

ПОЛ  
У РАСТЕНИЙ  
И ГЕТЕРОЗИС

Министерство высшего и среднего специального образования  
Латвийской ССР

Латвийский ордена Трудового Красного Знамени  
государственный университет имени Петра Стучки

Проблемная лаборатория физиологии развития растений

ПОЛ У РАСТЕНИЙ И ГЕТЕРОВИС

Межвузовский сборник научных трудов



Латвийский государственный университет им. П.Стучки  
Рига 1979

В сборнике обобщены результаты научно-исследовательской работы по экспериментальному изменению кола у растений, по изучению физиолого-биохимических особенностей растений со сдвигами их секоуализации. Экспериментальные данные получены в проблемной лаборатории физиологии развития растений и на кафедре физиологии растений и микробиологии ЛГУ им. П. Стучки.

Сборник можно рекомендовать студентам, аспирантам, а также биологам, агрономам, педагогам и другим специалистам, которые интересуются жизнью растений.

Редакционная коллегия:

канд. биол. наук Р. Я. Кондратович (отв. ред.),

д-р биол. наук Х. А. Мауриня,

канд. биол. наук Э. В. Думпе.

Печатается по решению редакционно-издательского совета ЛГУ им. П. Стучки от 29 июня 1979 года.

Latvian University  
BIBLIOTEKA

Latvian University

АБЕЛЕ А.Э., МАУРИНА Х.А.,

НЕОБХОДИМОСТЬ И СЛУЧАЙНОСТЬ В ПОЗНАНИИ  
ГЕТЕРОВИСА

Взаимоотношения объективных условий и сознательной деятельности людей познается при помощи категории материалистической диалектики свобода и необходимость. В объективных условиях с помощью категории "необходимость" можно выделить существенное, закономерное, которое неизбежно осуществится. Под "необходимостью" в марксистско-ленинской философии понимается то, что вытекает из сущности вещей, существенных связей и что закономерно образуется в процессе развития. Необходимость проявляется только через случайность. Для каждой необходимости существует возможность проявиться в неограниченном количестве случайностей, но в зависимости от данных условий необходимость реализуется только в одной случайности.

Свобода, с точки зрения марксистско-ленинской философии, является познанный необходимостью. Практическая деятельность людей в соответствии с объективной необходимостью и есть подлинная свобода. Так называемая "свободная воля", игнорируя объективные законы, всегда находится в плену "слепой необходимости". В.И. Ленин пишет: "... пока мы не знаем закона природы, он существую и действуя помимо, вне нашего познания, делает нас рабами "слепой необходимости" /1, с.177/. Понятие свободы включает научно-обоснованную деятельность человека в соответствии с объективной необходимостью. Ф.Энгельс пишет: "Не в воображаемой независимости от законов природы заключается свобода, а в познании этих законов и в основанной на этом знании возможности планомерно заставить законы природы действовать для определенных целей... Свобода воли означает, следовательно, не что иное, как способность принимать решения со знанием дела" /2, с.116/.

Науке необходимо познать причины случайностей, так как случайность нельзя уничтожить, но можно изменить условия, с тем чтобы случайность реализовалась в желаемую необходимость.

Необходимость размножения организмов вытекает из объективных законов развития природы. Эта необходимость является сущностью существования и развития любого вида (таков биологический закон) во взаимодействии со всеми внутренними и внешними связями, с нормальными условиями. Но для проявления этой необходимости нужны соответствующие условия. Поэтому формы необходимости могут быть неограниченно многообразные случайности. Основой необходимости является закон, основой случайности - взаимодействие закона со всеми внутренними и внешними условиями. Решающая сторона необходимости - сущность вещей, решающая сторона случайности - условия, в которых эта необходимость совершается. Через процесс отражения все внутренние и внешние связи обуславливают одна другую и составляют единство. Поэтому необходимость проявляется только как главная тенденция. Случайность - результат взаимодействия всех связей и одновременно - проявление необходимости. Это взаимодействие в каждый отдельный момент - иное, поэтому и проявление необходимости в каждый момент - иное. Проявления необходимости каждый раз является случайностью.

Особенно ярко это наблюдается в биологии давно установленном и в практике широко используемом, но до сих пор недостаточно познанном явлении гетерозиса. В растительном мире наиболее прогрессивной формой является оплодотворение с предшествующим перекрестным опылением.

Около 200 лет тому назад (1772 г.) адъюнкт Российской Академии наук И. Кельретер /З/ отметил преимущество первого поколения, полученного после перекрестного опыления сортов табака по сравнению с родительскими растениями, полученными путем самоопыления. Он описал явление гибридной си-

лы и предсказал возможность ее практического использования. О полезности перекрестного опыления писал также Ч. Дарвин [4]. Он указал, что основой полезного эффекта является не скрещивание само по себе, а то обстоятельство, что скрещиваемые особи развивались в разных условиях существования. Диалектическая концепция развития утверждает, что первопричина развития - самодвижение, т. е. борьба двух противоположностей имеется в самих вещах, явлениях, процессах. В. И. Ленин писал: "Условие познания всех процессов мира в их "самодвижении", в их спонтанном развитии, в их живой жизни, есть познание их, как единство противоположностей. Развитие есть "борьба" противоположностей" [5, с. 358]. Это сформулированное Лениным определение процесса развития находит свое решение в генеративном развитии организмов.

