грибов в углеродном питании растений упоминал Макленнан (McLennan, 1926).

Рутен и Даусон (Routien a. Dawson, 1943) придавали большое значение грибному симбионту как активному образователю обменных водородных ионов, что положительно сказывается на поглощении солей.

В. Р. Вильямс (1947) считал микоризные грибы весьма полезными для усвоения из органического вещества почвы зольных элементов и азота.

Линдквист (Lindequist, 1939) выдвинул гипотезу о выделении микоризами стимуляторов роста. Мнение о витаминно-ауксинном обмене подтвердили исследования Мелина (Melin, 1939, 1946), Макдугала и Дюфрено (McDougal a. Dufrenoy, 1943). Маккомб (McComb, 1943) указывал на роль микориз в поглощении фосфора.

Другие ученые считали основным условием микотрофии микофагию — поедание грибных гиф клетками корня, вследствие чего содержимое клетки обогащается элементами питания.

Большинство этих гипотез, особенно высказанные в ранний период, были основаны скорее на логических догадках, чем на данных экспериментальных исследований (гипотезы Франка, Штала, Мёллера, Т. Гартига).

Развитию экспериментальных исследований в значительной степени мешало отсутствие надежной методики культивирования микоризных грибов и получения стерильных семян микотрофных растений. Неоднократные попытки вырастить чистые культуры микоризных грибов оказывались безуспешными (Fuchs, 1914). Шведскому ученому Мелину удалось преодолеть это методическое затруднение. Им были разработаны питательные среды и методы выделения чистых культур микоризообразующих грибов, а также предложена очень простая и надежная камера для получения стерильных семян хвойных (Melin, 1925 и др.). С этого периода теоретические исследования микотрофного питания значительно продвинулись вперед как благодаря работам самого Мелина, так и других ученых.

Для работ, выполненных русскими учеными, характерно изучение микотрофии с целью применения полученных данных в практике степного лесоразведения (Костычев, 1891; Высоцкий, 1902, 1912, 1929, 1950; Костычев, 1933; Вильямс, 1947; Лысенко, 1949).

Начиная с 1948 г. в связи с развитием степного лесоразведения появилось много работ, посвященных различным вопросам, связанным с микоризой. Были предприняты широкие исследования географического распространения микориз (Лобанов, 1949а, 1949б, 1951, 1953а, 1953б), их анатомического строения (Трубецкова и Михалевская, 1955), выяснения влияния микотрофии на растение (Лобанов, 1949а; Ахромейко, 1950; Ахромович, 1952; Ахромейко и Шестакова, 1955, 1956; Мишустин, 1955; Худяков, 1955; Шемаханова, 1955а, и др.). Особенно много было опытных работ по микоризации посевов и посадок. Эти работы проводились как путем заражения посевов микоризной землей, так и путем внесения чистых культур грибов-микоризообразователей (Частухин, 1950, 1955; Худяков и Возняковская, 1951; Лобанов, 1960, и др.).

Сравнительно небольшое количество работ было посвящено выяснению физиологии взаимоотношений между грибами и растениями при микотрофии (Шемаханова, 1954; Трубецкова, Михалевская и Новичкова, 1955; Тарабрин, 1957).

Понятие о питании через симбиоз, исходя из современных представлений, выходит за рамки микотрофии. Работы Н. А. Красильникова (1952, 1955, 1958) и его сотрудников, Е. Н. Мишустина (1955), Г. М. Шавловского (1954), Я. П. Худякова (1953) и других микробиологов показали теснейшую связь микроорганизмов почвы с корнями высших растений. Оказалось, что микробиологическая активность почвы, ее населенность различными микроорганизмами значительно больше, чем это предполагалось ранее. В 1 г почвы количество микроорганизмов достигает сотен миллионов, а общая их масса на гектаре составляет 5—7 т (в поверхностном горизонте). В 1 г почвы содержатся сотни тысяч и миллионы грибов. Кроме того, в почве находится большое количество водорослей, ультрамикробов, актинофагов и бактериофагов.

Все эти микроорганизмы производят колоссальную биохимическую работу, разлагая и перерабатывая органические и минеральные продукты.

В процессе жизнедеятельности микроорганизмы выделяют различные продукты своего обмена. В почве обнаружено большое количество различных биокатализаторов, витаминов, ауксинов, антибиотиков и токсинов (Красильников, 1958).

Показано, что наибольшее количество микроорганизмов сосредоточено в корнеобитаемом горизонте, но особенно их много в непосредственной близости к корневым окончаниям растений, в так называемой ризосфере. Безусловно, это не механический контакт, а весьма динамичный процесс обмена веществ между микрофлорой и корнями высших растений.

Таким образом, микотрофию следует рассматривать как частный случай симбиотрофного питания растений в самом широком смысле.

Значительно расширились наши представления и о распространении микориз. Подавляющее большинство видов лесных древесных пород (Келли, 1952; Лобанов, 1953а), лишайники, печеночники, папоротники, плауны, саговниковые, гинкго, тиссовые, многие из плодовых деревьев и кустарников имеют микоризы (Dominik, 1946; Otto, 1954; Nespiak, 1955). Булларом (Boullard, 1953, 1957а, 1957б) найдены микоризы у дубовых и аралиевых, а также у папоротников и галофитов. В последнее время появились сообщения о том, что в отдельных экологических и фитоценологических условиях микоризы образуются у слабомикотрофных, в общепринятом понимании пород. Исследования Пахлевского (Pachlewski, 1954), проведенные с ясенем обыкновенным, показали наличие у него эндотрофной микоризы. Левисон, работавшая с ясенем, ивами и тополями, установила то же самое (Levisohn, 1957).

Имеется много сведений о наличии микориз у многих сельскохозяйственных культур, в том числе у хлебных злаков (Дорохова, 1946, 1953, 1955; Георгиу, 1954; Nicolson, 1958), кукурузы (Шелонина, 1958; Крюгер, 1958; Крюгер и Баркова, 1959), томатов (Михайлина, 1958), топинамбура и подсолнечника (Craplinska, 1953), тау-сагыза (Клечетов, 1947), пшеницы и льна (Кукулина-Хрущева, 1950; Хрущева, 1955, 1960), гороха (Schrader, 1953).

З. Ф. Сычевой (1955) проведены широкие экологические исследования микориз травянистых растений, показавшие наличие микориз у большого количества видов дикорастущих трав.

Исследования Б. А. Тихомирова и О. С. Стрелковой (1954) дополнили наши знания о микотрофности растений Арктики. Ими было обнаружено 27 видов арктических растений, имеющих микоризы.

Такое широкое распространение микориз, по-видимому, является результатом длительного приспособления этих двух симбионтов друг к другу в процессе эволюции. Об этом свидетельствуют находки ископаемых микориз в каменноугольных пластах. Вейсс (Weiss, 1904) обнаружил микоризы у ископаемых плаунов, Осборн (Osborn, 1909) и Холкет (Halket, 1930) нашли грибные нити в корнях кордаит, в частности у растения *Amelon radicans*, добытого из палеозойских отложений.

Б. А. Келлер (1948) предполагает, что микоризы появились раньше, чем у растений сформировались корни как обособленные органы. В. Л. Комаров (1933) и А. Н. Криштофович (1941) считали, что микоризы являются очень древними образованиями, сложившимися в процессе эволюции.

В выяснении физиологии взаимоотношений между грибом и растением также достигнуты значительные успехи. Этому немало содействовали следующие два момента: 1) разработка надежных методов получения чистых культур грибов-микоризообразователей и стерильных культур семян древесных пород; 2) появление новых методов исследования, основанных на введении стабильных или радиоактивных изотопов в организм и прослеживании затем путей их передвижения. Большое значение этих методов

для познания микотрофного питания заставляет более подробно остановиться на основных работах, где они были применены.

Начиная с работ Мелина (Melin, 1925, 1939) многие исследователи стали пользоваться методами стерильных культур сеянцев, заражая их по своему усмотрению теми или иными чистыми культурами грибов. В настоящее время имеется ряд работ, посвященных выделению грибов из микоризных корешков (Harrison, 1955), из плодовых тел грибов (Морочковский и Радзиевский, 1950; Частухин, 1950; Худяков и Возняковская, 1951; Возняковская, 1952; Hascakaylo, 1953; Эглите, 1954; Возняковская и Рыжков, 1958; Moser, 1958). Предложены удобные и достаточно надежные методы химической и физической стерилизации корней. В этом отношении интересны работы Сланкиса (Slankis, 1958), сконструировавшего аппарат для химической поверхностной стерилизации корней, и Гопкинса (Hopkins, 1954), предложившего для этих же целей метод центрифугирования.

В направлении методики выращивания стерильных культур сеянцев древесных пород удачны способы песчаных культур Мелина (Melin, 1939, 1958) и Е. С. Цветковой (1946). Хэскайло (Hascakaylo, 1953) предложил выращивать стерильные сеянцы, используя в качестве субстрата терралит (отход слюдяной промышленности). Он получил стерильные культуры с *Pinus silvestris*, *P. virginiana* и синтезировал микоризу с грибами *Boletus variegatus* и *Rhizopogon roseolus*.

Заслуживает большого внимания статья Н. М. Шемахановой (1959), которая предложила простые сосуды для выращивания стерильных сеянцев дуба на субстрате из вермикулита. Этот материал при нагревании вспучивается и распадается в тонкий порошок, который обладает рядом положительных качеств. Он не содержит органики, хорошо стерилизуется, не образует ядов и обладает большой влагоемкостью. В другой работе Н. М. Шемахановой (1960) приводятся весьма интересные сведения о влиянии механического состава субстрата, pH раствора и различных соотношений между питательными элементами на формирование микориз сосны с *Boletus luteus*.

В результате применения метода меченых атомов удалось вскрыть отдельные стороны сложного процесса микотрофного питания.

Крамером и Вильбуrom (Kramer a. Wilbur, 1949) изучалась скорость поступления и количество поглощаемого P^{32} микоризными и безмикоризными корешками сосны. В результате было установлено более интенсивное поглощение P^{32} микоризными корнями.

Харли и Маккреди (Harley a. McCready, 1952) проделали аналогичную работу с корешками бука. Кроме того, ими было предпринято исследование распределения поглощенного фосфора между грибным чехлом и тканями корня. Заслуживает внимания очень оригинальная и тонкая методика этих исследований. После экспозиций P^{32} авторы при помощи микроманипулятора, пользуясь микроскальпелем, снимали грибные чехлы с микоризных корешков и помещали их под счетчик для регистрации β -излучения. Корешки после этой операции тоже помещались под счетчик. Полученные ими данные показали, что до 90% радиоактивности накапливается в грибном чехле и только 10% содержится в корне. Эти исследования показали поглощение фосфора микоризными корешками, но передвижение веществ из корня в растение ими установлено не было, так как они работали с отделенными корнями.

Опыты Мелина с сотрудниками (Melin, 1950, 1958; Melin a. Nielsson, 1950, 1954; Melin, Nielson a. Hascakaylo, 1958) дополнили данные Харли и Маккреди и позволили установить факт поступления радиоактивного фосфора в микоризные сеянцы через посредство мицелия грибов *Boletus variegatus*, *Cortinarius* и *Glaucopus*. Последняя работа этих авторов со-

держит интересные данные о зависимости поглощения P^{32} от транспирации сеянцев. Показано, что скорость передвижения P^{32} прямо пропорциональна транспирации.

Из работ в этом направлении можно отметить работы Харли и сотрудников. В них было изучено поглощение P^{32} в аэробных и анаэробных условиях, в результате чего выяснилось, что поглощение P^{32} микоризными корнями представляет собой не диффузию, а физиологический процесс, зависящий от температуры и аэрации (Harley, Brierley a. McCready, 1954; Harley, McCready a. Brierley, 1958). Ими же были изложены возможные ошибки и источники погрешностей при работе с P^{32} (Harley a. Brierley, 1954).

Моррисон (Morrison, 1954), работавший с *Pinus radiatae* и буком, также подтвердил положение о большем поглощении радиофосфора микоризными корнями этих растений по сравнению с безмикоризными. Интересны работы Н. М. Шемахановой (1955б, 1957) и А. Д. Тарабрина (1957), учитывавших поглощение P^{32} в корнях и надземных частях микоризных и безмикоризных сеянцев. Н. М. Шемаханова показала, что у микоризных сеянцев по сравнению с безмикоризными количество поглощенного фосфора особенно интенсивно увеличивается в надземных частях (листьях). На основании этого автор делает вывод об активном участии гриба в поглощении и проведении фосфора растением.

А. Д. Тарабрин подкармливал P^{32} корни микоризных и безмикоризных сеянцев и определял радиоактивность листьев на живых растениях. В результате было установлено значительное повышение радиоактивности листьев микоризных сеянцев.

Подытоживая данные работ по усвоению фосфора, можно заключить, что роль микоризных грибов в усвоении растением фосфора из подвижных соединений показана достаточно отчетливо.

В отношении других элементов питания сведений значительно меньше. Роли микоризных грибов в усвоении азота посвящены две работы Мелина (Melin, 1952, 1953), в которых показано поступление в сеянцы сосны азота в виде аммонийных солей и глютаминовой кислоты при помощи мицелия *Boletus variegatus*. Им же в более ранних работах показано отсутствие фиксации азота воздуха микоризным мицелием (Melin, 1922, 1925).

Возможность поступления катионов в сеянцы сосны через гифы микоризного гриба показана в работе Мелина (Melin, 1955а) на примере Ca^{45} .

Следующая его работа, вышедшая также в 1955 г., посвящена выяснению возможности поступления через микоризы в корни древесных пород азота, фосфора, кальция (Melin, 1955б). Таким образом, участие микоризных грибов в усвоении растением этих элементов показано экспериментально.

Мы рассмотрели данные, касающиеся значения микоризных грибов для корневого питания дерева. Что же получает грибной компонент от высшего растения? Грибы, будучи бесхлорофильными растениями, не обладают способностью к фотосинтезу. Естественно было предположить, что гриб получает из корня высшего растения продукты фотосинтеза, т. е. углеводы, некоторые аминокислоты. Долгое время в подтверждение этого предположения приводились лишь косвенные доказательства.

Так, Бьоркманом (Björkman, 1942, 1944) была выдвинута и подтверждена косвенным экспериментом гипотеза об использовании грибом продуктов фотосинтеза. Выращивая в вегетационных сосудах сеянцы сосны и при разном световом режиме в условиях различного азотного и фосфорного питания, он установил, что лучшее развитие микориз наблюдается в вариантах с хорошим освещением и умеренным азотно-фосфорным питанием. При слабом освещении или при избытке фосфора и азота в растворе. При достаточном освещении микоризы образуются хуже. По его мнению,

это объясняется тем, что избыток азота и фосфора вызывает усиленное образование белков, в результате чего растения обедняются углеводами. Его второй опыт с окольцованными трехлетними сеянцами сосны подтвердил сделанный вывод. На окольцованных растениях микоризы формировались слабо вследствие ухудшенного притока в корни продуктов фотосинтеза.

Другие авторы также указывали на зависимость формирования микориз от освещения (Потебня, 1952). Работа О. М. Трубецкой, О. Б. Михалевской и Н. Д. Новичковой (1955) с сеянцами дуба подтвердила теорию Бюркмана. В их опытах хорошее развитие микориз наблюдалось только при умеренном питании фосфором и азотом.

Данные неопубликованной работы Е. А. Жемчужникова с выращиванием сеянцев дуба при различных режимах минерального питания, где мною был выполнен анатомический анализ корневых окончаний на микоризность, дали аналогичный результат: избыток азота при достаточном фосфорном питании отрицательно сказывался на микоризообразовании.

В свете современных представлений о корневой системе как органе синтеза важнейших органических соединений (Сабинин, 1949; Жданова, 1954; Mothes, 1955; Курсанов, 1957; Рубин и Германова, 1958, и др.) такая зависимость микоризообразования от азотно-фосфатного питания находит вполне логичное объяснение, близкое к объяснению Бюркмана. При умеренном снабжении азотом и фосфором в корнях скапливается некоторый избыток углеводов, за счет которого питаются микоризные грибы. Сильное потребление азота и фосфора вызывает усиленный синтез амидов, аминокислот и в конечном счете белков, в ходе которого в качестве исходных продуктов используются сахара. В результате этого корень обедняется углеводами, что в свою очередь тормозит микоризообразование.

Не так давно Мелиным и Нильсоном (Melin a. Nielsson, 1957) получены прямые данные, указывающие на потребление микоризными грибами продуктов фотосинтеза. Ими выращивались стерильные сеянцы сосны, которые впоследствии заражались чистыми культурами грибов. После этого в специально сконструированной установке эти сеянцы экспонировались в атмосфере CO_2 , меченной по углероду. Затем учитывалось передвижение ассимилятов в корень и в грибной чехол. В результате установлен быстрый перенос меченых ассимилятов и продуктов их превращения в кончики корней и далее в микоризный чехол.

Безусловно, взаимоотношения грибов и высших растений при микотрофии не ограничиваются поступлением из гриба в растение азота, фосфора и кальция, а из растения в гриб продуктов фотосинтеза. Еще не вскрыта, например, роль грибов в усвоении микотрофными растениями соединений серы, калия, магния, микроэлементов и биологически активных веществ. Не вскрыт полностью химизм и механизм обмена в направлении растение-гриб. Работы с чистыми культурами грибов (Melin, 1922, 1939; Melin a. Numan, 1940; Modess, 1941; Возняковская, 1952) показали сильно выраженную гетеротрофность большинства микоризных грибов в отношении витамина B_1 . В то же время известно, что этот витамин синтезируется растениями. Вполне возможно, что витамин B_1 или другие биологически активные соединения типа тиазола и пиримидина, являющиеся его предшественниками, поступают в гриб из растений. Имеются указания на стимулирующее действие экстрактов из корней на развитие микориз бука (Harley, 1939). Мелин (Melin, 1946) установил, что лесная подстилка содержит экстрагируемые водой вещества, которые сильно стимулируют развитие как сапрофитной подстилочной микрофлоры, так и микоризной.

В работах Мелина (Melin, 1954) и Мелина и Даса (Melin a. Das, 1954) стерильные корни сосны, выращенные на питательных растворах, содержащих аминокислоты и тиамин, были заражены чистыми культурами

грибов. Сосуды, в которых не было корней сосны, но которые содержали те же компоненты питательного раствора, также заражались микоризным грибом. В результате уже через два дня в сосудах с корнями наблюдалось обильное разрастание высеянной культуры гриба. В сосудах без корней такого сильного разрастания не наблюдалось. Было также показано, что не только корни сосны действуют стимулирующим образом на культуру гриба — корни томата давали такой же эффект.

Эти опыты определенно указывают на то, что гриб от растения-хозяина, помимо продуктов фотосинтеза, получает какие-то биологически активные вещества.

С другой стороны, нахождение в растениях пенициллина, стрептомицина, глобиспорина, биомicina, мицетина, грамицидина, субтилина и других антибиотиков указывает на поступление этих веществ от грибов и бактерий, которые являются их специфическими продуцентами (Красильников, 1955). Эти вещества, проникая в растения, усиливают, вероятно, их иммунные свойства.

В связи с этим интересно упомянуть о работах Левисон (Levisohn, 1954), которая на основании своих опытов пришла к выводу, что положительное влияние микоризных грибов сказывается еще до того, как образуются видимые микоризы. По-видимому, в этом случае гриб может влиять на растение через продукты своей жизнедеятельности.

Это положение подтверждается данными Н. М. Шемахановой (1958), установившей, что фильтраты мицелия *Boletus luteus* и *B. bovinus* содержат биотин, пантотеновую и никотиновую кислоты и поэтому положительно действуют на прорастание семян и развитие сеянцев сосны.

Наиболее слабо изучены в микотрофном питании ферментативные процессы.

По данным В. Ф. Купревича (1949, 1952), корневые системы микотрофных растений обладают большим набором ферментов по сравнению с безмикоризными. Активность гидролаз и протеаз у них также выше, чем у безмикоризных.

Розенталь (Rosentahl, 1953), исследовавший 47 видов грибов, у большинства нашел высокую каталазную активность. Б. А. Рубин и Н. В. Обручева (1954) при исследовании ферментативных систем у масляника, белого гриба и моховика не обнаружили сильно выраженной протеолитической и гидролитической активности. Так же слаба и дегидразная активность. Ими обнаружены различия ферментативных систем у различных видов грибов. Так, например, у масляника обнаружены металлосо-державшие ферменты и флавиноферменты. У белого гриба 20% дыхания осуществляется за счет полифенолоксидазы, 80% — за счет флавиновых ферментов. У моховика соотношение между этими системами иное: полифенолоксидазы — 40%, флавиновые ферменты — 60%.

С. А. Самцевич и Н. В. Катеринич (1954) обнаружили большой набор ферментов (каталазы, инвертазы, амилазы, тирозиназы, аспарагиназы, уреазы, фенолазы) как у микоризных, так и у безмикоризных корешков. Ю. М. Возняковская и А. С. Куликова (1955) не обнаружили протопектиназы в культуральной жидкости грибов *Boletus subtomentosus*, *B. luteus*, *B. bovinus* и др. Н. В. Обручева (1953) показала слабую целлюлазную активность у микоризообразующих грибов.

Как видно из приведенных работ, данные по ферментам микоризных грибов очень противоречивы. Такая противоречивость объясняется в первую очередь большими методическими затруднениями при решении этого вопроса, который является очень важным и, безусловно, заслуживает самого серьезного изучения.

Некоторые (правда косвенные) данные указывают на участие микоризных грибов в питании дерева при произрастании на грубом субстрате.

Наши наблюдения, проведенные в 1957 г., показали широкое распространение случаев проникновения микоризных корневых окончаний в толщу коры корневых лап соседних деревьев (Салеев, 1961). Точно так же можно наблюдать частое проникновение корневых окончаний сосны и ели в рядом стоящие гнилые пни.

Произрастание молодых растений ели, сосны и березы на старых пнях и комлевой части живых деревьев указывает на имеющуюся у них возможность добывать воду и минеральные соли из этого грубейшего органического субстрата. На корневых лапах зачастую до 90% всей корневой системы сеянца расположено в толще коры комля и корневых лап дерева. Во всех случаях корневые окончания указанных пород были микоризными. Естественно, напрашивается предположение о том, что гриб-симбионт способствует питанию дерева на таком грубом органическом субстрате.

Работа М. Б. Ахремович (1952), установившей, что наиболее обильное развитие микориз наблюдается при произрастании на грубогумусных кислых почвах, также говорит в пользу этого положения.

Наблюдения В. И. Шубина (1957) за ростом сеянцев сосны и ели на гниющих древесных стволах показали, что произрастание этих пород на гнилой древесине связано с переходом к микотрофному питанию. Не перешедшие к микотрофному питанию сеянцы сильно отстают в росте и в конечном счете в большинстве своем погибают. Таким образом, можно предположить, что микоризные грибы, поселяясь на корневых окончаниях древесных пород, придают им способность добывать элементы питания из субстрата, бедного подвижными соединениями минеральной пищи. Вероятнее всего, что эта возможность осуществляется путем вооружения корневых окончаний ферментами, способными разлагать органические остатки.

Факты интенсивного развития микориз, как на грубогумусных кислых почвах, так и на бедных песчаных почвах, вначале кажутся несовместимыми. Действительно, необходимость микориз при росте на грубом органическом субстрате логически обоснована. Чем же могут быть полезны грибы на бедных песчаных почвах?

Для выяснения этого вопроса большое значение имеют работы А. К. Эглице (1956, 1958), в которых экспериментально показана способность микоризных грибов извлекать элементы минерального питания из труднорастворимых минералов. Грибы *Boletus variegatus*, *B. bovinus* и *B. granulatus* могут использовать калий из слюды, труднорастворимых силикатов, а также из гравия. Эти же грибы усваивали фосфор из $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ и $\text{Fe}_3(\text{PO}_4)_2$. Эти работы проливают свет на возможную роль грибов при росте деревьев на бедных каменистых и песчаных почвах, что хорошо согласуется с чрезвычайно интенсивным развитием микориз при произрастании деревьев на скальном грунте.

В указанных работах приводятся данные, могущие отчасти объяснить наличие обильных микориз в грубом гумусе. Так, например, А. К. Эглице установил, что микоризные грибы обладают способностью извлекать фосфор и азот из экстракта опавшей хвои сосны и дают хороший прирост на стерилизованной лесной подстилке при добавлении глюкозы и без добавки минеральных солей. Показана также возможность использования микоризными грибами в качестве источников азота и фосфора нуклеиновых кислот, пептона и аммонийной соли фитина.

Гипотеза Хеча (Hatch, 1937) о роли грибов в увеличении активной зоны корневой системы пополнилась некоторыми новыми данными. Исследования Я. П. Худякова (1955) показали, что вещества могут передаваться по грибным нитям на значительное расстояние (до 4 м). Это говорит о возможности выполнения микоризными грибами функции транспортировки элементов питания из удаленных частей почвы к корневым окончаниям.

Если принять, что грибные нити микоризных грибов способны передавать элементы питания не на 4 м, а на расстояние всего лишь нескольких сантиметров, то и в этом случае объем ризосферы микотрофных растений увеличивается очень сильно.

Подводя итог результатам исследований по микотрофному питанию, можно заключить, что за последние годы сделаны значительные успехи в познании отдельных моментов этого сложного процесса. Но несмотря на это, наши сведения о механизме и химизме микотрофного питания все еще являются далеко неполными. Так, почти совершенно не вскрыт механизм обмена биологически активными соединениями между грибом и растением, не выяснена возможность поступления через грибные нити в корни многих элементов минерального питания: калия, магния, серы и микроэлементов, а также удельный вес микотрофного питания этими элементами. Не выяснен также химизм обмена при использовании грибом продуктов фотосинтеза.

Очень мало сделано по выяснению биологии грибов-микоризообразователей, не изучена специфика их питания и жизненный цикл. Слабо изучено их значение для иммунитета высших растений.

Недостаточно изучено строение микоризных образований у ряда древесных пород. Особенно мало работ посвящено изучению строения микориз в динамике. Не выяснены внутренние условия поселения гриба на корневых окончаниях растений, не вскрыт в деталях процесс формирования микориз и причины его обуславливающие.

Таким образом, несмотря на определенные успехи в познании микотрофного питания, полное изучение этого чрезвычайно интересного вопроса является пока задачей будущего.

ЛИТЕРАТУРА

- Аксаков С. Т. (1856). Замечания и наблюдения охотника брать грибы. Вестн. естеств. наук, 6.
- Ахромейко А. И. (1950). Роль микориз в жизни леса. Лесн. хоз., 5.
- Ахромейко А. И. и В. А. Шестакова. (1955). Роль ризосферных микроорганизмов в питании растений. Тр. совещ. по микробиол., Изд. АН СССР, М.
- Ахромейко А. И. и В. А. Шестакова. (1956). Роль микроорганизмов в питании древесных растений. Сб. раб. по лесн. хоз., Гослесбумиздат, М.
- Ахремович М. Б. (1952). Микориза хвойных. Автореф. канд. дисс. Петрозаводск.
- Вильямс В. Р. (1947). Почвоведение. Изд. «Сов. наука», М.
- Возняковская Ю. М. (1952). Опыт выращивания и испытания чистых культур микоризных грибов. Тр. компл. эксп. по вопр. ползащ. лесоразв., 2, 2.
- Возняковская Ю. М. и А. С. Куликова. (1955). Микрофлора, сопутствующая микоризам. Тр. конф. по микотрофии растений. Изд. АН СССР, М.
- Возняковская Ю. М. и А. С. Рыжков. (1958). Массовое размножение микоризных грибов в лабораторных условиях. Тр. ВНИИ с.-х. микробиол., 15.
- (Воронин М. С.) Voronin M. S. (1885). Über die sogenannte Pilz wurzel (Mykorrhiza). Ber. d. d. bot. Ges., 3, 205.
- Высоцкий Г. Н. (1902). Микориза дубовых и сосновых сеянцев. Лесопромышл. вестн., 29.
- Высоцкий Г. Н. (1912). К вопросу о причинах усыхания лесных насаждений на степном черноземе. Тр. по лесн. опын. делу, 40.
- Высоцкий Г. Н. (1929). Напоминание степным лесоводам о микоризе. Лесн. хоз., 10, 11.
- Высоцкий Г. Н. (1950). Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство. М.
- Георгиу Н. А. (1954). О микотрофном питании овсов. Агробiol., 4.
- Дорохова Н. А. (1946). О микоризе пшеницы. Докл. ТСХА, 7.
- Дорохова Н. А. (1953). К вопросу о микотрофном питании пшеницы. Агробiol., 5.
- Дорохова Н. А. (1955). К вопросу о микотрофии пшеницы. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.
- Жданова Л. П. (1954). К вопросу о синтетической деятельности корневых систем. ДАН СССР, 94, 2.
- (Камениский Ф. М.) Kamensky F. M. (1881). Die Vegetationsorgane der *Monotropa hypopitys*. Bot. Zeit., 29.

Келлер Б. А. (1948). Основы эволюции растений. Изд. АН СССР, М.

Келли А. П. (1952). Микотрофия у растений. ИЛ, М.

Клечетов А. Н. (1957). Микориза в корнях тау-сагиза. Агробиол., 6.

Комаров В. Л. (1933). Происхождение растений. Изд. АН СССР, М.

Костычев П. А. (1891). Состав органических веществ почвы в связи с вопросом о полезности микориз. Тр. СПб. общ. естествоиспыт., 21.

Костычев С. П. (1933). Физиология растений, 1. Сельхозгиз, М.

Красильников Н. А. (1952). Выделение ферментов корнями высших растений. ДАН СССР, 87, 2.

Красильников Н. А. (1955). О взаимоотношении почвенных микроорганизмов с высшими растениями. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Красильников Н. А. (1958). Микробиология почвы и высшие растения. Изд. АН СССР, М.—Л.

Криштофович А. Н. (1941). Палеоботаника. Изд. АН СССР, М.

Крюгер Л. В. (1958). Об особенностях строения и развитии микориз кукурузы. Тр. Пермск. с.-х. инст., 16.

Крюгер Л. В. и Т. А. Баркова. (1959). Некоторые данные о микоризе кукурузы. Агробиол., 1.

Куклина-Хрущева Е. П. (1950). Микориза льна. Тр. Горьковск. с.-х. инст., 6, 2.

Купревич В. Ф. (1949). Внеклеточные ферменты высших автотрофных растений. ДАН СССР, 68, 5.

Купревич В. Ф. (1952). О физиологической роли микориз. Тр. Комплекс. научн. экзпед. по попр. лесозащиты. лесоразвед., 2, 2.

Курсанов А. Л. (1957). Корневая система как орган обмена веществ. Тез. докл. съезда Всес. бот. общ., Изд. АН СССР, Л.

Лобанов Н. В. (1949а). Формирование эктотрофных микориз на корнях деревьев в течение вегетационного периода. ДАН СССР, 64, 4.

Лобанов Н. В. (1949б). Микотрофный тип питания лесных деревьев. Лесн. хоз., 1.

Лобанов Н. В. (1951). Микотрофия главных древесных и кустарниковых пород в условиях европейской части СССР. Агробиол., 4.

Лобанов Н. В. (1953а). Микотрофность древесных растений. Изд. «Сов. наука», М.

Лобанов Н. В. (1953б). Опыты в вегетационном домике. Тр. Брянск. лесохоз. инст., 6.

Лобанов Н. В. (1960). Новое в использовании микотрофности древесных растений при лесовыращивании. Вести. с.-х. наук, 4.

Лысенко Т. Д. (1949). Опытные посевы лесных полос гнездовым способом. Агробиол., 1.

Михайлина М. А. (1958). О микоризе томатов в условиях Воронежской области. Изв. Воронежск. пед. инст., 24.

Мишустин Е. Н. (1955). Микотрофия древесных пород и ее значение. Тр. конф. по микотроф. раст., Изд. АН СССР, М.

Морочковский С. Ф. и Г. Г. Радзиевский. (1950). Опыт получения микоризы белого гриба на сеянцах дуба в искусственных условиях. Бот. журн. АН УССР, 7, 1.

Обручева Н. В. (1953). Гидролитические ферменты микоризных грибов. Сб. дипл. раб. Каф. физиол. раст. МГУ, М.

Потемня П. А. (1952). Образование микориз на корнях однолетних сеянцев дуба в лесостепи и степи Украинской ССР. Тр. компл. научн. эксп. по попр. лесозащиты. лесоразвед., 2, 2.

Рейнер М. и В. Н. Джонс. (1949). Роль микориз в питании деревьев. ИЛ, М.

Рубин Б. А. и В. Ф. Германова. (1958). О роли корней в жизнедеятельности растений. Усп. совр. биол., 45, 3.

Рубин Б. А. и Н. В. Обручева. (1954). Ферментные системы микоризных грибов. ДАН СССР, 95, 2.

Сабинин Д. А. (1949). О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. Тимирязевские чтения, 9.

Салеев Р. К. (1961). Корни в коре. Природа, 2.

Самцевич С. А. и Н. В. Катеринич. (1954). О биогенности эктоэндотрофных микориз и безмикоризных корешков дуба. ДАН УССР, 1.

Сычева З. Ф. (1955). Влияние условий среды на характер микоризы у некоторых травянистых растений. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 3.

Тарабрина А. Д. (1957). Влияние микоризы на поглощение фосфора сеянцами дуба. ДАН СССР, 112, 5.

Тихомиров В. А. и О. С. Стрелкова. (1954). Микоризы растений Арктики. ДАН СССР, 97, 2.

Трубецкова О. М. и О. Б. Михалевская. (1955). О сезонности развития микориз дуба. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Трубецкова О. М., О. Б. Михалевская и Н. Д. Новичкова. (1955). Физиологическая роль микоризы древесных растений. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Хрущева Е. П. (1955). Микоризы сельскохозяйственных растений. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Хрущева Е. П. (1960). Микориза пшеницы и ее значение для роста и развития растений. Изв. АН СССР, 2.

Худяков Я. П. (1953). Ризосфера и участие микроорганизмов в питании растений путем передачи веществ на расстояние. Тр. конф. по почв. микробиол., Изд. АН СССР, М.

Худяков Я. П. (1955). О сущности микотрофии. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Худяков Я. П. и Ю. М. Возняковская. (1951). Чистые культуры микоризных грибов. Микробиол., 20, 1.

Цветкова Е. С. (1946). Изучение микориз сосны и ели. В сб.: Отчет по научн. работе за 1946 г., Изд. Ленингр. лесотехн. акад., Л.

Частухин В. Я. (1950). Пути внесения микоризных грибов в почву. Природа, 4.

Частухин В. Я. (1955). О биологии и экологии грибов-микоризообразователей. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Шавловский Г. М. (1954). Участие микроорганизмов ризосферы в витаминном и аминокислотном питании растений. Авторефер. канд. дисс. М.

Шоломина Н. М. (1958). Некоторые особенности развития микориз кукурузы сорта Воронежская 76 в условиях Воронежской области (Сообщ. 1). Изв. Воронежск. пед. инст., 24.

Шемаханова Н. М. (1954). Микотрофия растений. Вести. АН СССР, 3.

Шемаханова Н. М. (1955а). Значение микориз для сеянцев сосны и дуба. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.

Шемаханова Н. М. (1955б). Применение меченых атомов при изучении микотрофии древесных растений. В сб.: Изотопы в микробиол., Изд. АН СССР, М.

Шемаханова Н. М. (1957). Роль микоризных грибов в питании растений. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.

Шемаханова Н. М. (1958). К вопросу о сущности микотрофии древесных растений. Тр. Инст. микробиол. АН ЛатвССР, 7.

Шемаханова Н. М. (1959). Изучение микотрофии древесных пород методом чистых культур. Изв. АН СССР, сер. биол., 3.

Шемаханова Н. М. (1960). Условия образования микориз сосны в чистой культуре. Изв. АН СССР, сер. биол., 2.

Шубин В. И. (1957). О росте сеянцев сосны и ели на органическом субстрате. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 7.

Эглите А. К. (1954). Опыты по синтезу микоризы. Latvijas PSRZA vestis, 8.

Эглите А. К. (1956). Роль микоризы и агротехники при обследовании малоплодородных почв. Тр. Инст. лесохоз. проблем, 11.

Эглите А. К. (1958). Труднорастворимые минералы и органические вещества в качестве источника питания микоризных грибов. Тр. Инст. микробиол. АН ЛатвССР, 7.

Boullard B. (1953). Les champignons endophytes des cornacées. Bull. Soc. bot. Fr., 3, 4—6.

Boullard B. (1957a). Les champignons endophytes des oraliacées. Bull. Soc. bot. Fr., 7, 1—3.

Boullard B. (1957b). La mycotrophie des pteridophytes. Botaniste, 41, 1—6.

Björkman E. (1942). Über die Bedingungen der Mykorrhizabildung bei Kiefer und Fichte. Symb. bot. Uppsäl., 6, 2.

Björkman E. (1944). The effect of strongulation on the formation of mycorrhiza in pine. Sv. Bot. tidskrift, 38, 1.

Czaplinska C. (1953). Исследования годовой динамики развития микориз топинамбура и подсолнечника. Acta Soc. bot. Polon., 22, 1.

Dominik T. (1946). Badania nad mycorrhiza niektórych drzew owocowych w ogrodach Kornickich. Pamietnik zakladni Badania drzewi lasu we Korniku, 1.

Frank A. S. (1885). Neue Mitteilungen über die mycorrhiza der Bäume und der Monotropa Hypopitys. Ber. Deutsche Bot. Ges., 3.

Fuchs J. (1911). Beiträge zur Kenntniss des Loliumpilzes. Hedwigia, 51.

Наскайло С. (1953). Pure culture synthese of pine mycorrhiza in terralite. Mycol., 45, 6.

Halket J. (1930). The rootlets of *Amelon raducaus*, their anatomy, apices, and endophytic fungus. Ann. Bot., 44.

Harley J. (1939). Beech mycorrhiza, reisolation and the effect of root extracts upon *Myc. rad. fangi*. New Phytol., 38.

Harley J. and E. Brierley. (1954). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. New Phytol., 53, 2.

Harley J., E. Brierley and C. McCready. (1954). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. New Phytol., 53, 1.

Harley J. and C. McCready. (1952). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. New Phytol., 51, 1.

- Harley J., C. McCready and E. Breirley. (1958). The uptake of phosphate by excised mycorrhizal roots of the beech. *New Phytol.*, 57, 3.
- Harrison R. (1955). A method of isolating vesicular-arbuscular endophytes from roots. *Nature*, 175, 4453.
- Hartig R. (1886). Über symbiotische Erscheinungen im Pflanzenleben. *Bot. Centralblatt*, 25.
- Hartig Th. (1840—1851). *Vollständige Naturgeschichte*.
- Hatch A. (1937). The physick bysis of mycorrhizae in pines. *Plack Rock Forest Bull.*, 6.
- Hopkins (1954). A centrifuging method for root sterilization. *Nature*, 174, 4439.
- Kramer C. and J. Wilbur. (1949). Absorption of radioactive phosphorus by mycorrhizal roots of pine. *Science*, 110, 8—9.
- Levinsohn J. (1954). Influence of mycorrhizal mycenium on seedlings of trees. 8th International congr. bot., 13, Paris.
- Levinsohn J. (1957). Observations on the mycorrhizal habit of forest trees. *Empire Forest Rev.*, 36, 1.
- Lindequist B. (1939). Die Fichtenmycorrhiza im Lichte der Modernen Wuchsstoffforschung. *Bot. Not.*, 2.
- McComb A. (1943). Mycorrhizae and phosphorus nutrition of pine seedlings in a prairie soil nursery. *Rev. Bull. Agr. Exp. St.*, 314.
- McDougal W. (1914). On the mycorrhizae of forest trees. *Amer. J. Bot.*, 1.
- McDougal W. and Dufrenoy. (1943). Mechanism of mycorrhizae of pine roots. *Yearbook Amer. Philos. Soc.*
- McLennan E. (1926). The endophytic fungus of *Lolium*. *Ann. Bot.*, 40.
- Masui K. (1927). A study of the ectotrophic mycorrhiza of woody plants. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, ser. B, 3.
- Melin E. (1922). On the mycorrhizas of *Pinus silvestris* and *Picea abies*. *Ecol.*, 9.
- Melin E. (1925). Untersuchungen über die Bedeutung der Baummycorrhiza eine ökologische-physiologische Studie. Jena.
- Melin E. (1939). Über den Einfluss von Anevrin und Biotin auf das Wachstum einiger Mycorrhiza Pflanze. *Bot. Notiser.*, 1.
- Melin E. (1946). Antibacterial substances in water extracts of pure forest litter. *Nature*, 158.
- Melin E. (1950). Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Phys. Plant.*, 3.
- Melin E. (1952). Transport of labelled nitrogen from an ammonium source to pine seedlings through mycorrhizal mycelium. *Sv. Bot. Tidskr.*, 46.
- Melin E. (1953). Transfer of labelled nitrogen from glutamic acid to pine seedlings through the mycelium *Bol. variegatus*. *Nature*, 171.
- Melin E. (1954). Growth factor requirements of mycorrhizal fungi of forest trees. *Sv. Bot. Tidskr.*, 48, 1.
- Melin E. (1955a). Ca^{45} used as indicator of transport of cations to pine seedlings by means of mycorrhizal mycelium. *Sv. Bot. Tidskr.*, 49, 1—2.
- Melin E. (1955b). Transport of nitrogen, phosphorus and calcium in roots of trees by means of mycorrhizal mycelium. *Sv. Bot. Tidskr.*, 49, 1—2.
- Melin L. (1958). Translocation of nutritive element through mycorrhizae mycelia to pine seedlings. *Bot. Notiser.*, 1.
- Melin E. and W. Das. (1954). Influence of root-metabolites on the growth of tree mycorrhizae fungi. *Physiol. Plant.*, 7, 4.
- Melin E. and H. Nielsson. (1950). Transfer of radioactive phosphorus to pine seedlings by means of mycorrhizal hyphae. *Physiol. Plant.*, 3, 1.
- Melin E. and H. Nielsson. (1954). Transport of labelled phosphorus to pine seedlings through the mycelium of *Corf. glaucepus*. *Sv. Bot. Tidskr.*, 48, 2.
- Melin E. and H. Nielsson. (1957). Transport of C^{14} -labelled photosynthate of the fungal associate of pine mycorrhiza. *Sv. Bot. Tidskr.*, 51, 1.
- Melin E., H. Nielsson and E. Hacskaýlo. (1958). Translocation of cations to seedlings of *Pinus virginiana* through mycorrhizal mycelium. *Bot. Sas.*, 119, 4.
- Melin E. and B. Nyman. (1940). Weitere Untersuchungen über die Wirkung von Anevrin und Biotin auf das Wachstum von Wurselpilzen. *Arch. For. Mikrobiol.*, 11.
- Meyen J. (1829). Über das Herauswachsen parasitischer Gewächse aus der Wurzeln anderer Pflanzen. *Flora*, 12.
- Modess O. (1941). Zur Kenntniss der Mycorrhizenbildner von Kiefer und Fichte. *Symbol. Bot. Uppsal.*, 5, 1.
- Morrison T. (1954). Uptake of P^{32} by mycorrhizal plants. *Nature*, 174, 4430.
- Moser M. (1958). Die Künstliche Mykorrhizaimpfung von Forstpflanzen. 1. Erfahrungen bei der Reinkultur von Mykorrhizapilzen. *Forstw. Cbl.*, 77.
- Mothes K. (1955). Specific chemical activity of plants roots. *Chemists (India)*, 1.
- Nespiak A. (1955). Симбиоз плодовых деревьев с грибами. *Przegl. ogroda*, 32, 1.