В процессе оплодотворения должны встречаться две противоположности в виде гамет мужского и женского пола. Их слияние может быть более или менее удачным. Более удачным оно бывает в тех случаях, когда обе гаметы обладают высокой комбинационной способностью. Комбинационная способность в большой степени зависит от генотипа родительских растений. Но, как это отметил уже Ч. Дарвин, большое значение в этом имеют также условия внешней среды. По его мнению, разнородность половых элементов, их отличие, возникшее под влиянием условий жизни, является причиной полезного эффекта. Хотя с точки зрения диалектического материализма, главная роль в развитии принадлежит внутренним противоречиям, так как развитие вещам, явлениям, процессам не сообщается какими-то силами извне, а представляет собой "самодвижение", "саморазвитие". Тем не менее необходимо признать и роль внешних факторов, вызывающих внутренние градиенты необходимых движущих противоречий для процесса развития. Но внешние факторы на развитие вещей, явления, процессов действуют только через призму внутренних противоречий.

В познании явления гетерозиса в первую очередь обращалось внимание именно на значение внутренних противоречий. Путем многолетнего искусственного самоопыления (ия-

бридинга) создавались генетически выравненные стабильные в разных условиях произрастания самоопыленных линий кукурузы.

Эмпирическое комбинирование компонентов скрещивания помогло найти такие пары родительских линий, потомство которых отличалось очень высокой продуктивностью. Это явление в 1914 г. Дж.Шеллом /6/ было названо гетерозисом. Под концепцией гетерозиса он подразумевал специфический результат генетической разнозначности соединяющихся родительских гамет, выражающийся в увеличенном размере, плодовитости, скорости развития, устойчивости к болезням и повреждениям насекомыми, или к различным неблагоприятным климатическим условиям - всем, чем отличаются гибридные формы от соответствующих инбредных (самоопыленных).

В настоящее время в литературе встречается несколько гипотез, пытавшихся объяснить явление гетерозиса. Все генетические гипотезы более или менее справляются с объяснением отдельных случаев положительного гетерозиса, однако в литературе нередко встречаются данные и об отрицательном гетерозисе (депрессии), особенно при реципрокных (обратных) скрещиваниях.

Гетерозис требует объединения физиологически различных, но взаимодополняющих наследственных систем /7/. Такие различия могут возникать в том случае, когда виды, расы и популяции эволюционируют на базе разных наследственных систем, но в сходных условиях среды, или наоборот - особи, имеющие одинаковую наследственную систему, но развивающиеся в разных условиях и поэтому имеющие различные физиологические особенности. Влияние условий произрастания находит отражение в физиологических процессах растительного организма, т.к. растения обладают раздражимостью - конкретным проявлением отражения - общего свойства любого вида материи. Раздражимость живых организмов - это их свойство отвечать на внешние раздражители, которыми могут быть разнообразные факторы внешней среды, движением органов или всего организ-

ма или чаще всего изменением интенсивности тех или иных физиологических процессов. А изменение интенсивности и характера физиологических процессов влечет за собой изменение свойств всего организма.

У живых организмов как саморегулирующихся систем механизм отражения создан по принципу обратных связей так, чтобы эффект реакции соответствовал потребностям организма, т.е. раздражимость есть средство управления, приспособления и поведения.

Явление гетерозиса было обнаружено в первом поколении случайной, но удачно подобранной пары самоопыленных линий кукурузы. По-видимому на протяжении жизни нескольких поколений у растений самоопыленных линий вырабатывается выравненная и прочная система регуляции генов. Для того, чтобы нарушить в самоопыленных линиях эту прочную систему репрессий и индукции генов необходимы, по-видимому, внутренние факторы. При скрещивании одной самоопыленной линии с другой, которая по механизму регуляции генов подходит к первой как ключ к замку, в потомстве возникает новая система регуляторов генов, при которой физиологические свойства растений гибрида первого поколения могут проявляться полнее, обеспечивая ему ценные качества.

Растения с такими отрегулированными системами блокирования и деблокирования генов практически нужны только в одном поколении - для использования их при скрещивании. Выведение же самоопыленных линий возможно только на протяжении нескольких поколений и является очень трудоемким. Не менее трудоемким делом является проверка многих тысяч выведенных самоопыленных линий на их комбинационную способность, нахождение наиболее удачных пар для скрещивания, т.е. процесс, в котором случайность переходит в другую категорию - свободу и может быть использована для решения необходимости в наиболее выгодной для человека форме. Свобода в данном случае играет и другую, не менее важную роль - она открывает путь для изучения сущности этого явления.