- Nicolson T. (1958). Vesicular-arbuscular mycorrhiza in the *Gramineae*. *Nature*, 181, 4510.
- Osborn T. (1909). The lateral roots of *Amelon radicans*, will and their mycorrhiza. *Ann. Bot.*, 23.
- Otto G. (1954). Beiträge zur Morphologie und Frage der Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza bei Obstgehölzen. *Naturwiss.*, 41, 23.
- Pachlewski P. (1954). Исследования микотрофности ясени обыкновенного в различных экологических и фитоденотических условиях. *Ecol. Polska*, 2, 2.
- Romell C. (1939). The ecological problem of mycotrophy. *Ecol.*, 20.
- Rosenthal R. (1953). Katalaza grzybow. *Roc. Panstw. Zak. hig.*, 3.
- Routien J. and R. Dawson. (1943). Some interrelationships of growth, salt absorption, respiration and mycorrhizae development in *Pinus echinata*. *Amer. J. Bot.*, 30, 6.
- Schrader R. (1953). Untersuchungen zur Biologie der Erbsenmykorrhiza. *Arch. Mikrobiol.*, 32, 1.
- Slankis V. (1958). An apparatus for surface sterilization of root tips. *Canad. J. Bot.*, 36, 6.
- Stahl P. (1900). Der Sinn der Mykorrhizenbildung. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 34.
- Weiss F. (1904). A mycorrhiza from the Lower Coal Measures. *Ann. Bot.*, 18.
- Winter A. und K. Rümker. (1952). Humus und Pflanze. *Orion*.

Р. К. САЛЯЕВ

О СТРОЕНИИ КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЙ И ФОРМИРОВАНИИ МИКОРИЗ У ЛИСТВЕННИЦЫ (*LARIX SUKA CZEVII DYL.*)

Изучение строения корневых окончаний представляет существенный интерес, так как позволяет лучше понять функции этих чрезвычайно важных для питания растений участков корневой системы.

Несмотря на очевидную важность этого вопроса, наши сведения о строении корневых окончаний у лесных древесных пород все еще недостаточны. Наиболее обстоятельной работой в этой области была работа Л. А. Иванова «Об анатомическом строении корневых окончаний у сосны», опубликованная в 1916 г. В конце этой работы Л. А. Иванов определенно указывал на необходимость дальнейшего анатомического изучения корневых окончаний сосны и других видов древесных растений, имея в виду то обстоятельство, что его исследования проводились над корнями только 1–2-летних сеянцев сосны.

В отношении строения корневых окончаний у других древесных растений имелись отдельные сведения, преимущественно зарубежных авторов, о строении микоризных корешков ели и березы (Melin, 1921, 1923), пихты (McDougal, 1927; Dominik, 1937), дуба (Красовская, 1952; Лобанов, 1953) и некоторых других пород. Что касается сибирского кедра (*Pinus sibirica* Ldb.), то не было даже сведений о его микотрофности.

В настоящее время имеется несколько работ, в которых изложено анатомическое строение микоризных корешков клена, березы, липы, орешника, можжевельника (Горбунова, 1951, 1955).

Весьма обстоятельная работа Л. Н. Згуровской (1958) содержит интересные данные о строении корневых окончаний у основных древесных пород средней полосы европейской части СССР. К сожалению, в этой работе так же, как и в работе Л. А. Иванова (1916), изучению строения микоризных структур уделено очень мало внимания. Между тем вопрос о строении и формировании микориз не вполне ясен. Количество исследований, затрагивающих этот вопрос, крайне незначительно, а результаты их часто противоречивы. Не выработано даже единого мнения о продолжительности жизни микоризных образований.

Франк (Frank, 1888), Мёллер (Möller, 1890) считали, что микоризы существуют в течение ряда лет. Р. Гартиг (Hartig, 1886) и Макдугал (McDougal, 1914), напротив, склонялись к мнению о более коротком сроке жизни микоризных образований.

Не менее противоречивы и более современные исследования. В работе Рейнер (Rajner, 1934) микоризы принимаются за однолетние образования и сообщается о том, что их рост возобновляется в исключительных случаях (цит. по: Келли, 1952). Макардль (McArdle, 1932) утверждал, что микоризы отмирают весной и формируются с сентября по октябрь. Работа

Л. А. Иванова (1916) указывает на возможность существования сосущих корешков в течение нескольких вегетационных периодов. Н. В. Лобанов (1949, 1953) считает, что микоризы не однолетние образования и могут возобновлять рост.

Чрезвычайно спорными являются представления о сроках и ходе самого процесса формирования микориз. Мелин (Melin, 1921) описал формирование микориз ели как процесс, при котором гифы вначале растут внутри клеток наружной коры, потом образуют псевдопаренхиму и лишь впоследствии появляется грибной чехол и сеть Гартига. По Масуи (Masui, 1927), наоборот, образование грибного чехла предшествует появлению сети Гартига. Н. В. Лобанов (1949) описал ход формирования микориз на корнях взрослых деревьев в такой последовательности.

Весной, когда температура почвы достигает 7–8°, боковые ответвления корней главных древесных пород начинают расти, прорывая микоризные чехлы. Это первый (весенний) максимум роста. Позднее, когда температура почвы поднимается до 10–11°, начинается заражение вновь выросших боковых ответвлений гифами грибов. Некоторые из гиф проникают между клетками первичной коры, образуя сеть Гартига, остальные формируют плотный чехол вокруг бокового ответвления. Таким образом, появление сети Гартига предшествует формированию грибного чехла. Такая последовательность формирования микориз особенно отчетливо наблюдалась им на корневых окончаниях рябины. Осенью, в период второго (осеннего) максимума роста, корни опять прорывали микоризные чехлы, и весь процесс носил примерно, как и весной, тот же характер.

Наблюдения О. М. Трубецкой и О. Б. Михалевской (1955) показывают, что заражение микоризными грибами корней сеянцев дуба начинается с кончика корня, причем вначале формируется грибной чехол и только впоследствии сеть Гартига. Указанные авторы наблюдали на молодых дубках сезонный ход изменения микоризных окончаний. По их данным, при температуре 8° корни дубков трогаются в рост, прорывают грибные чехлы и растут, иногда образуя корневые волоски. Далее они указывают, что вскоре эти корешки оплетаются гифами. Очень жаль, что авторы не исследовали анатомически весь процесс формирования микориз на молодых, вновь образовавшихся окончаниях корней, а именно, начинается ли оно, как и у сеянца, с кончика корня и что появляется вначале — грибной чехол или сеть Гартига.

Таковы в основном сведения о ходе формирования микориз на коротких «сосущих» ответвлениях корней. Относительно удлиненных «ростовых» окончаний, являющихся продолжением осевой проводящей части корневой мочки, в науке сложилось мнение, что они иммунны по отношению к микоризным грибам. Такое заключение мы встречаем как у отечественных авторов (Лобанов, 1953; Горбунова, 1955, и др.), так и у зарубежных. Келли (1952) в своей монографии пишет, что у древесных растений следует различать длинные корни, быстро растущие сквозь почву (по-видимому, ростовые, по нашей терминологии), и короткие боковые корни, предназначенные в основном для поглощения питательных веществ. Далее он указывает, что длинные корни, как принято считать, лишены гриба.

Рейнер и Джонс (1949) упоминают о том, что микоризы образуются на «мелких боковых корешках», ничего не говоря о ростовых. В работе Бакиши (Bakshi, 1957) в качестве микоризных описываются только боковые короткие корешки.

Не так давно в литературе появились сведения, подвергающие сомнению положение об иммунности ростовых окончаний, и приводятся примеры наличия микоризных образований на ростовых окончаниях сосны (Robertson, 1954).

Микоризные образования на корневых окончаниях ростового типа

были обнаружены нами еще в 1953—1954 гг. Тогда же было высказано предположение о возможности формирования микориз на ростовых окончаниях сосны в период замедления их роста (Салиев, 1954). Однако поскольку этот вывод считался предварительным, возникла необходимость в более детальном изучении этого вопроса не только у сосны, но и у других древесных пород.

С этой целью в 1955—1958 гг. были проведены исследования анатомического строения и формирования микориз у главных древесных пород таежной зоны. Результаты этих исследований, полученные для корневых окончаний сосны, ели и березы, уже опубликованы (Салиев, 1958, 1959, 1962). В настоящей работе изложен материал, освещающий строение и формирование микориз у лиственницы (*Larix sukaczewii* Dyl.).

МЕТОДИКА РАБОТЫ

Исследования проводились на территории Ленинградской области в Липдуловской лиственничной роже и в 30-летних культурах лиственницы. Образцы корневых окончаний отбирались из верхнего горизонта почвы в пределах 10 см регулярно, через 7—10 дней, на протяжении всего периода вегетации. Одновременно со взятием корневых окончаний измерялась температура почвы на глубине 5—10 см.

Отобранные образцы фиксировались в спиртформоле, который удобен тем, что является прекрасной консервирующей жидкостью, при использовании которой отпадает необходимость в промывке и консервировании объектов после фиксации.

Лабораторная обработка заключалась в приготовлении продольных и поперечных срезов каждого образца корневых окончаний, в окраске их и заключении в глицерин-желатину.

Применялась следующая схема изготовления препаратов: 1) промывка в воде (1 час); 2) приготовление срезов; 3) окраска сафранином (5 мин.); 4) промывка спиртом и предварительная дифференциация (0.5 мин.); 5) окраска анилиновой синей в пикриновой кислоте (1 мин.); 6) дифференциация в спирте (1—5 мин.); 7) промывка в воде (1 мин.); 8) заключение в глицерин-желатину.

Эта схема, выработанная в процессе работы, позволяет достаточно быстро получать препараты, вполне удовлетворительные по своему качеству как для визуальных микроскопических наблюдений, так и для изготовления рисунков и микрофотографий. От проводки через спирты, заливки в парафин или целлоидин и резки на микро-тome пришлось отказаться, так как эти операции чрезвычайно длительны и, применяя их, не удалось бы получить препараты с большого количества образцов. Заливка в целлоидин более проста, но она почти не дает преимуществ перед ручной резкой, так как целлоидиновые срезы получаются примерно такой же толщины, что и срезы, полученные при известном навыке от руки (7—10 мк). В необходимых случаях от руки можно получить срезы до 5 мк толщиной, что является вполне достаточным для просмотра тонких структур конуса нарастания, грибного чехла, сети Гартига и пр.

При резке корневые окончания зажимались между половинками сердцевинной бузины. Для того чтобы нежный корешок не сплющивался, в обеих половинках пре-паровальной иглой готовились углубления по форме корешка. Если при резке корешок мнется, нужно обмакнуть бузину с зажатым корешком в спирт. Это сделает объект более жестким, и он будет лучше резаться бритвой.

Краситель применялся комбинированный по рецепту Н. А. Наумова и В. Е. Козлова (1954) — 1%-й спиртовой раствор сафранина + насыщенный водный раствор анилиновой синей в насыщенном растворе пикриновой кислоты в соотношении 1 : 1.

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ОКОНЧАНИЙ ЛИСТВЕННИЦЫ

Среди корневых окончаний лиственницы встречаются мощные и длинные ростовые окончания, не имеющие микоризного гриба, и более короткие и тонкие ростовые окончания, которые формируют микоризы. Сосущие корневые окончания у лиственницы значительно длиннее, чем у сосны и ели, и достигают длины 2—3 см.

Помимо ростовых и сосущих, имеются еще корневые окончания промежуточного типа, сосуще-ростовые, обладающие морфолого-анатомическими признаками и тех и других.

Следовательно, корневые окончания лиственницы можно подразделить аналогично тому, как это было сделано ранее у сосны и ели, на 4 типа: 1) ростовые быстрого роста, 2) ростовые медленного роста, 3) сосуще-ростовые и 4) сосущие (рис. 1).

Ростовые быстрорастущие окончания достигают длины до 15—20 см и более, их толщина составляет 1—2 мм. На большом протяжении своей

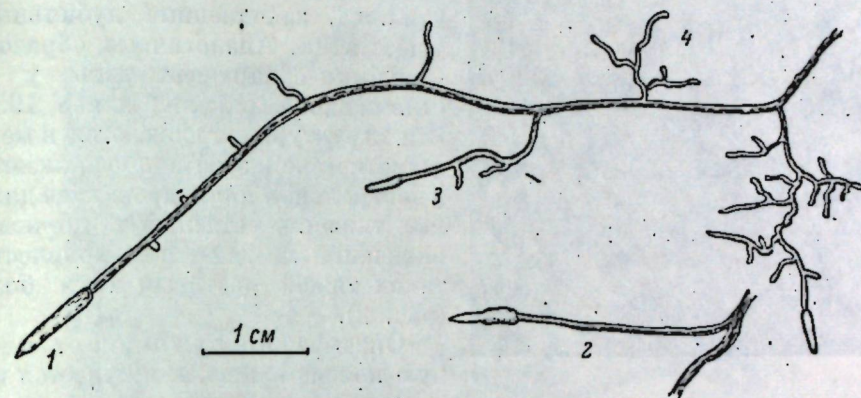


Рис. 1. Внешний вид различных корневых окончаний лиственницы.

1 — ростовые быстрорастущие; 2 — ростовые медленнорастущие; 3 — сосуще-ростовые; 4 — сосущие.

длины они имеют бурый цвет. Кончик сильно заострен, белого цвета, который постепенно переходит в желтовато-бурый (рис. 1, 1).

Ростовые медленнорастущие окончания, как правило, короче и тоньше первых, их прирост в длину составляет 3—4 см. Кончик их также заострен.

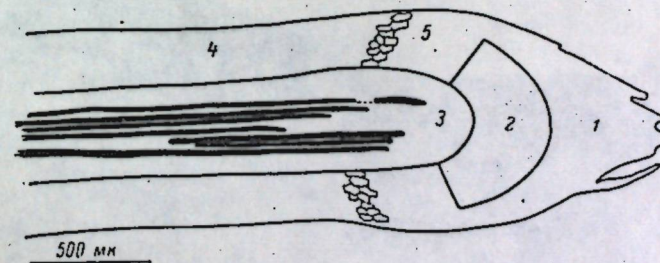


Рис. 2. Схема расположения тяжелей в ростовом корневом окончании лиственницы.

1 — корневой чехлик; 2 — перистема; 3 — флоема с зарождающимися в ней и продолжающимися в центральном цилиндре тяжами; 4 — первичная кора; 5 — зона пробковой диафрагмы.

и имеет белый цвет. Базальная часть таких окончаний часто покрывается грибным мицелием, оставляя кончик свободным (рис. 1, 2).

Сосуще-ростовые окончания имеют еще меньшую длину (до 4—6 см), в год они прирастают всего на 1—3 см. Их кончик притуплен благодаря наличию грибного чехла, покрывающего целиком все окончание (рис. 1, 3).

Сосущие корневые окончания, как уже было сказано, значительно длиннее аналогичных окончаний сосны и ели, но образуют ни «вилочек» и «кораллов», как у сосны, ни «елочек», как у ели; они достаточно длинные, извилисты и ветвятся по типу бокового ветвления (рис. 1, 4).

Анатомически ростовые быстрорастущие окончания отличаются сильно развитым конусом нарастания, от которого отходит длинная «зона», со-

стоящая из не вполне сформировавшихся клеток коры. Корневой чехлик таких окончаний сильно заострен, а клетки первичной коры сильно вытянуты в продольном направлении.

У всех ростовых окончаний листовенницы в центральном цилиндре обнаружены своеобразные структуры, представляющие собой длинные вместилища, заполненные дубильными веществами. Аналогичные образования были обнаружены ранее у ростовых окончаний ели (Салеев, 1959). Эти структуры зарождаются в меристематической зоне и продолжают в центральном цилиндре в виде длинных тяжей. У отдельных корневых окончаний листовенницы количество таких тяжей достигает 10 и более (рис. 2).

Описываемые тяжи имеют плотную консистенцию, и их удается выделять из среза при помощи микроманипулятора. Их содержимое дает ясно выраженную реакцию на дубильные вещества (рис. 3). Физиологическая роль этих образований пока не выяснена. Можно высказать лишь пред-

варительные соображения о том, что эти структуры либо являются вместилищами конечных продуктов обмена в интенсивно растущем корне,

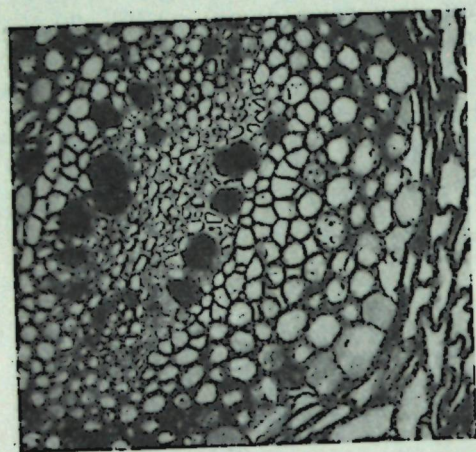


Рис. 3. Гистохимическая реакция на дубильные вещества (фиксация формалином, обработка солями железа). Увел. 100.

Темные многоугольники — тяжи.

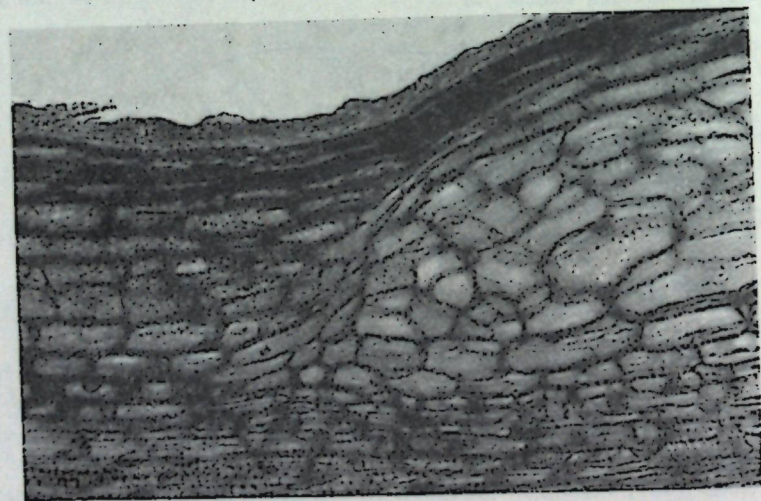


Рис. 4. Микрофотография базальной части ростового медленно растущего окончания листовенницы. Виден покрывающий поверхность коры грибной чехол и сеть Гартига в прошлогоднем участке коры. Увел. 120.

либо их вещество, подвергаясь реутилизации, участвует в окислительно-восстановительных процессах корня. Последнее является более вероятным, так как в состав многих дубильных веществ входят ароматические соединения, способные выполнять функцию хромогенов в окислительно-восстановительных реакциях.

Клетки первичной коры у быстрорастущих ростовых окончаний листовенницы быстро буреют и отмирают. В результате этого живая первичная кора имеется ближе к кончику и то лишь в период роста корневых окончаний. С прекращением роста первичная кора таких окончаний буреет и отмирает целиком.

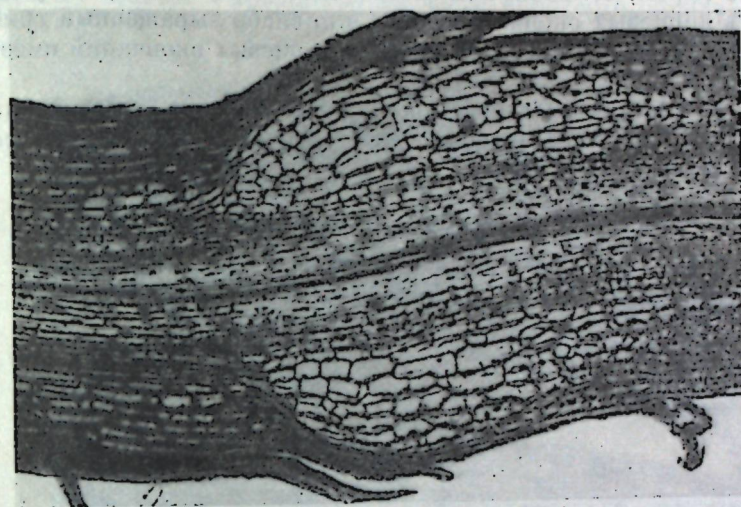


Рис. 5. Продольный срез через базальную часть того же ростового окончания листовенницы при меньшем увеличении. Увел. 60.

Эндодерма в более молодых участках растущего корня содержит много живых, неопробковевших клеток. В более старых участках, с отмершей

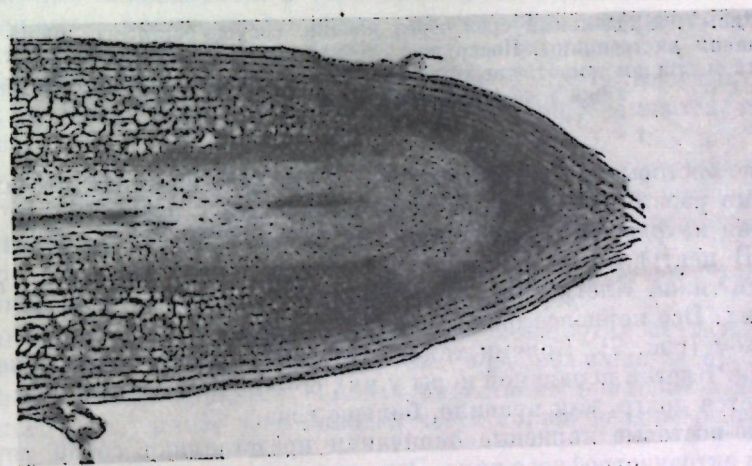


Рис. 6. Продольный срез через кончик корневого окончания, изображенного на рис. 5. Увел. 60. Объяснение в тексте.

корой, клетки эндодермы опробковевшие. С прекращением роста эндодерма таких корневых окончаний подвергается полному опробковению.

Ростовые медленно растущие корневые окончания имеют анатомическое строение, в основных чертах сходное с первой категорией. Разница заключается лишь в меньших размерах конуса нарастания, меньшей длине зоны молодых клеток и меньшей степени вытянутости клеток первичной

коры вдоль оси корня. Отмечено также, что у многих из окончаний этой категории первичная кора хотя и буреет, но отмирает не сразу, иногда оставаясь живой даже до следующего вегетационного сезона (рис. 4).

Медленнорастущие ростовые окончания, как правило, микоризны. У большинства из них имеется грибной чехол, который покрывает базальную часть корня, оставляя кончик свободным (рис. 5 и 6). Другая, меньшая часть корневых окончаний имеет или слабо выраженный грибной чехол, или совсем его не имеет, но у таких корневых окончаний имеется сеть Гартига.

Все ростовые как быстрорастущие, так и медленнорастущие корневые окончания листовницы имеют в центральном цилиндре тяжи, содержащие дубильные вещества.

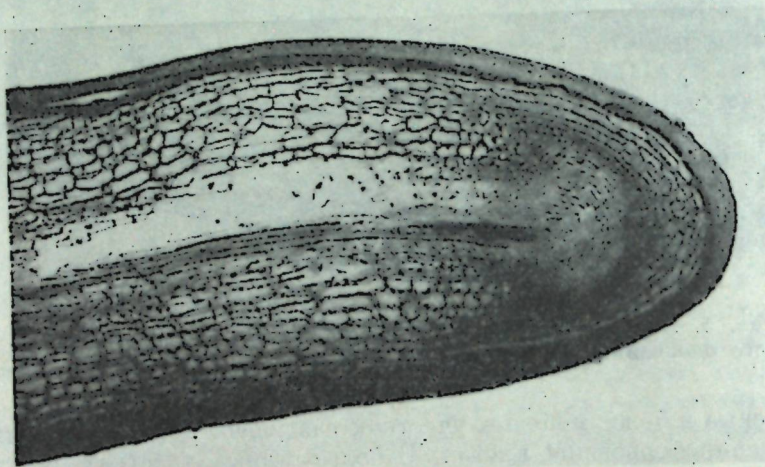


Рис. 7. Продольный срез через кончик сосуще-ростового окончания листовницы. Поверхность окончания покрыта грибным чехлом. Видны достаточно хорошо развитый конус нарастания и тяжи в центральном цилиндре. Увел. 80.

Сосуще-ростовые окончания отличаются от ростовых тем, что их конус нарастания развит значительно слабее. В период роста позади конуса нарастания находится укороченная зона из не вполне сформировавшихся клеток. В центральном цилиндре имеются характерные для ростовых окончаний тяжи. Клетки коры значительно менее вытянуты в длину, чем у ростовых. Все корневое окончание, как правило, бывает покрыто грибным чехлом (рис. 7). Кончик таких окончаний не заострен, а наоборот притуплен. Клетки первичной коры у них обычно живые и в таком состоянии остаются долго, как правило, больше года.

Сосуще-ростовые корневые окончания представляют собой типичные микоризы эктоэндотрофного типа. Эндодерма сосуще-ростовых окончаний имеет пропускные неопробковевшие клетки.

Таким образом, сосуще-ростовые корневые окончания обладают морфолого-анатомическими признаками как сосущих, так и ростовых. К признакам первых следует отнести длительную сохраняемость первичной коры, слабую степень опробковения эндодермы, интенсивное микоризообразование. Признаками вторых являются сравнительно быстрый рост, достаточно развитые конус нарастания и зона молодых клеток, наличие тяжей в центральном цилиндре.

Сосущие корневые окончания листовницы имеют слабо развитый конус нарастания. В периоды интенсивного роста он несколько увеличи-

вается в размерах, но никогда не достигает величины конуса нарастания у ростовых и сосуще-ростовых корневых окончаний. Центральный цилиндр сосущих корневых окончаний не имеет тяжей, которые характерны для ростовых окончаний.

У сосущих корешков первичная кора долго остается в живом состоянии. Поэтому весной в прошлогодней части корневого окончания всегда

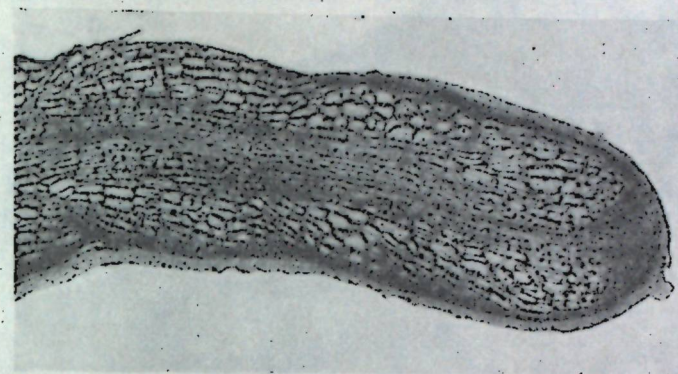


Рис. 8. Продольный срез через сосущее корневое окончание листовницы. Конус нарастания развит слабо, клетки коры слабо вытянуты в продольном направлении, в центральном цилиндре отсутствуют тяжи. Все корневое окончание покрыто грибным чехлом. Увел. 60.

имеются живые клетки коры. Форма этих клеток округлая и в зависимости от степени быстроты роста слегка вытянута либо в продольном, либо в поперечном направлении. В эндодерме таких окончаний остается большое количество пропускных клеток, которые не подвергаются опробковению даже в зимний период.

Поверхность всего корневого окончания покрыта плотным грибным чехлом, от которого между клетками коры распространяются гифы сети Гартига.

Сеть Гартига у корневых окончаний листовницы распространяется не только в поверхностных клетках, она часто достигает эндодермы. Продольный срез с сосущего корешка листовницы представлен на рис. 8.

ФОРМИРОВАНИЕ МИКОРИЗ ПО ХОДУ ВЕГЕТАЦИИ

Корневые окончания листовницы возобновляют рост в начале мая при температуре почвы 2—4°. Картина возобновления и продолжения роста носит общий характер — конус нарастания приходит в деятельное состояние, в результате чего молодая часть корня по мере роста вытягивается.

Мощные быстрорастущие ростовые окончания не имеют микоризного чехла. У медленнорастущих ростовых окончаний по мере их роста на поверхности формируется грибной чехол, который не успевает распространяться вслед за быстрорастущим кончиком корня, вследствие чего последний бывает свободен от грибного чехла. У многих из таких корневых окончаний в прошлогодней части коры имеются живые клетки и сеть Гартига. В молодой, только что выросшей части сеть Гартига отсутствует вплоть до конца мая—начала июня, несмотря на то что поверхностный грибной чехол уже сформировался.

Сосуще-ростовые и сосущие корневые окончания на протяжении всего времени роста имеют грибной чехол, который покрывает сплошь

все окончание. Сеть Гартига в это время присутствует только в прошлогодней части первичной коры. В молодой части сеть Гартига начинает появляться значительно позднее (в начале июня) при температуре почвы

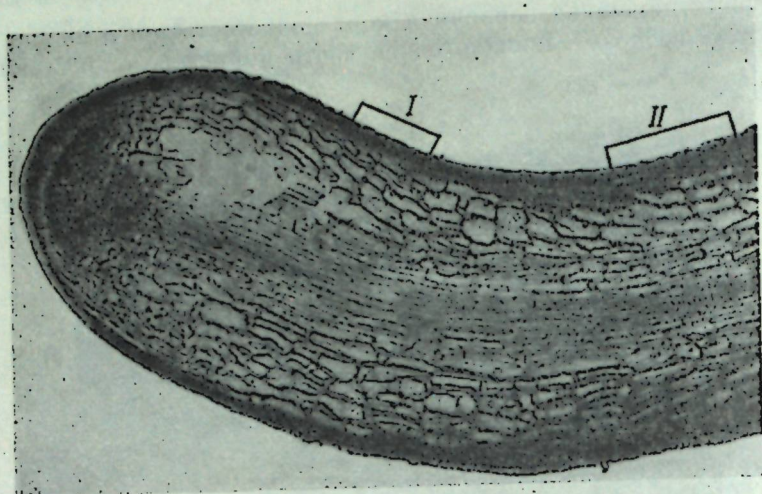


Рис. 9. Продольный срез через сосущее корневое окончание лиственницы. Увел. 80.
Объяснение в тексте.

10—12°. Ее распространение начинается с базальной части молодого корешка, ближе к пробковой диаграмме, постепенно продвигаясь в направлении кончика.

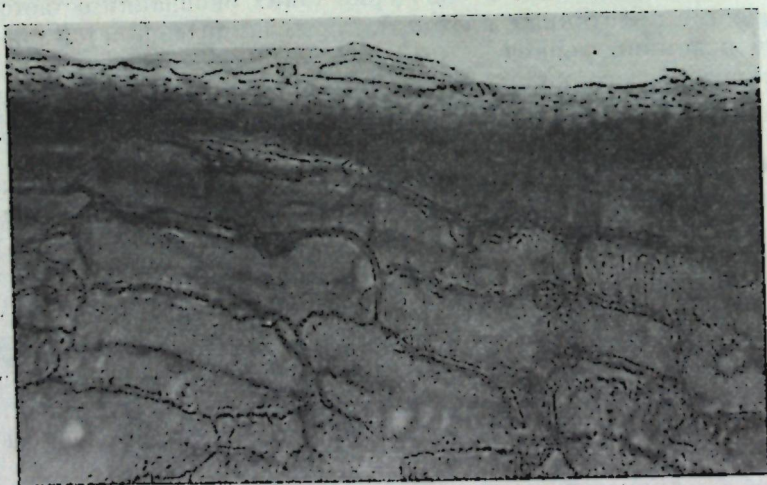


Рис. 10. Участок I среза, изображенного на рис. 9. Увел. 700.
Объяснение в тексте.

Описываемую последовательность формирования микориз легко наблюдать на примере сосущего корневого окончания (рис. 9). Даже при малом увеличении видно, что в зоне первичной коры, расположенной ближе к конусу нарастания, сеть Гартига развита значительно слабее, нежели в базальной части.

На рис. 10 приведен фрагмент I этого среза, сфотографированного при большом увеличении. На микрофотографии отчетливо видны незатро-

нутые гифами клеточные стенки (правая часть рисунка) и стенки клеток, у которых уже намечается «сетчатость» в результате проникновения межклеточных гиф микоризного гриба (левая часть рисунка).

Следующая микрофотография (рис. 11) сделана с участка II рис. 9, расположенного ближе к базальной части корневого окончания. В этом месте сеть Гартига настолько сильно развита, что стенки клеток оказываются сильно деформированными грибными гифами.

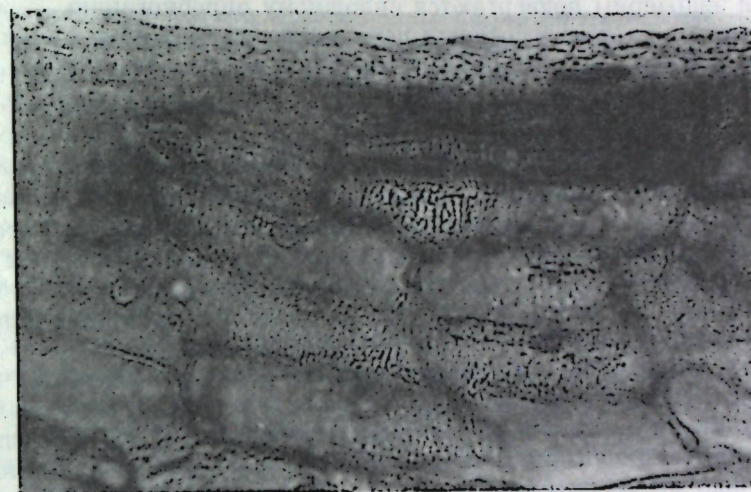


Рис. 11. Участок II среза, изображенного на рис. 9. Увел. 700.
Объяснение в тексте.

Как видно из приведенного примера, клетки первичной коры, которые находились ближе к конусу нарастания, не имели сети Гартига. Однако с замедлением роста корневых окончаний сеть Гартига продвигалась вперед более интенсивно, распространяясь нередко вплоть до зоны меристематических клеток.

Период замедления и прекращения роста корневых окончаний наступает примерно с середины июня в результате значительного иссушения верхних слоев почвы и повышения их температуры до 17—19°.

Замедление роста было менее выражено у ростовых корневых окончаний и более заметно у сосущих и сосуще-ростовых. Оно заключается в ослаблении деятельности конуса нарастания и закупоривании его в пробковый футляр. Последний формируется не у всех корневых окончаний, а только у части. Многие окончания очень сильно замедляют рост. О состоянии конуса нарастания, помимо отсутствия митозов в меристеме, можно судить еще по строению клеток коры, прилегающих к конусу нарастания. Во время роста, даже слабого, эти клетки имеют не вполне сформировавшийся характер: у них сравнительно большое ядро и не-скольких небольших вакуолей. С прекращением роста такие клетки больше не появляются, и вся первичная кора состоит из взрослых закончивших дифференциацию клеток. Сеть Гартига при этом распространяется во взрослых клетках вплоть до конуса нарастания.

Такое состояние замедленного роста у одних корневых окончаний и полного прекращения роста у других сохраняется на протяжении всего жаркого и сухого периода лета.

В середине августа, при температуре почвы 10° у корневых окончаний наблюдается усиление роста. При этом позади конуса нарастания вновь

появляются не вполне сформировавшиеся молодые клетки, сеть Гартига вновь отстает от растущего кончика, обильно распространяясь только в зоне взрослых клеток.

Вторичное замедление роста, связанное с наступлением зимнего периода, обычно наблюдается в середине октября при температуре почвы 2—4°.

При этом конус нарастания всех корневых окончаний обволакивается пробковым футляром; у ростовых, кроме этого, отмирает первичная кора, а клетки эндодермы подвергаются сплошному опробковению.

У сосуще-ростовых и сосущих первичная кора остается живой, а в эндодерме обычно сохраняются неопробковевшие пропускные клетки.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В предыдущих работах (Салеев, 1958, 1959, 1962) уже упоминалось о том, что у сосны и ели, помимо типичных ростовых и сосущих корневых окончаний, были обнаружены еще окончания промежуточных типов. В связи с этим в упомянутых работах была применена более подробная классификация корневых окончаний на ростовые быстрорастущие, ростовые медленно растущие, сосуще-ростовые и сосущие.

Данные настоящей работы показывают, что у лиственницы обнаруживаются те же общие закономерности как в морфологии и анатомии корневых окончаний, так и в характере формирования микориз. Благодаря этому к лиственнице может быть применена приведенная выше классификация с подразделением корневых окончаний на 4 типа. Морфолого-анатомические признаки этих 4 типов корневых окончаний изложены в соответствующем разделе статьи. Из деталей анатомического строения корневых окончаний лиственницы обращают внимание найденные в центральном цилиндре тяжки, содержащие дубильные вещества. Характерно, что эти структуры специфичны лишь для ростовых и сосуще-ростовых окончаний и не встречаются в сосущих. Из шести исследованных видов древесных пород таежной зоны они были найдены только в ростовых окончаниях ели и лиственницы. По-видимому, эта особенность вызвана спецификой обмена веществ у этих двух видов. Известно, что ель и лиственница отличаются большой способностью к синтезу дубильных веществ, которые в значительных количествах откладываются в их коре.

Дальнейшее изучение этих структур с целью установления их физиологической роли представляет несомненный интерес.

Как уже отмечалось в обзоре литературы, сведения о ходе формирования микориз отличаются большой противоречивостью.

Настоящие исследования, а также данные, полученные ранее для сосны (Салеев, 1958), ели (Салеев, 1959) и березы (Салеев, 1962), показывают, что в условиях таежной зоны у всех упомянутых пород сосущие окончания имеют сплошной грибной чехол, который покрывает корневые окончания на протяжении всего периода их жизни. При возобновлении роста корневое окончание возобновляет рост и грибной чехол. Таким образом, короткие сосущие корешки растут, находясь все время под покровом грибного мицелия. На примере сосущих окончаний особенно отчетливо вырисовывается последовательность формирования микориз. Вновь выросшее корневое окончание вначале покрывается плотным грибным чехлом. Сеть Гартига появляется позднее, причем ее распространение начинается с более «старых» участков коры, находящихся в базальной части корневого окончания. При ослаблении роста корня сеть Гартига «догоняет» в своем распространении конус нарастания и вновь отстает при возобновлении интенсивного роста.

Наблюдаемый процесс формирования микориз не согласуется с данными Н. В. Лобанова (1953), который указывает на формирование микориз в обратной последовательности. По-видимому, в условиях г. Брянска этот процесс носил иной характер благодаря иным климатическим условиям и, возможно, иным видам грибов, участвующих в микоризообразовании.

Проведенные исследования убедили также в правильности представлений о многолетнем характере микориз. Микоризы являются образованиями, функционирующими и возобновляющими рост в течение ряда лет. Мнение об эфемерности микориз, высказываемое в работах Макардли (McArdle, 1932), Макдугала (McDougal, 1914), а также в недавно вышедшей книге Пошона и де Баржака «Микробиология почвы», по-видимому, является ошибочным.

Существующее в литературе мнение о том, что все ростовые окончания корней не образуют микориз, оказалось не вполне применимым к ростовым окончаниям некоторых широко распространенных древесных пород. На многих ростовых окончаниях сосны, ели и лиственницы обнаружены микоризы. Точно так же и у березы многие окончания осевых проводящих корней являются микоризными.

В применении к этим породам можно говорить лишь о различной интенсивности формирования микориз в зависимости от скорости роста корневых окончаний. В соответствии с этим не формируют микориз только наиболее мощные и быстрорастущие ростовые окончания. Ростовые окончания, имеющие меньшую интенсивность роста, заражаются микоризными грибами, степень развития которых находится в обратной зависимости от скорости роста корней. У одних окончаний микоризные структуры имеются только в базальной части, у других грибной чехол покрывает значительную часть корневого окончания, оставляя свободным только кончик корня. В случае еще более медленного роста грибной мицелий покрывает поверхность корневого окончания целиком, как это имеет место у окончаний сосуще-ростового типа.

Результаты работы Робертсона (Robertson, 1954) также свидетельствуют о том, что ростовые окончания сосны способны заражаться микоризными грибами и формировать микоризу. Сопоставление наших данных с данными Робертсона, полученными в других условиях и даже на другом континенте, позволяют сделать вывод о том, что формирование микориз на ростовых окончаниях — явление достаточно распространенное у древесных пород.

В связи с изучением динамики формирования микориз интересно рассмотреть условия, влияющие на процесс микоризообразования.

Главнейшим фактором, привлекающим гифы микоризных грибов, являются, очевидно, корневые выделения. Работами Мелина (Melin, 1954) показано, насколько присутствие корневых окончаний стимулирует рост гриба в чистой культуре.

Из работ, посвященных изучению корневых выделений, известно, что в состав их входит большое количество аминокислот, фосфатиды, углеводы, а также биологически активные вещества типа тиамина, биотина и др. (Маниковцев, 1934; Сабинин, 1940; Winter u. Rümker, 1952, и др.). Становится ясным, что благодаря выделяемым сахарам и аминокислотам корни являются весьма сильным хемотаксическим фактором для грибов и бактерий.

Гетеротрофность грибов в отношении многих органических продуктов, в том числе сахаров, аминокислот и некоторых витаминов, объясняет стремление грибного мицелия к образованию плотного чехла, обволакивающего молодые и свежие участки корней — корневые окончания.

Впоследствии контакт между гифами гриба и корневым окончанием становится теснее: отдельные гифы проникают между клетками первичной коры и разветвляются там, формируя сеть Гартига.

Результаты настоящей работы указывают на тесную зависимость между формированием микориз и быстротой роста корневых окончаний. Эта зависимость выражается не только в том, что интенсивность микоризообразования уменьшается с увеличением скорости роста корневых окончаний. Она не менее ясно видна и у каждого сосущего корешка на примере последовательности формирования микориз. Выше уже обращалось внимание на то, что гифы сети Гартига распространяются во всей толще первичной коры лишь в периоды замедления или прекращения роста корневых окончаний. Во время интенсивного роста они никогда не заходят в зону, близко расположенную к конусу нарастания, равно, как никогда не стремятся проникнуть в меристематические ткани. Это явление наводит на мысль о возможном продуцировании точкой роста специфических биологически активных веществ, которые препятствуют внедрению грибных нитей в участки с достаточно большой концентрацией этих веществ. В одной из последних наших работ (Салаяев, 1962) высказывается предположение о том, что одним из таких веществ, возможно, является β -индолилуксусная кислота, содержащаяся в значительных количествах в кончиках корней. О том, что повышенные концентрации ИУК ингибируют рост грибного мицелия, известно из работы Ротера (Rother, 1954).

Имеются также данные, не подтверждающие высказанную гипотезу. В работах Сланкиса (Slankis, 1957) высказывается мнение о том, что микоризные грибы сами продуцируют достаточно высокие концентрации ауксинов, которые тормозят рост корней. Тем не менее мы считаем необходимым подвергнуть экспериментальной проверке вопрос о возможном выделении точкой роста веществ, ингибирующих рост грибного мицелия. Вполне возможно, что внедрению гриба в меристематические ткани препятствуют не ауксины, а другие вещества, находящиеся в апикальных частях корешков. Некоторые данные в этом отношении имеются в работе Шонбека (Schönbeck, 1958), который обнаружил в верхушках корней овса вещества типа глюкозидов, которые угнетали рост некоторых грибов.

В структуре микоризных образований пока еще много неясного. Неясно, например, почему при симбиотических взаимоотношениях грибные нити обильно проникают в первичную кору и не проходят в центральный цилиндр, в котором накапливаются большие количества углеводов, так необходимых микоризному грибу. Можно лишь высказать предположение также и по вопросу о том, почему грибные нити большей частью распространяются между стенками клеток, не заходя внутрь, и почему в то же время при эндотрофной микоризе внутреннее распространение эндифита является преобладающим. Обусловлено ли это спецификой обмена веществ живых растительных компонентов или только видовыми особенностями грибов?

Современное развитие методов физиологии и биохимии, позволяющих изучать обмен веществ в клетке, очевидно, приблизит разрешение многих вопросов, касающихся сущности взаимоотношений при микотрофии.

ЛИТЕРАТУРА

- Горбунова Н. П. (1951). Эндотрофная микориза некоторых видов клена. Бюлл. МОИП, сер. биол., 56, 6.
Горбунова Н. П. (1955). Анатомическое строение микориз растений. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.
Згуровская Л. Н. (1958). Анатомо-физиологические исследования всасывающих, ростовых и проводящих корней древесных пород. Тр. Инст. леса АН СССР, 11.

- Иванов Л. А. (1916). Об анатомическом строении корневых окончаний у сосны. Изв. СПб. лесн. инст., 30.
Келли А. П. (1952). Микотрофия у растений. ИЛ, М.
Красовская И. В. (1952). Разработка приемов заражения корневой системы дуба микоризой в засушливых условиях Саратовской области. Уч. зап. Саратовск. ун-та, 29.
Лобанов Н. В. (1949). Формирование микориз на корнях деревьев в течение вегетационного периода. ДАН СССР, 64, 4.
Лобанов Н. В. (1953). Микотрофность древесных растений. Изд. «Сов. наука», М.—Л.
Машковцев М. Ф. (1934). Материалы к изучению изреживания всходов риса. Тр. Центр. опыти. рис. станции, 6.
Наумов Н. А. и В. Е. Козлов. (1954). Основы ботанической микротехники. Изд. «Сов. наука», М.
Пожон Ж. и Г. де Баржак (1960). Микробиология почвы. ИЛ, М.
Рейнер М. и В. Н. Джонс. (1949). Роль микориз в питании деревьев. ИЛ, М.
Сабинин Д. А. (1940). Минеральное питание растений. Изд. АН СССР, М.—Л.
Салаяев Р. К. (1954). О влиянии временного застоя воды на микоризу сосны и ели. Техн. инф. Ленингр. лесотехн. акад., 27.
Салаяев Р. К. (1958). Анатомическое строение корневых окончаний взрослой сосны и ход формирования на них микориз. Бот. журн., 43, 6.
Салаяев Р. К. (1959). Анатомическое строение корневых окончаний и ход формирования микориз ели. Изв. Карельск. и Коляск. фил. АН СССР, 3.
Салаяев Р. К. (1962). О строении корневых окончаний и формировании микориз у березы бородавчатой. Юбил. сб. по физиол. древесн. раст., посвящ. 90-летию Л. А. Иванова, Изд. АН СССР, М.
Трубецкова О. М. и О. Б. Михалевская. (1955). О сезонности развития микориз дуба. Тр. конф. по микотрофии раст., Изд. АН СССР, М.
Bakshi B. K. (1957). Occurrence of mycorrhizae on some Indian conifers. Mycol., 49, 2.
Domink T. (1937). Badania nad mycorrhiza niek torych ob cych drzew w Polsce. Roczn. Nauk. Rolnicz. i Leśn., 41, 44—46.
Frank A. (1888). Über die physiologische bedeutung der Mycorrhiza. Ber. deutsch. Bot. Ges., 6.
Hartig R. (1886). Über symbiotische Erscheinungen im Pflanzenleben. Bot. Centralblatt, 25.
McArdle A. (1932). The relation of mycorrhizae to conifer seedlings. J. Agric., Res., 44, 4.
McDougal W. (1914). On the mycorrhizae of forest trees. Amer. J. Bot., 1.
McDougal W. and J. Jacobs. (1927). Tree mycorrhizae from the central Rocky Mountain region. Amer. J. Bot., 14, 2.
Masui K. (1927). A study of the ectotrophic mycorrhizae of woody plants. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., 3.
Melin E. (1921). Mycorrhizae of Pinus silvestris and Picea. J. Ecol., 9.
Melin E. (1923). Experimentelle Untersuchungen über die Birken und Espen mycorrhizae um ihre Pilzsymbionten. Sv. Bot. Tidskr., 17.
Melin E. (1954). Influence of root-metabolites on the growth of tree mycorrhizae fungi. Phys. Plantarum, 7, 4.
Möller H. (1890). Beitrag zur Kenntniss der Frankia subtilis Brunchorst. Ber. deutsch. Bot. Ges., 8.
Rayner M. (1934). Mycorrhizae in relation to Forestry. Forestry, 8.
Robertson N. (1954). Studies on the mycorrhizae of Pinus silvestris. New Phytol., 53, 2.
Rother W. (1954). Einfluss von β -Indolyllessigsäure und wasserlöslichen Wirkstoffen des Mais-Scutellums auf Keimung und Wachstum von Phycomyces Blakesleeana. Arch. Mikrobiol., 20, 1.
Schönbeck F. (1958). Untersuchungen über den Einfluss von Wurzelauausscheidungen auf die Entwicklung von Bodenpilzen. Naturwiss., 45, 3.
Slankis V. (1957). The role auxin and other exudates in mycorrhizal symbiosis of forest trees. In: Symp. on the physiol. of forest trees, N. Y.
Winter A. und K. Rümker. (1952). Humus und Pflanze. Orion.

З. Ф. СЫЧЕВА

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЯ НА ХАРАКТЕР ЭКТОТРОФНОЙ МИКОРИЗЫ У НЕКОТОРЫХ РАСТЕНИЙ

Микотрофное питание растений — явление широко распространенное. Однако проблема микотрофии, несмотря на значительное количество работ в этой области, до последнего времени окончательно не решена. Еще не выяснена до конца сущность взаимоотношений микоризообразующего гриба и растения. Также малочисленны в литературе данные по экологии микоризы. Большинство исследователей образование микоризы связывают с наличием в почве того или иного количества перегноя. Одни считают, что микориза лучше развита на перегнойных почвах; на песчаных почвах она слабо развита или совсем отсутствует (Костычев, 1898; Вильямс, 1947); другие исследователи считают, что микориза развита на минеральных почвах и отсутствует на перегнойных (Möller, 1908); наконец, третьи (Келли, 1952) считают, что микориза образуется всюду, где корни растений находятся в контакте с соответствующими грибами — микоризообразователями. Довольно подробные сведения относительно распространения эндотрофной микоризы в зависимости от условий местобитания были даны еще Шлихтом (Schlicht, 1889), который полагал, что на перегнойных почвах всегда имеет место микотрофное питание, если эти растения не паразиты или полупаразиты. На типичных же песчаных почвах растения всегда лишены микоризы.

Из более поздних работ, затрагивающих вопросы распространения эндотрофной микоризы в зависимости от окружающей среды, следует отметить работу Азай (Asai, 1934), который считал, что на образование микоризы прежде всего влияет систематическое положение растения. Некоторые виды растений во всех местобитаниях немикотрофны. Различные факторы среды, за исключением воды, на микоризообразование не влияют. Микориза может встречаться в самых контрастных и крайних по характеру условиях. Только растения, проросшие в воде, не имеют микоризы, хотя на почве ее легко образуют. Распространение микоризы не всегда зависит от количества гумуса в почве. Растения на песчаных почвах, почти лишенных гумуса, так же обильно снабжены микоризой, как и растения, выросшие на хорошо гумусированных почвах.

Таким образом, относительно экологии эндотрофной микоризы сведения очень противоречивы.

Характер эктотрофной микоризы у растений в условиях различных местобитаний изучен также недостаточно. Влияние внешних условий на развитие микоризы у сосны и ели, а также изменение характера микоризы у этих лесных пород в различных типах шведских лесов довольно подробно были исследованы Мелином (Melin, 1923) и Бьоркманом (Björkman, 1942), которые рядом умело поставленных экспериментов с культурами сосны и ели доказали, что количество гумуса в почве оказывает существенное влияние на образование микориз. Самая большая встре-

чаемость микоризы у этих культур отмечена авторами в богатых «гав»-гумусом (сырым гумусом) лесах-зеленомошниках. В такого типа лесах почвы сухие, разложение органических остатков идет медленно, без последующей нитрофикации. Азот в почве представлен в форме сложных аммиачных соединений или аминокислот. В такой форме азот непосредственно высшим растениям трудно доступен и они могут существовать только при наличии микоризы.

Кроме перечисленных выше двух работ по экологии эктотрофной микоризы, имеются данные о благоприятном влиянии временного застоя поверхностных вод на микоризу сосны и отрицательном влиянии этого явления на микоризу ели (Салаяев, 1954).

Вышеприведенными работами сведения по экологии эктотрофной микоризы почти исчерпываются. Такие важные экологические факторы, как влажность местобитания и связанные с ней аэрация почвы и степень разложения органических остатков и влияние этих факторов на формирование и морфологию эктотрофной микоризы, исследованы мало. Нам также неизвестны работы, касающиеся встречаемости эктотрофной микоризы у ряда древесных пород и травянистых растений.

В связи с этим и были поставлены следующие задачи: 1) выявить, насколько широко распространен микотрофный тип питания среди местной дикорастущей флоры; 2) проследить влияние экологических условий на распространение микоризы, а также на морфологические и анатомические особенности корней микотрофных растений.

Всего было исследовано 162 вида растений, принадлежащих к 54 различным семействам. Эктотрофная микориза обнаружена только у 16 видов (Сычева, 1955).

В настоящей работе мы касаемся только растений, у которых нами обнаружена эктотрофная микориза. Распространение и характер эндотрофной микоризы были уже частично описаны ранее (Сычева, 1955). Сбор материала проводился в северных и средних районах Карельской АССР в различных растительных сообществах. Виды с широкой экологической амплитудой (сосна, ель, береза) изучались в нескольких местобитаниях, различных по степени влажности и разложению органических остатков.

Особенности анатомического строения микоризных корней изучались на анатомических срезах толщиной 7—10 мк, сделанных с помощью микротомы. Для изучения микоризы у того или иного вида растения исследовались по меньшей мере три экземпляра этого вида, взятые из одинаковых экологических условий. Приготавливались серии срезов корней этих растений, на основании которых судили о характере микоризы у данного вида. Такой метод исследования позволяет уловить наиболее характерное строение корней в данных экологических условиях, однако не исключено, что наравне с описанными особенностями, хотя и реже, может встретиться и иное строение микоризных корней, характерное для другого местобитания.

Сосна (*Pinus silvestris* L.). Анатомическое строение микоризных окончаний у сосны неоднократно описано рядом исследователей. В данном сообщении мы отметим только особенности строения микоризных корней, которые нам удалось наблюдать в различных экологических условиях.

Морфологическое и анатомическое строение всасывающих корней было исследовано у подростка в возрасте 5—10 лет, взятого из нескольких местобитаний, различных по степени влажности и содержанию органического вещества в почве. всюду была отмечена эктоэндотрофная микориза. Однако количество микоризных окончаний, характер ветвления их, толщина и характер грибоного чехла в различных условиях неодинаковы.

У подростка сосны, укореняющегося в трещинах скалы, т. е. в сухих слабо разложившихся растительных остатках, микоризные окончания немногочисленны, почти не ветвятся (рис. 1, 1); толщина грибного чехла 9—15 мк, сеть Гартига распространяется до центрального цилиндра. Такого рода «простые» микоризные окончания Бьоркман (Bjorkmann, 1942) считает наиболее характерными для сосняка верескового.

У подростка сосны, укореняющегося во влажной, богатой неразложившимися органическими остатками лесной подстилке в сосняке-зеленомошнике или на гниющей древесине, микоризные окончания встречаются

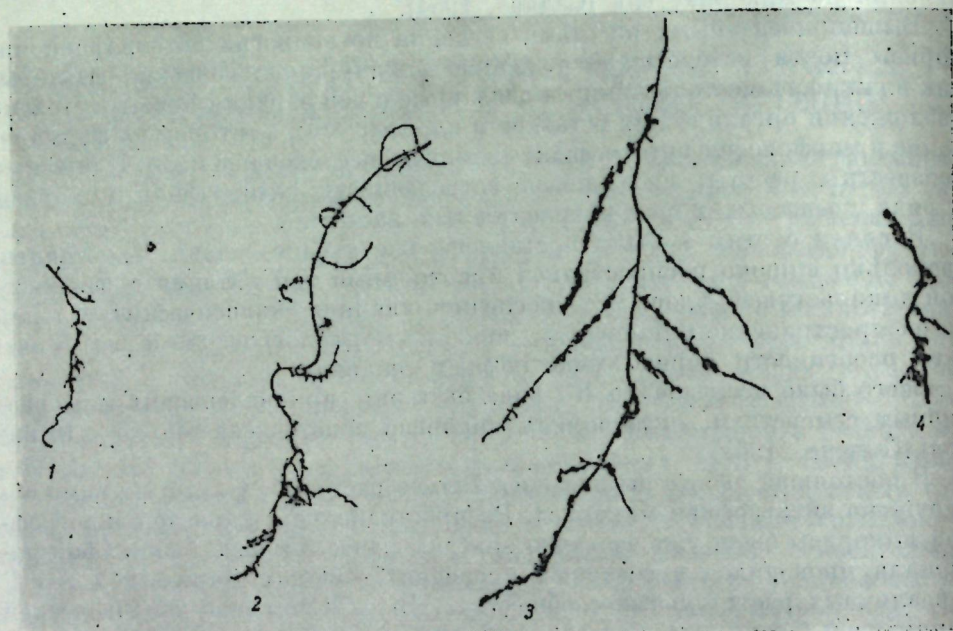


Рис. 1. Характер микоризных окончаний у сосны в различных экологических условиях.

1 — в сосняке скальном лишайниковом, в перегнойно-землистой массе, заполняющей трещину горной породы; 2 — в сосняке-зеленомошнике, в гниющей древесине; 3 — в сосняке скальном лишайниковом, в очень тонком слое перегной под лишайником; 4 — в верхних слоях прибрежных сухих песков.

в умеренном количестве; в результате дихотомического ветвления они образуют «вилочки» и «грозди» (рис. 1, 2); с поверхности покрыты грибным чехлом псевдопаренхиматического строения; гифы, образующие сеть Гартига, проникают до центрального цилиндра.

У подростка, укореняющегося в сильно перемертых песках или простирающего свои корни по поверхности горной породы, где также незначительное количество органического вещества, микоризные окончания сильно ветвятся и образуют «клубеньковую» (рис. 1, 3) или коралловидную (рис. 1, 4) микоризу; грибной чехол достигает иногда значительной толщины (до 100 мк) и состоит из рыхло расположенных обособленных гиф.

Характер микоризы у сосны, выросшей на сфагновом болоте, варьирует в зависимости от степени влажности. На границе болота или на повышении — кочках — у сосны встречаются вильчатые и гроздевидные микоризные окончания, которые большей частью располагаются в верхних слоях сфагнома. В более глубоких слоях сфагнома корни слабо ветвятся и лишены микоризных окончаний.

Таким образом, с уменьшением влажности субстрата и запаса органических веществ в нем у сосны наблюдается более сильное ветвление мико-

ризных окончаний, а также увеличивается толщина грибного чехла, и он утрачивает свое псевдопаренхиматическое строение. В избыточно увлажненных, слабоаэрируемых местообитаниях микориза почти отсутствует.

Ель (*Picea excelsa* Link.). Во всех исследованных местообитаниях у ели отмечена эктоэндоотрофная микориза. Микоризные окончания расположены на боковых корнях последнего порядка в виде «елочки».

При укоренении ели во влажной подстилке в ельнике-зеленомошнике микоризные окончания длинные, имеют характерное перистое расположение — «елочку» — и тонкий поверхностный грибной чехол толщиной 10—15 мк. Сеть Гартига присутствует только в наружных слоях клеток коры.

В тех случаях, когда ель встречается на сфагновом болоте, в верхних слоях сфагнома микоризные окончания более короткие, иногда сильно

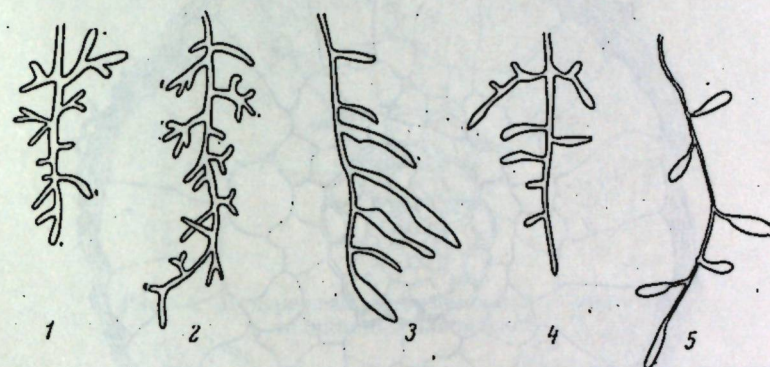


Рис. 2. Характер микоризных окончаний у березы карликовой в различных экологических условиях.

1 — в верхних слоях прибрежного песка; 2 — на песчаной осыпи; 3 — в сосняке лишайниковом скальном, в перегнойно-землистой массе, заполняющей трещину горной породы; 4 — в сосняке сфагновом на возвышении — кочке; 5 — в сосняке сфагновом в понижении — мочажине.

сближенные друг с другом в плотные шаровидные образования. Грибной чехол достигает 20—35 мк толщины. Внутри корня гифы гриба распространяются до центрального цилиндра.

На песчаных почвах микоризные окончания короткие, сильно ветвятся и не имеют характерного расположения в виде «елочки», грибной чехол значительной толщины (20—25 мк), сеть Гартига достигает центрального цилиндра.

Следовательно, у ели на субстратах бедных и влажных, со слабым разложением органических остатков (сфагновое болото), а также бедных и сухих (песчаные почвы) рост в длину микоризных корней сильно ограничен, а поверхностный грибной чехол и внутренняя грибная инфекция наиболее сильно развиты.

Береза пушистая (*Betula pubescens* Ehrh.) и **береза карликовая** (*Betula nana* L.). Оба эти вида имеют эктоэндоотрофную микоризу и очень сходны в отношении морфологического и анатомического строения микоризных окончаний.

В условиях сухих слабогумусированных субстратов (приозерные пески, прибрежная песчаная осыпь) микоризные окончания многократно ветвятся и имеют равномерную толщину (рис. 2, 1 и 2). В условиях большого содержания слабо разложившихся органических веществ в почве и при повышенном увлажнении (сфагновое болото, мочажина, иногда в трещинах скал) микоризные окончания не ветвятся, булабовидно утолщаются (рис. 2, 3—5). Булабовидные утолщения корней являются результатом

сильного увеличения наружного слоя клеток коры в радиальном направлении. В этих «радиальных» клетках отмечено наличие сети Гартига и внутриклеточных ги́ф (рис. 3). Иногда при очень влажном местообитании радиальные клетки заполнены дубильными веществами.

В условиях недостатка влаги в почве грибной чехол толще и состоит из рыхло расположенных ги́ф. Внутренняя грибная инфекция распространяется иногда по всей коре. На умеренно увлажненных почвах поверхностный грибной чехол более тонкий и плотный. Внутриклеточный мицелий и сеть Гартига имеются только в наружных клетках коры.

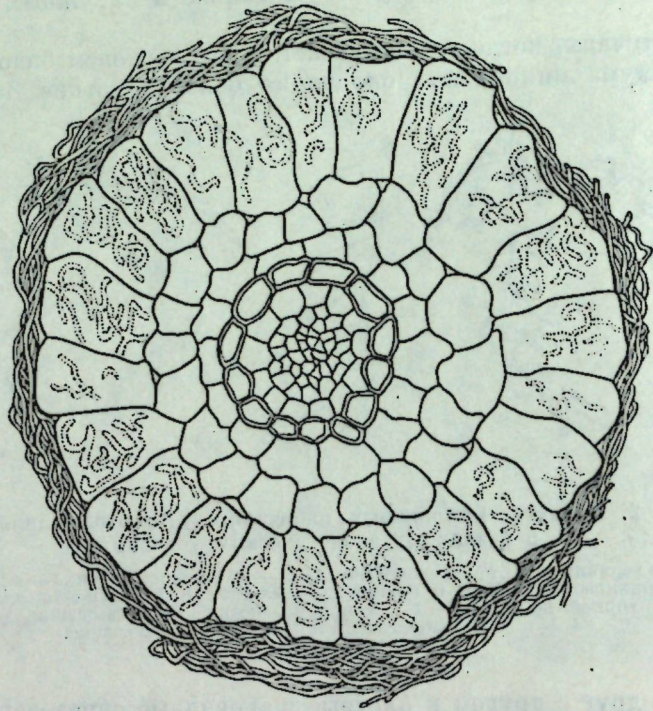


Рис. 3. Поперечный срез булавовидно утолщенного микоризного окончания березы пушистой. Корни собраны в сосняке сфагновом.

Сем. и в о в ы е (*Salicaceae*). Были исследованы три вида ивы. Характерный поверхностный грибной чехол на всасывающих корнях, а также сеть Гартига нам удалось обнаружить только у одной формы, видовая принадлежность которой не установлена. У ивы пепельной (*S. cinerea* L.) и ивы лапландской (*S. lapponum* L.) микориза не обнаружена.

О с и н а (*Populus tremula* L.). Всасывающие корни имеют морфологию, характерную для микоризных окончаний. Они укорочены, на концах притуплены и вильчато разветвлены, с поверхности покрыты плотным грибным чехлом. Иногда можно наблюдать сеть Гартига.

Т о л о к н я н к и (*Arctostaphylos ova-ursi* Spr. и *Arctous alpina* L.). Принадлежат к семейству вересковых. По литературным данным, представители семейства вересковых имеют эндотрофную микоризу. Виды толокнянки, по нашим данным, являются исключением и имеют характерную эктоэндотрофную микоризу.

Толокнянка альпийская — растение, свойственное области тундр. В нашей республике она встречается в северных районах на обнажениях коренных пород; укореняется в трещинах скал, заполненных полуразложившимися растительными остатками, перемешанными с продуктами

выветривания горной породы. На опробковевших темных боковых корнях находятся несколько утолщенные, притупленные на концах микоризные окончания. Последние покрыты грибным чехлом толщиной 18–22 мк

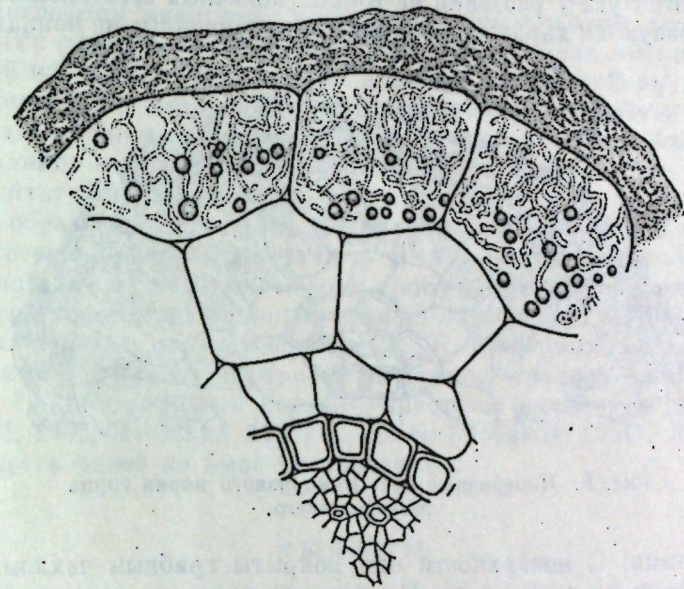


Рис. 4. Поперечный срез микоризного окончания толокнянки альпийской.

псевдопаренхиматического строения, состоящим из сильно переплетенных и ослизненных ги́ф. Клетки наружного слоя коры крупные, заполнены ги́фами. Иногда в этих же клетках можно видеть крупные капли дубильных веществ (рис. 4).

Толокнянка лекарственная встречается преимущественно на осветленных местах, вырубках на месте сосняка лишайникового. Корни распространяются в горизонте Б и имеют строение, характерное для микоризных окончаний. Они укорочены, утолщены и покрыты поверхностным грибным чехлом. В клетках наружного слоя коры ги́фы образуют вокруг ядра плотные клубки и нередко заполняют всю полость клетки (рис. 5). У этого же вида, собранного с передуваемых песков, отмечено большое количество микоризных окончаний. Ги́фы проникают не только в наружные, но и во внутренние слои клеток.

Сем. г р е ч и н н ы е (*Polygonaceae*). Травянистые растения, как правило, имеют эндотрофную микоризу. Только у двух травянистых растений из этого семейства нами обнаружена характерная эктоэндотроф-

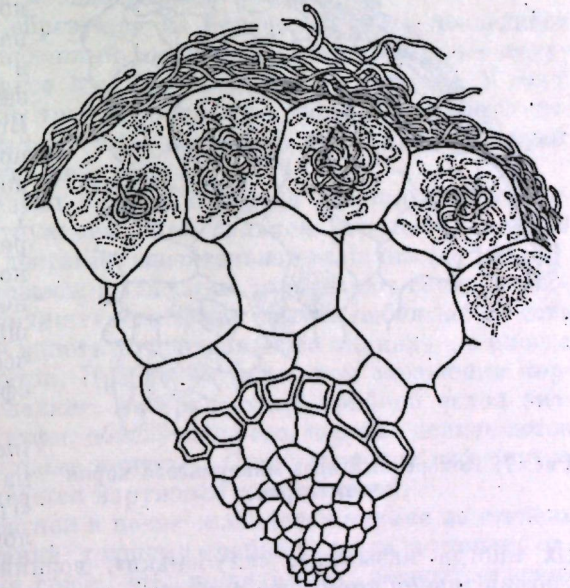


Рис. 5. Поперечный срез микоризного окончания толокнянки лекарственной. Корни собраны в подзолистом горизонте сосняка лишайникового.

ная микориза. У вида *Polygonum amphybium* L., принадлежащего к этому же семейству, но обитающего в воде, микориза не обнаружена. Горец живородящий (*Polygonum viviparum* L.). В условиях суходольного луга у растения на тонких конечных ответвлениях боковых корней образуются характерные темные притупленные на концах микориз-

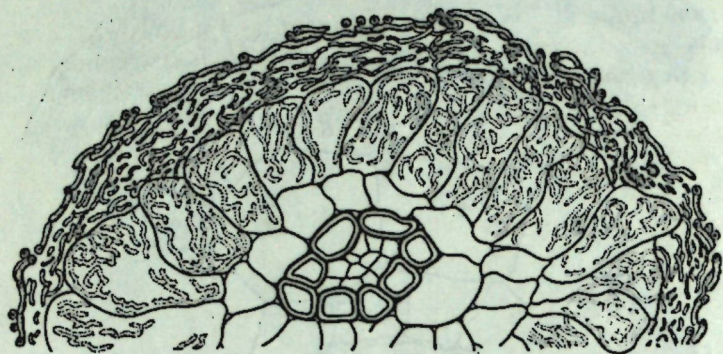


Рис. 6. Поперечный срез микоризного корня горца живородящего.

ные окончания. С поверхности они покрыты грибным чехлом, который иногда состоит из двух слоев. Внутренняя часть его состоит из светлых сильно переплетенных гиф, которые снаружи оплетены темными толстыми

гифами. Вследствие этого микоризные окончания приобретают темную окраску. Кора корня двухслойная. Клетки наружного слоя коры вытянуты в радиальном направлении и заполнены гифами (рис. 6). Большое количество поверхностных гиф и большая толщина грибного чехла отмечена у растений, растущих на умеренно увлажненном суходольном лугу. На сильно увлажненном заболоченном лугу уменьшается толщина чехла и количество поверхностных ризосферных гиф.

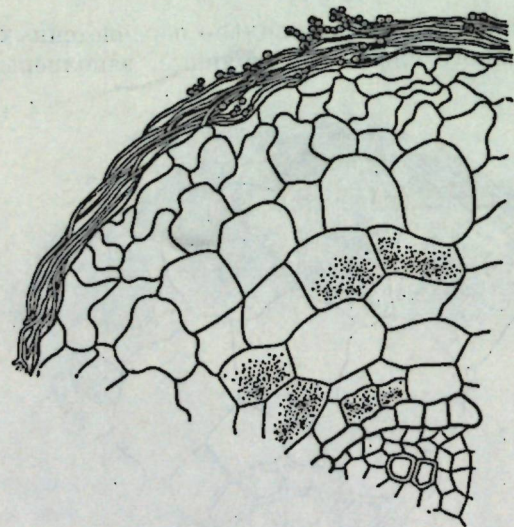


Рис. 7. Поперечный срез микоризного корня ольхи серой.

Ольха серая (*Alnus incana* Mch.). Известно, что на корнях ольхи образуются «гроздевидные» или «коралловидные» наросты, или, как

их иногда называют, «клубеньки», возникающие в результате гипертрофии тканей корня под влиянием жизнедеятельности актиномицета, поселяющегося на нем. Помимо таких образований, мы обнаружили у ольхи характерную эктотрофную микоризу. Микоризные окончания одиночные, реже разветвленные, расположены на концах очень тонких ответвлений корней. С поверхности такие окончания покрыты грибным чехлом. Сеть Гартига обнаружить не удалось (рис. 7). «Клубеньки» же располагаются на более толстых корнях в основании ответвлений боковых корней. На тонких корнях клубеньки не встречаются.

У некоторых растений эктотрофная микориза обнаружена нами одновременно с характерной эндотрофной микоризой (рябина, малина, можжевельник). У таких растений в одних экологических условиях встречается эндотрофная микориза. Морфологическое строение всасывающих корней в этих случаях не изменяется. Они обладают равномерной длиной и толщиной и большей частью имеют корневые волоски. В других экологических условиях у этого же растения образуется эктотрофная микориза. Всасывающие корни приобретают морфологию, характерную для микоризных окончаний: они укорочены, на концах полусферически округлены и иногда дихотомически ветвятся.

Грибы, образующие эти два типа микоризы, принадлежат к различным систематическим группам. Очевидно, у этих растений нет строго избирательной способности по отношению к грибу-симбионту, поэтому образование того или иного типа микоризы зависит от того, какой гриб-микоризообразователь есть в окружающей среде. В некоторых местообитаниях у этих растений отмечены эндотрофная и эктоэндотрофная микоризы одновременно. По литературным данным, микоризы имеются у можжевельника (Stahl, 1900; Ячевский, 1933) и рябины (Лобанов, 1951). Для малины микотрофность ранее не была установлена.

ВЫВОДЫ

1. Ектотрофная микориза в растительном покрове Карелии распространена значительно меньше, нежели эндотрофная, преимущественно у древесных. У трав и кустарничков эктотрофная микориза отмечена лишь у единичных видов (толокнянки, гречишники). Кустарникам свойственна как эктотрофная, так и эндотрофная микориза.

2. Ектотрофная микориза образуется на боковых корнях последнего порядка, которые имеют ограниченный рост в длину, притупленные полусферические концы, равномерное или булабовидное утолщение. У всех растений (деревья, кустарники, травы) корни, на которых образуется эктотрофная микориза, в результате дихотомического ветвления образуют вильчатую или коралловидную микоризу.

3. На поверхности микоризных окончаний всегда имеется грибной чехол различной толщины и структуры. При сильном заражении корней поверхностный грибной чехол достигает значительной толщины (до 100 мк), а слагающие его гифы расположены рыхло и не утрачивают своих первоначальных контуров. При наличии такого чехла обычно наблюдается сеть Гартига, распространяющаяся вплоть до центрального цилиндра, а иногда гифы проникают и внутрь клеток. При более умеренном заражении корней микоризные окончания гладкие, поверхностный грибной чехол значительно тоньше и плотнее, а гифы, образующие его, нередко ослизняются и утрачивают свои первоначальные контуры. Проникновение гиф внутрь корня в этом случае ограничивается наружным слоем клеток.

4. Количество влаги и перегноя в почве оказывает влияние на степень ветвления микоризных окончаний, толщину грибного чехла и степень заражения тканей корня гифами гриба, что, по-видимому, зависит от соотношения активности обоих симбионтов, которая в свою очередь зависит от внешних условий.

На умеренно увлажненных, хорошо дренированных почвах, с толстым слоем значительно разложившихся органических веществ лесной подстилки (в сосняках-зеленомошниках, ельниках приручейных, на торфянисто-перегнойной массе в трещинах скал) микоризные окончания встречаются в умеренном количестве. Чаще они одиночные, иногда вильчато разветвлены. Поверхностный грибной чехол умеренной толщины, очень

плотный, часто псевдопаренхиматической структуры, состоит из ослизненных гиф. Внутренняя инфекция ограничена наружным слоем клеток.

На очень сухих и бедных органическими веществами почвах (песчаные почвы, примитивные почвы под лишайниковым покровом на скалах) отмечено сильное ветвление микоризных окончаний и очень ограниченный их рост в длину. Поверхностный чехол достигает значительной толщины и состоит из рыхло переплетенных гиф. Внутрь тканей гифы проникают обильно во все слои клеток, вплоть до центрального цилиндра.

В условиях торфянистых сильно увлажненных субстратов (сфагновые болота) в верхних слоях торфа корни сильно разветвлены и покрыты толстым грибным чехлом. В более глубоких слоях торфа ветвление корней очень слабое, микоризные окончания малочисленны, гифенный чехол очень тонкий; микориза слабо развита.

ЛИТЕРАТУРА

- Вильямс В. Р. (1947). Почвоведение с основами земледелия. Сельхозгиз, М.
Келди А. П. (1952). Микотрофия у растений. ИЛ, М.
Костычев П. А. (1898). Почва, ее обработка и удобрения. СПб.
Лобанов Н. В. (1951). Микотрофность главнейших древесных и кустарниковых пород в условиях европейской части СССР. Агробиол., 4.
Салеев Р. К. (1954). О влиянии временного застоя воды на микоризу сосны и ели в Охтенском лесхозе. Техн. информ. лесотехн. акад. им. Кирова по итогам научн.-исслед. работ 1953—1954 гг., 27.
Сычева З. Ф. (1955). Влияние условий среды на характер микоризы у некоторых травянистых растений. Тр. К.-Ф. фил. АН СССР, 3.
Ячевский А. А. (1933). Основы микологии. Сельхозгиз, М.—Л.
Asai T. (1934). Über das Vorkommen und Bedeutung der Wurzelpilze in den Landpflanzen. Japan J. Bot., 7.
Bjorkman E. (1942). Über die Bedeutung der Mykorrhizabildung die Kiefer und Fichte. Simb. Cot. Uppsal, 6.
Melin E. (1923). Ökologie der Mykorrhiza von *Pinus silvestris* L. und *Picea excelsa* L. Mycol. Untersuch. Ber. von R. Falch, 2.
Möller A. (1908). Über der Wurzelbildung der ein- und zweijährigen Kiefer im Mörkischensandboden. Zeitschr. für Forst- und Jagawesen, 35, 4.
Schlicht A. (1889). Über Verbreiten und Bedeutung der endotrophen Mykorrhiza. Landwirtschaft, Jahrb. von Thiel, 4.
Sthal E. (1900). Der Sinn Mykorrhizenbildung. Jahrbuch f. wissenschaft. Bot., 34.

Ю. В. ТИТОВ

ПРИБОР ДЛЯ СБОРА КОРНЕВЫХ ВЫДЕЛЕНИЙ

Процесс выделения веществ корнями растений в настоящее время вызывает особенный интерес в связи с проблемами аллелопатии. Однако он почти не изучен. И это прежде всего объясняется тем, что совершенно недостаточно разработаны методы изучения выделительной деятельности корней и сбора корневых выделений.

Среди методических работ, посвященных этому вопросу, наиболее интересны две. В первой из них (Lakshminarayana, 1956) автор предлагает прибор для сбора корневых выделений травянистых растений при длительном выращивании их в песчаных культурах без нарушения корневых систем. Ценностью конструкции является оригинальное приспособление для нижнего полива растений. К недостаткам ее следует отнести отсутствие стерильности, применение химически нестойких деталей и невозможность регулирования условий питания.

В другой работе (Bhuvaneswari a. Sulochana, 1955) прибор выполнен полностью из стекла. Прирек и обеспечивает стерильность растений. Но, к сожалению, эта конструкция не рассчитана на длительное выращивание растений, в ней также нельзя изменять и регулировать условия корневого питания.

Прибор для изучения выделительной деятельности корней и сбора корневых выделений должен обеспечивать нормальное развитие растений, стерильность их в течение опыта, позволять регулировать условия питания, а также иметь простое и надежное приспособление для сбора выделений корней.

В настоящей статье предлагается прибор, при конструировании которого была сделана попытка учесть эти требования.

Прибор выполнен из стекла и состоит из трех частей (рис. 1 и 2).

Первая основная часть содержит цилиндрический стакан (1), в нижней части переходящий через конус в трубку, и сборник (2). Стакан предназначен для выращивания растений и перед работой набивается кварцевым песком. Сборник является составной частью системы для промывания песка и сбора корневых выделений. С помощью сборника можно получать высоко концентрированный раствор корневых выделений путем многократного промывания песка одним и тем же количеством питательного раствора или воды. От него отходят три трубки. Одна из верхних трубок предназначена для введения в сборник растворов или воды, другая — для нагнетания и откачивания воздуха. Через нижнюю трубку с краном отводятся корневые выделения из сборника в приемную колбу.

Вторая часть (3) представляет собой сферическую камеру, выполненную из тонкого стекла. Она имеет два тубуса в виде шариков и служит для изоляции надземной части сеянцев. Воздух, поступающий в камеру, очищается ватными пробками в тубусах. При длительном выращивании растений на один из тубусов может быть надет резиновая груша для периодического

продувания камеры. Камера закрепляется на стакане с помощью ваты.

Третья часть прибора (4) служит для поддержания постоянного уровня питательного раствора в стакане. Она представляет собой устройство постоянного уровня, описанное Хьюиттом (1960) и несколько измененное в связи с необходимостью соблюдения стерильных условий. Перемещая в устройстве (4) по вертикали, можно менять высоту уровня питательного

раствора АА в стакане. Устройство можно исключить из прибора при непродолжительном выращивании растений.

К работе прибор подготавливается следующим образом.

Стакан (1) последовательно заполняется стеклянной ватой и чистым кварцевым песком. Для того чтобы не занести в субстрат посторонние аминокислоты, эту операцию следует производить в резиновых перчатках. В коническую часть стакана отбирается песок с размером частиц 0.8—1.0 мм, а в цилиндрическую часть — 0.3—0.6 мм. При таком соотношении фракций песка достигается хороший капиллярный подъем раствора и более полное извлечение корневых выделений. Камера (5) закрепляется на стакане. Тубусы камеры и другие детали прибора, служащие для сообщения с воздухом, заполняются ватой. К прибору присоединяются колбы с раствором и водой и в таком виде его стерилизуют в автоклаве в течение 1—1.5 час. при температуре 120° и давлении 1 атм.

Затем в прибор производится посев семян. Мы использовали семена сосны. Они были предварительно простерилизованы бромной водой и вы-

держаны в течение нескольких дней на сусло-агаре в чашках Петри для проверки на стерильность. Для посева отбирались семена только из тех чашек, в которых не было очагов грибной инфекции. Посев производился обычным способом с помощью пинцета.

После посева семян освобождением зажимов а и б (рис. 2) в стакан вводится питательный раствор до уровня АА. Насыщение песка осуществляется за счет капиллярного подъема раствора.

Для того чтобы собрать корневые выделения, раствор из стакана и устройства постоянного уровня 4 через трехходовый кран сливается в сборник 2 до уровня ВВ. Объем жидкости от уровня ГГ до уровня ВВ должен быть немного больше величины общей порозкости субстрата в стакане. После наполнения сборника при помощи зажима а прекращается

дальнейшая подача раствора в прибор. Из сборника под давлением воздуха раствор подается в трубку 3, а оттуда самотеком через трехходовой кран в стакан до полного насыщения песка. Этим достигается постепенное увлажнение субстрата и предотвращается нарушение его структуры, которое обычно происходит при непосредственной подаче раствора из сборника в стакан. Затем раствор опять сливается в сборник. При этом для более полного извлечения раствора из песка из сборника откачивается воздух. Промывание песка повторяется несколько раз. После этого раствор сливается в приемную колбу. Сбор корневых выделений можно также осуществлять при помощи дистиллированной воды или другого желаемого раствора.

Испытания прибора проводились в течение двух с половиной месяцев. На протяжении всего срока семена сосны развивались нормально, и высота их к концу опыта достигала 5 см. В качестве питательного раствора применялся 0.2 н. раствор Прянишникова с добавлением солей бора и марганца.

В процессе испытания прибора было опробовано изменение условий аэрации, водоснабжения, а также вводились различные химические соединения, влияющие на процесс выделения корнями веществ.

В конце опыта была проведена проверка стерильности субстрата на сусло-агаре, которая показала отсутствие грибной инфекции. Приборы можно изготовлять различных размеров, что позволит менять количество растений, вводимых в опыт, продолжительность выращивания, а также увеличить ассортимент изучаемых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Хьюитт Э. (1960). Песчаные и водные культуры в изучении питания растений. ИЛ, М.
 Bhuvaneshwari K. and C. B. Sulochana. (1955). Assay of root exudates. Current Sci., 24, 11.
 Lakshminarayana K. (1956). An improved sand culture technique for the collection of root exudates. Naturwissensch., 43, 9.

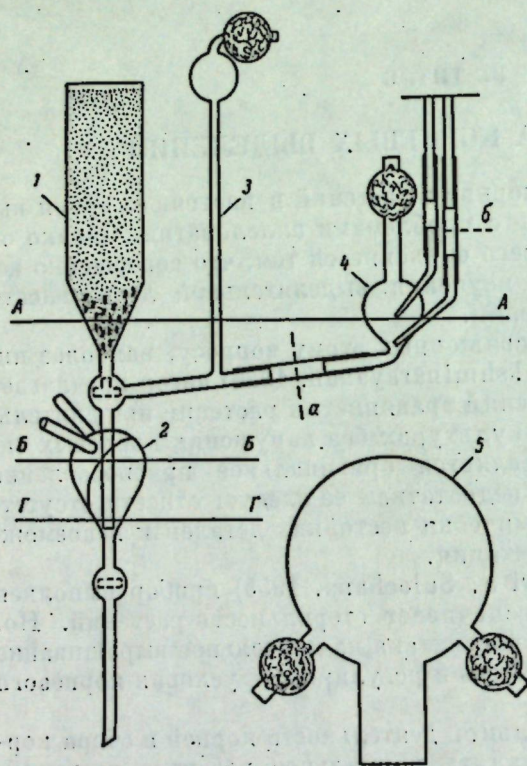


Рис. 1. Схема прибора для сбора корневых выделений.

1 — цилиндрический стакан; 2 — сборник; 3 — промежуточная трубка; 4 — устройство постоянного уровня (для большей наглядности запирающая и подводящая трубки устройства изображены на схеме в одной плоскости); 5 — сферическая камера (уменьшена в 1.5 раза). АА — уровень питательного раствора; ВВ и ГГ — уровни, определяющие максимальный объем жидкости для извлечения корневых выделений. а и б — зажимы.

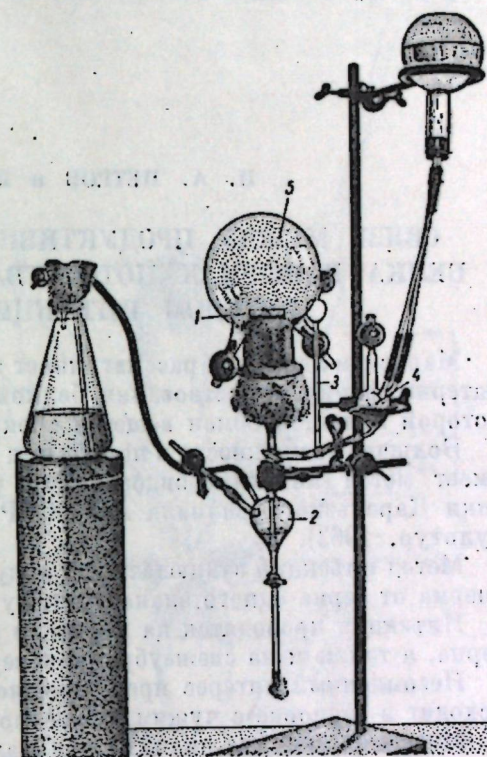


Рис. 2. Общий вид прибора для сбора корневых выделений.

Обозначения те же, что и на рис. 1.

И. А. ПЕТРОВ и И. И. БАРАНОВА

СВЯЗЬ МЕЖДУ ПРОДУКТИВНОСТЬЮ И СОДЕРЖАНИЕМ БЕЛКА В ФОРМАХ ПОТОМСТВА ПШЕНИЦ, ПОЛУЧАЕМЫХ МЕТОДОМ ИНЪЕКЦИЙ ЭНДОСПЕРМОВ

Марксизм-ленинизм рассматривает жизнь как особую форму движения материи, форму существования белковых тел, характерной особенностью которой является обмен веществ с окружающей природой.

Большие возможности в понимании процесса изменения обмена веществ имеет метод инъекций эндоспермов, разработанный Лабораторией генетики Карельского филиала АН СССР (см.: Вопросы генетики зерновых культур, 1963).

Метод инъекций заключается в искусственном введении вещества эндосперма от зерна одного злака другому в дозах от 0.2 до 5—7 мг.

Инъекции проводятся на корню, в фазу начальной молочной спелости зерна, а также и на свежесобранном зерне в той же фазе (рис. 1).

Несомненный интерес представляло решение вопроса о том, что происходит в зерновке с чужим инъецированным эндоспермом.

Микроскопические анализы показали, что уже через 5—8 дней после инъекции крахмальные зерна чужого эндосперма, например, овса в пшенице или пшеницы в овсе, ячмене и т. д. подвергаются гидролизу (рис. 2). Когда же зерна снимаются через 5—6 дней после инъекции, крахмальные зерна подвергаются гидролизу только при последующем посеве и прорастании, одновременно с гидролизом крахмала эндосперма материнской зерновки.

Принимая во внимание обязательность сопряженности биохимических реакций в обмене веществ, с достаточной уверенностью можно предполагать, что в обмен также включаются белки, жиры и другие вещества, находящиеся в инъецированном эндосперме.

Наиболее существенным является то, что при инъекции продукты гидролиза чужого инъецированного эндосперма идут на питание проростка, включаются в обмен веществ и вызывают изменения.

Методом инъекции выведено большое число новых внутривидовых, межвидовых и межродовых форм пшениц, ячменей и ржи. Анализ и оценка этих форм позволяет сделать определенные выводы, имеющие практическое и теоретическое значение.

В настоящем сообщении кратко остановимся на системе расположения форм в сложных потомствах и укажем вероятные причины, которые определяют эту систему.

Изменения от воздействия инъецируемого эндосперма, как правило, проявляются в F_2 , а в F_3 происходит расщепление (рис. 3).

Указанное время наступления изменений от инъекций иногда вызывает сомнения. Однако следует учитывать то, что когда проводятся инъекции, в зародыше зерновки уже в основном сформировались зачаточные органы

будущего растения. Хотя обмен веществ в растении в F_1 новый, но форма продолжает оставаться еще старой, почему изменения и появляются только в F_2 .

Внутривидовые изменения зерновых растений, происходящие от влияния чужих эндоспермов, проявляются, как отмечено выше, в F_2 . От посева зерна с измененных растений в F_3 происходят формообразования, которые или ограничиваются одной константной формой или дают сложные потомства в составе 2—4 или 8 форм-разновидностей.

Новые формы от внутривидовых инъекций имеют ярко выраженный гибридный характер и располагаются в стройную систему, определяемую вновь сложившимся обменом веществ. Примером внутривидовых формообразований может служить опыт, в котором в зерна озимой пшеницы Дюрабль был инъецирован эндосперм яровой пшеницы разновидности мильтурум.

В потомстве от инъекций появились четыре формы-разновидности, которые по продуктивности зерна и содержанию белка в нем располагаются в последовательности, указанной в табл. 1.

Из таблицы видно, что наиболее продуктивной по накоплению массы зерна является форма, проявляющая признаки отцовского сорта, а наименее продуктивной — форма с признаками материнского сорта.

Большой интерес представляют данные по белку. Оказывается, что чем выше содержание белка в форме потомства, тем она наиболее жизненна и продуктивна, и, наоборот, чем меньше белка, тем она и менее продуктивна.

В более редких случаях урожайность и белковость складываются по материнскому типу. Так, в опыте 34 в зерна яровой пшеницы Северная (разновидность мильтурум) был инъецирован эндосперм яровой пшеницы Иыгева Каука (разновидность лютеценс). Во втором поколении была отобрана пшеница с видимым изменением в сторону отцовской разновидности. При посеве зерна с измененной пшеницы в третьем поколении получены пшеницы разновидностей лютеценс и мильтурум. Каждая из этих разновидностей имеет по две формы, отображающие родителей.

Продуктивность и содержание белка у потомства пшениц 34 показаны в табл. 2.

Приведенные примеры согласуются с другими и могут служить своего рода эталонами для внутривидовых изменений.

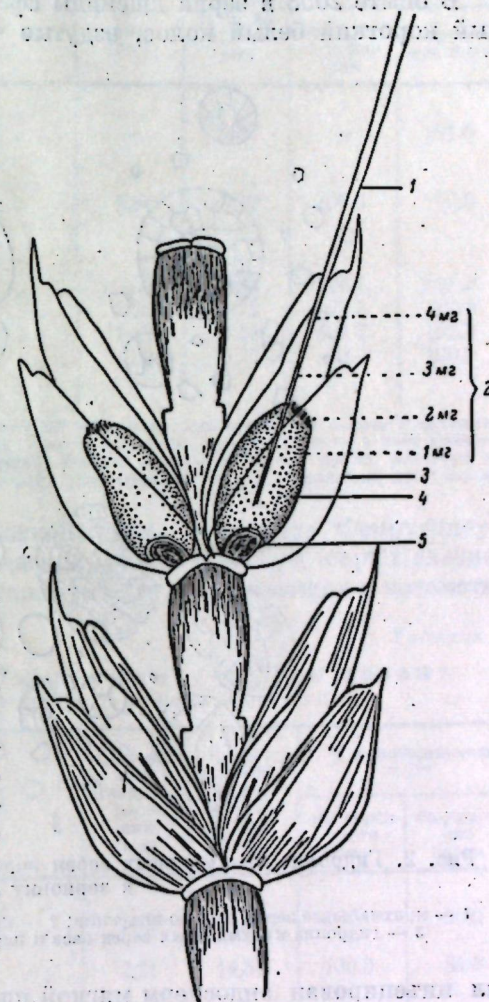


Рис. 1. Схема одного из вариантов инъекции эндосперма.

1 — стеклянная трубка-капилляр; 2 — шкала доз; 3 — чешуя; 4 — эндосперм; 5 — зародыш.

Формообразования от межвидовых инъекций, например пшениц, могут быть представлены формами-разновидностями обоих видов или формами-разновидностями только материнского или только отцовского вида. Во всех случаях при гибридологическом анализе можно видеть гибридный характер новых форм.

В опыте 2058 в зерна пшеницы сферококкум, которая имеет опушенный короткий белый колос, вздутые чешуи и шаровидное белое зерно,

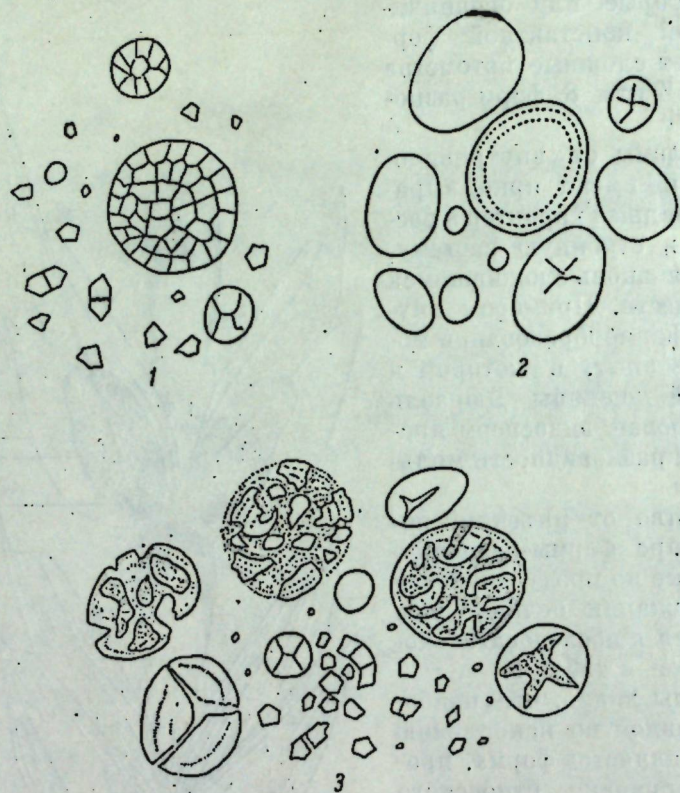


Рис. 2. Гидролиз крахмальных зерен эндосперма пшеницы, инъектированных в зерновку овса.

1 — крахмальные зерна овса до инъекции; 2 — крахмальные зерна пшеницы до инъекции; 3 — гидролиз крахмальных зерен овса и пшеницы на 7-й день после инъекции.

был инъектирован эндосперм мягкой пшеницы сорта Северная с красным неопушенным колосом и красным бочонковидным зерном.

Инъекция проведена в 1957 г. В 1959 г. в потомстве пшениц 2058 при колосковом посеве были получены растения, отражающие специфику обоих видов. В 1960 г. потомство пшениц 2058 было представлено четырьмя разновидностями пшеницы сферококкум — глобозум, спикатум, ротундатум и тумидум, и четырьмя разновидностями мягкой пшеницы — эритроспермум, лютесценс, гостинанум и велютинум.

Все новые формы пшениц сферококкум превосходят исходный материнский сорт по длине колоса, озерненности и весу зерна. Вегетационный период их сократился и стал равным вегетационному периоду отцовского сорта пшеницы Диамант. Разновидности мягких пшениц имеют показатели по крупности зерна, по высоте соломы и длине колоса на уровне отцовского сорта, но при этом все они имеют толщину стенки соломины и механической ткани на уровне сорта пшеницы сферококкум.

В ряде случаев при межвидовых инъекциях появляются новые формы, отображающие только разновидности материнского вида.

Таблица 1

Продуктивность и содержание белка у форм яровых пшениц Ф-10 и исходных сортов (в среднем за три года)

Исходные сорта и новые формы	Разновидность	Вес зерна 1 растения (в г)	Содержание белка (в % на сухой вес)	В % к отцовскому сорту	
				вес зерна 1 растения	содержание белка
Озимая пшеница Дюрабль (материнский сорт). Яровая пшеница Северная (отцовский сорт). Ф-10.	Эритроспермум	—	15.97	—	101.6
	Мильтурум	1.84	15.72	100.0	100.0
	Мильтурум	2.32	18.84	126.1	119.8
	Ферругинеум	2.22	17.74	120.6	112.8
	Лютесценс	1.89	16.18	102.7	102.9
	Эритроспермум	1.82	15.72	98.9	100.0

Примечание. Урожайность определялась на деленках питомника, где формы и исходные сорта выращивались при одинаковых условиях. Для определения продуктивности в учет включались растения всей деленки. Учитывался общий урожай зерна с деленки, число растений на деленке, продуктивная кустистость, вес 1000 зерен, озерненность колоса и колоска, вегетационный период и т. д.

Например, в опыте 214 к мягкой яровой пшенице Ферругинеум Н-13 был инъектирован эндосперм пшеницы вида тургидум (сорт Кахетинская ветвистая, разновидность плиннанум). От этой инъекции в потомство

Таблица 2

Продуктивность и содержание белка у форм яровых пшениц 34 и исходных яровых сортов

Исходные сорта и новые формы	Разновидность	Средний вес зерна 1 растения (в г)	Содержание белка (в % на сухой вес)	В % к материнскому сорту	
				вес зерен 1 растения	содержание белка
Диамант (материнский сорт). Иыгева Каука (отцовский сорт). Формы 34:	Мильтурум	1.80	16.92	100.0	100.0
	Лютесценс	2.21	14.35	130.0	84.8
	Мильтурум	2.39	17.64	132.7	104.3
	Лютесценс	1.98	13.05	110.0	77.1
	Мильтурум	1.61	12.48	88.9	73.7
	Мильтурум	1.61	12.48	88.9	73.7

получены 4 формы, которые входят в состав разновидностей мягкой пшеницы.

Продуктивность и содержание белка у исходных сортов и новых форм потомства пшениц 214 видны из табл. 3.

В другом варианте подобных инъекций, например в опыте 38 от инъекций к пшенице Северная разновидности мильтурум вещества эндосперма пшеницы Кахетинская ветвистая, получено не 4, а 8 форм-разновидностей, а именно: эритролеукон, эритроспермум, альборубрум, мильтурум, ферругинеум, альбидум, грекум и лютесценс (рис. 4).

При межвидовых инъекциях могут появиться формы, отражающие природу отцовского вида. В опыте 30 к озимой пшенице маха инъектировано вещество эндосперма яровой пшеницы Ийгева Каука. В потомстве получена новая форма, напоминающая пшеницу Ийгева Каука. В другом случае при инъекции к озимой пшенице маха эндосперма яровой пшеницы Ийгева Каука получена яровая остистая пшеница с квадратным колосом,

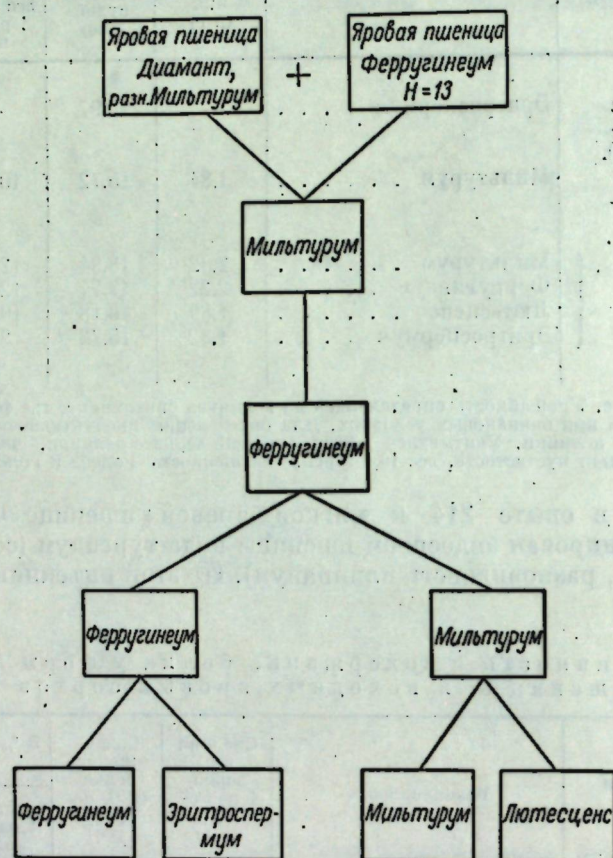


Рис. 3. Схема формообразования от инъекции к пшенице Диамант разновидности мильтурум эндосперма пшеницы Ферругинеум Н-13.

в которой отразилось гармоничное слияние свойств и признаков обеих пшениц.

Изучение внутривидовых и межвидовых потомств от инъекций дает основание высказать мнение о большой роли отцовского сорта.

И в межвидовых потомствах в ряде случаев формы-разновидности пшениц, отражающие природу материнского вида, представлены более слабыми растениями, а формы-разновидности отцовского вида — мощными и наиболее продуктивными.

Формообразование от межродовых инъекций ограничивается одной константной формой или появляется сложное потомство из 2—4 или 8 форм разновидностей, входящих в состав вида, к которому относится материнский сорт. Потомства от межродовых инъекций по морфологическим признакам не дают четкой картины гибридности, но и в этом случае можно видеть отдельные признаки, связанные с природой отцовского сорта, от которого брался эндосперм для инъекций, например почернение чешуй от действия эндосперма черного ячменя и черного овса, наличие мягких

Таблица 3
Продуктивность и содержание белка у форм пшениц 214 и исходных сортов (в среднем за три года)

Исходные сорта и новые формы	Разновидность	Средний вес зерен 1 растения (в г)	Содержание белка (в % на сухое вещество)	В % к материнскому сорту	
				вес зерен 1 растения	содержание белка
Яровая пшеница Ферругинеум Н — 13, (материнский сорт). Ветвистая пшеница Кахетинская (отцовский сорт).	Ферругинеум	1.88	17.37	100.0	100.0
	Плинианум	—	16.03	—	92.29
Яровые пшеницы 214.	Ферругинеум	2.41	18.75	128.2	107.95
	Лютесценс.	2.02	17.73	107.4	99.71
	Эритроспермум	1.90	16.05	101.1	98.16
	Мильтурум	1.78	14.86	94.6	85.55

чешуй, как у овса, изменения в анатомической структуре эндосперма, строении соломины, содержании белка и т. д. (рис. 5 и 6).

Формы-разновидности сложных потомств, возникающие в результате межродовых инъекций, также отличаются стройностью расположения и в своих сравнимых показателях отстоят на более или менее постоянные величины.

Сошлемся на некоторые примеры. В опыте 217 к яровой пшенице Ферругинеум Н-13 был инъектирован эндосперм ячменя разновидности тридакс и получено потомство в составе 4 разновидностей — ферругинеум, мильтурум, эритроспермум, лютесценс. Лучшей, наиболее продуктивной, в этом потомстве оказалась форма разновидности ферругинеум, следующее место заняла форма разновидности мильтурум, затем эритроспермум и лютесценс.

В опыте 2512 в зерна пшеницы Эритроспермум 341 был инъектирован эндосперм ячменя и в потомстве получены формы — эритроспермум, лютесценс, ферругинеум и мильтурум. Лучшей по продуктивности формой оказалась форма разновидности эритроспермум. И во всех других опытах в потомствах оказывалась лучшей формой та, которая отражала природу материнского сорта.

Было весьма важно выяснить, с чем связана система расположения форм в потомстве. С этой целью нами изучены многие потомства пшениц по продуктивности и содержанию белка. Обратимся к опыту 44, в котором к яровой пшенице Северная разновидности мильтурум инъектировано вещество эндосперма овса Золотой дождь. В F_2 среди безостых пшениц появилось некоторое число остистых пшениц. В потомстве от посева остистых пшениц в F_3 появились формы пшениц четырех разновидностей — мильтурум, ферругинеум, лютесценс и эритроспермум.

Показатели новых форм пшениц 44 в сравнении с исходными сортами по продуктивности и содержанию белка приведены в табл. 4.

Таким образом, и в межродовых потомствах соблюдается система расположения форм и зависимость расположения по продуктивности от величины содержания белка. В этих случаях чаще всего наиболее продуктивной и богатой по содержанию белка является форма, отражающая тип материнской разновидности.

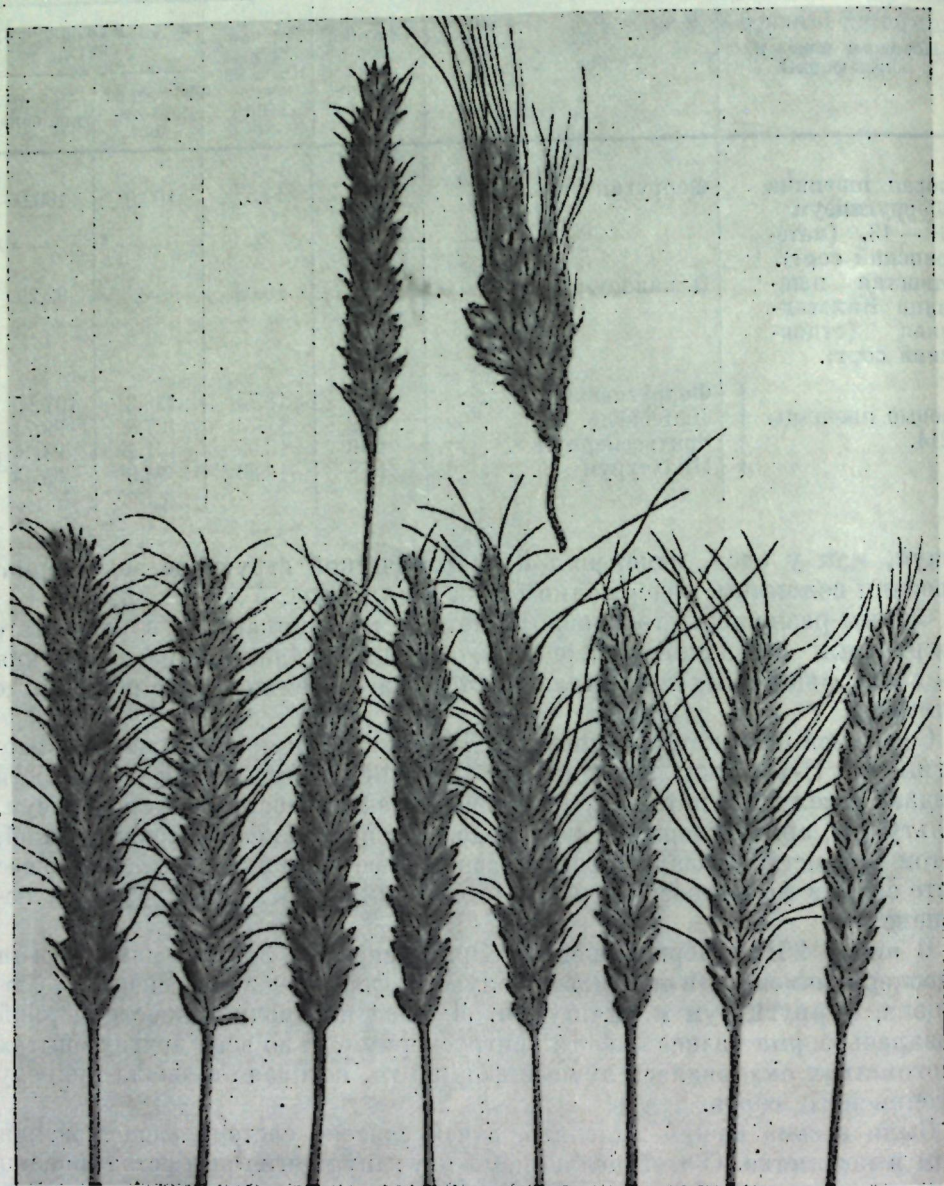


Рис. 4. Яровая пшеница 38.

Вверху — пшеница Диамант; разновидность мильтурум (материнский сорт) и пшеница Кахетинская ветвистая (отцовский сорт). Внизу — формы-разновидности пшеницы 38 (слева направо: эритролеу-кон, эритроспермум, альборубрум, мильтурум, ферругинеум, альбидум, грекум, лютеценс).

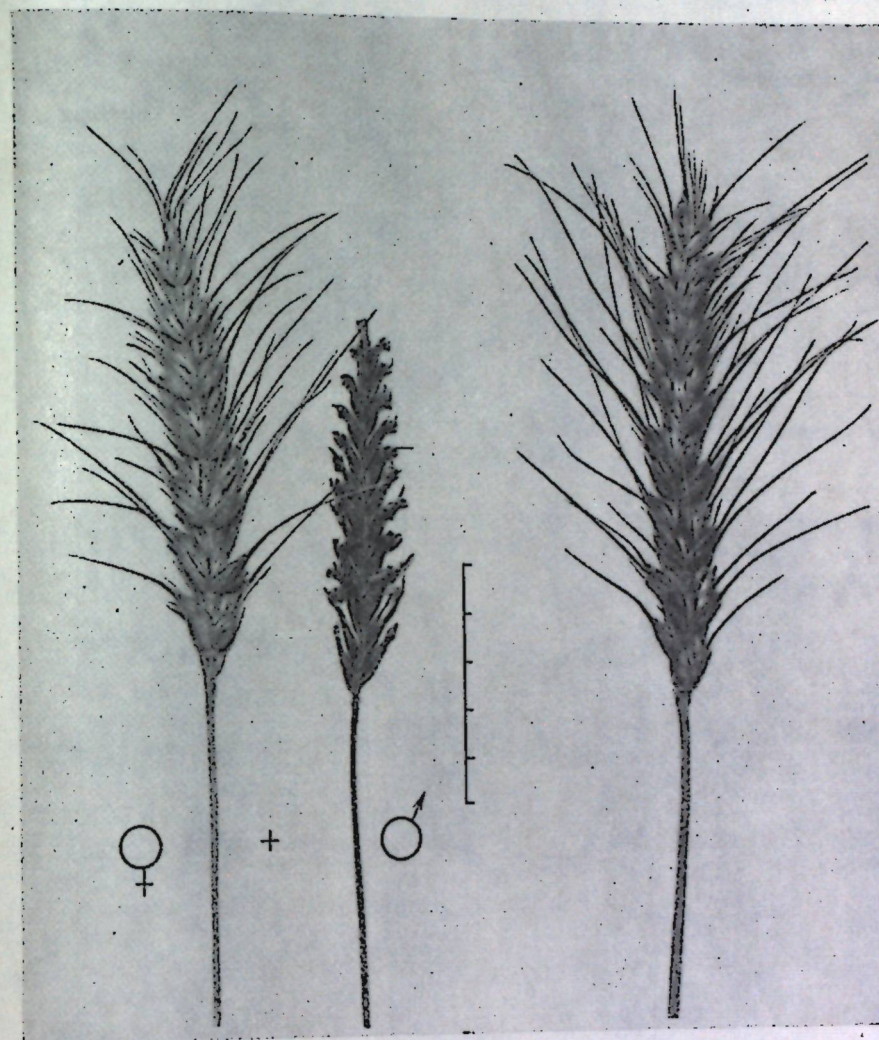


Рис. 5. Яровая пшеница Ферругиноум Н-13 (♀); черный ячмень (♂) и новая форма пшеницы 217 (с почернением).



Рис. 6. Озимая черная рожь.

Вверху — озимая рожь Витка (материнский сорт) и овес Осмо (отцовский сорт). Внизу — озимая черная рожь.

Таблица 4
Продуктивность и содержание белка у форм яровых пшениц 44 и исходных сортов (в среднем за три года)

Исходные сорта и новые формы	Разновидность	Средний вес зерен 1 растения (в г)	Содержание белка (в % на сухое вещество)	В % к материнскому сорту	
				вес зерна 1 растения	содержание белка
Яровая пшеница Северная (материнский сорт). Овес Золотой дождь (отцовский сорт).	Мильтурум	1.79	15.78	100.0	100.00
	Ауреа	—	12.87	—	81.56
Яровые пшеницы 44.	Мильтурум	2.34	17.89	130.7	113.37
	Ферругинеум	2.12	17.22	118.4	109.13
	Лютесценс	1.95	15.70	109.0	99.49
	Эритроспермум	1.80	16.16	100.5	102.41

Жизненность форм во внутривидовых и межродовых сложных потомствах обычно коррелирует с содержанием белка.

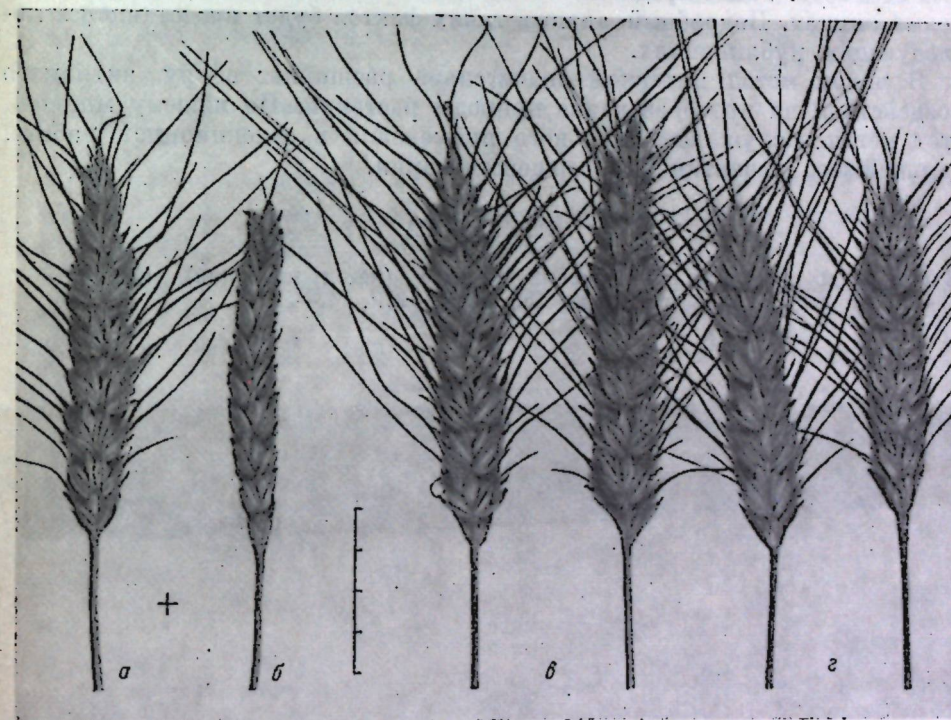


Рис. 7. Озимая пшеница 915.

а — яровая пшеница Ферругинеум Н-13 (материнский сорт); б — озимая пшеница Карельская безостая велютинум (отцовский сорт); в — озимая пшеница 915 разновидности гостинанум; г — озимая пшеница 915 разновидности эритроспермум.

Эта корреляция позволяет при подборе соответствующих пар и учете установленных закономерностей расположения форм в сложных потомствах регулировать в заданном направлении содержание белка и произ-

водить отбор из потомства самой жизненной, продуктивной формы с наибольшим содержанием белка.

Обмен веществ определяет основные свойства и качества растений, в частности яркость их или оземность.

Изменяя в этом направлении обмен веществ путем инъекции эндоспермов озимых пшениц к яровым и яровых к озимым, можно превращать яровые пшеницы в озимые и озимые в яровые с приданием им устойчивой наследственности.

Превращение яровых в озимые и озимых в яровые методом инъекций не связано с получением неизменного потомства и подчиняется таким же закономерностям, как и получение новых форм яровых или озимых растений (рис. 7).

Практическое значение по регулированию яркости-озимости общеизвестно. Представляется возможность более успешно продвигать южные культуры в северные зоны.

Выводимые методом интвенции новые формы зерновых растений, как показывают результаты стационарного испытания, обладают, как правило, более высокой урожайностью, поспевают в более ранние сроки и менее поражаются болезнями.

В настоящее время уже можно высказать предположение, что метод инъекций позволяет преодолевать «нескрещиваемость» не только между родами и трибами семейства злаковых, но и между представителями отдельных семейств. Такое предположение основывается на лабораторных и полевых опытах. Подробный анализ таких фактов будет представлен в последующих публикациях.

В целом метод инъекций значительно расширяет сферу активного воздействия на преобразование природы растений. По нашему мнению, этот метод заслуживает широкого применения в селекционной работе, дальнейшего развития и совершенствования.

ЛИТЕРАТУРА

Вопросы генетики зерновых культур (метод инъекции). (1963).
Отв. ред. В. Г. Александров. Изд. АН СССР, М.—Л.

СОДЕРЖАНИЕ

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
8	10 снизу	T_1	R_1
8	9 »	R_1	T_1
21	5 сверху	Изл.	Изв.
64	5 снизу	(Гуща,	(Гуща,
66	28 сверху	Гуща	Гуща
66	2 снизу	Stoffwechsel-physiologie	Stoffwechsel-physiologie
76	17 сверху	и листьях	в листьях
105	20 снизу	20 VII, ячмень с под- сеюм трав — 4 VII,	20 V, ячмень с под- сеюм трав 4 VI,

водить отбор из потомства самой жизненной, продуктивной формы с наибольшим содержанием белка.

Обмен веществ определяет основные свойства и качества растений, в частности яровость их или озимость.

Изменяя в этом направлении обмен веществ путем инъекции эндоспермов озимых пшениц к яровым и яровых к озимым, можно превращать яровые пшеницы в озимые и озимые в яровые с приданием им устойчивой наследственности.

Превращение яровых в озимые и озимых в яровые методом инъекций не связано с получением неизменного потомства и подчиняется таким же закономерностям, как и получение новых форм яровых или озимых растений (рис. 7).

Практическое значение по регулированию яровости-озимости общеизвестно. Представляется возможность более успешно продвигать южные культуры в северные зоны.

Выводимые методом инъекции новые формы зерновых растений, как показывают результаты стационарного испытания, обладают, как правило,

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие	3
В. П. Дадыкин, Б. Н. Грушевский, Р. П. Иванова и Е. В. Потаевич. Внешние условия и энергетика растений	4
Е. А. Акулова. О динамике поглощения лучистой энергии листьями некоторых растений в течение светового дня	24
Л. М. Закман. О зависимости фотосинтеза растений от доз удобрений в условиях Крайнего Севера	34
С. Н. Дроздов, Ю. Е. Новицкая, А. А. Комулайнен, З. Ф. Сычева, Т. А. Барская и Л. А. Перминова. Влияние заморозков на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы	42
С. Н. Дроздов, А. А. Комулайнен и Л. А. Перминова. Устойчивость яровой пшеницы против заморозков	52
С. Н. Дроздов, А. А. Комулайнен и Л. А. Перминова. Устойчивость картофеля против заморозков и возможные пути повы- шения ее с помощью минеральных удобрений	59
З. Ф. Сычева и З. А. Быстрова. Влияние температуры почвы на содержание форм фосфорных соединений в растениях	67
Т. А. Барская и Н. П. Будыкина. Влияние температуры почвы на интенсивность дыхания корней и отток углеводов	78
Ю. Е. Новицкая, Л. А. Перминова и Р. И. Волкова. Влия- ние влажности почвы и удобрений на урожай и некоторые физиологи- ческие показатели сахарной свеклы	87
М. П. Миронова и Л. Д. Музалова. Влияние микроэлементов на некоторые физиологические процессы и урожайность клевера красного	98
И. В. Ильина. Отзывчивость некоторых сельскохозяйственных культур на глубокую обработку почв Карелии	103
Р. К. Салеев. О микотрофном питании древесных растений	110
Р. К. Салеев. О строении корневых окончаний и формировании микориз у лиственницы (<i>Larix Sukaczewii</i> Dyl.)	124
З. Ф. Сычева. Влияние условий местообитания на характер эктотрофной микоризы у некоторых растений	138
Ю. В. Титов. Прибор для сбора корневых выделений	147
И. А. Петров и И. И. Баранова. Связь между продуктивностью и содержанием белка в формах потомства пшениц, получаемых методом инъекций эндоспермов	150