Исследования ряда авторов показали, что по ряду физиолого-биохимических показателей самоопыленные линии кукурузы напоминают растения со сдвигами сексуализации, которые впоследствии были названы фенкопиями самоопыленных линий /10/. И вот возник вопрос: нельзя ли самоопыленные линии подменить фенкопиями? И тем самым совершить новый, ранее в науке и в практике не известный шаг, при котором гетерозис из случайности превращается в необходимость и в свободу. Таинственная комбинационная способность самоопыленных линий, в результате которой получаются гетерозисные гибриды при выявлении их физиолого-биохимических особенностей при вскрытии их биологической природы из "вещи в себе" превращается в "вещь для нас".

Физиологическими фенкопиями называют измененные формы растений, которые по внешнему виду напоминают мутации, но в отличие от последних возникают при определенных условиях произрастания в массовом количестве /11, 12/.

В наших экспериментах с кукурузой мы наблюдали, что в определенных условиях произрастания (измененный режим минерального питания, влажности почвы, освещенности, обработка семян перед посевом или растений физическими или химическими агентами, усиливающими окислительные или восстановительные процессы в растениях) у растений усиливается или ослабляется проявление определенного пола, т.е. получается сдвиг сексуализации растений /13-18/. Растения со сдвигами сексуализации в женском и в мужском направлении различались как по морфологическим признакам, так и по физиолого-биохимическим показателям. Характерные различия наблюдались, например, в интенсивности дыхания, в активности дыхательных ферментов, в содержании сахаров, общего и белкового азота и витаминов группы В /19/. Сопоставляя данные по физиолого-биохимическим показателям растений со сдвигами сексуализации с данными, полученными другими авторами /8, 9/ по таким же показателям самоопыленных линий, давшие при скрещивании гетерозисное потомство, было обнаружено, что соответствующие показатели у растений с усиленной женской

сексуализацией очень сходны с показателями растений самоопыленной линии, используемой в качестве материнского компонента при скрещивании. Показатели же растений с усиленной мужской сексуализацией сходны с показателями растений самоопыленной линии, используемой в качестве отцовской линии. Оказалось, что это сходство проявляется также при соответствующем получении потомства, если вместо самоопыленных линий для скрещивания использовать их физиологические фенкопии, (растения с соответствующими сдвигами сексуализации) полученные человеком по заранее разработанной программе, потомство получается с признаками гетерозисных гибридов /17/. Таким образом, чем больше познана необходимость, тем больше возможностей для свободной деятельности человека. Познав необходимость, человек может свое воздействие на растения направить так, чтобы ответная реакция на это воздействие создала бы новые, нужные человеку свойства.

Человек в процессе познания объективного мира отражает действительность самозаинтересованно, активно. Полученные знания он использует, чтобы преобразовать объекты природы в соответствии со своими потребностями. В процессе познания человек осваивает объекты сначала теоретически и преобразует их идеально. Таким образом познание закономерности гетерозиса как объективного процесса дает огромные возможности двигать этот процесс сознательно, целеустремленно и заинтересованно. Человек может ускорить смену качества, появления нового качества, целеустремленно разрешая противоречия, отрицая прежние качественные состояния. В пределах одного качества в определенном звене его развития разрешаются противоречия, в которых увеличивается влияние субъективного фактора на объективные процессы, на объективный закон природы, в реализации которого одним из определяющих факторов является сознательная деятельность человека.

Литература

1. Ленин В.И. Материализм и эмпириокритицизм. - Полн. собр. соч., т. 14.
2. Энгельс Ф. Анти-Дюринг. Маркс К., Энгельс Ф. Соч., 2-е изд., т. 20.
3. Кельретер И. Уведомление о разведении нового табака с красными цветами и опыление оною. - Труды Вольного экономического общества, 1772, т. 20.
4. Дарвин Ч. Действие перекрестного опыления и самоопыление в растительном мире. М.-Л., 1939.
5. Ленин В.И. Философские тетради. - Полн. собр. соч., т. 38.
6. Шелл Дж. Возникновение концепции гетерозиса. - В кн.: Гибридная кукуруза. М.-Л., 1955.
7. Дубинин Н.П. Генетические методы управления гетерозисом - основа радикального повышения производительности растений и животных. - Бюллетень Моск. общества исп. природы, 1955, т. 60, вып. 2.
8. Шинкович М. Влияние витаминов группы В на процесс оплодотворения кукурузы. Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. М., 1964.
9. Рубцова М.С. Взаимосвязь между мощностью ростовых процессов при гетерозисе у гибридов кукурузы и физиолого-биохимическими особенностями исходных самоопыленных линий. - В кн.: Общее закономерности роста и развития растений. Вильнюс, 1965.
10. Мауриня Х.А. Физиологические фенокопии растений. - В кн.: Вопросы биологии. Рига, 1969.
11. Седжер Р., Райн Ф. Цитологические и химические основы наследственности. М., 1964.
12. Динкс Дж. Нехромосомная наследственность. М., 1966.
13. Мауриня Х.А. Некоторые приемы получения гетерозисного потомства кукурузы. - Изв. АН ЛатвССР, 1963, № 7.
14. Мауриня Х.А. Влияние некоторых факторов воздействия на образование генеративных органов кукурузы и

развитие потомства.-В кн.:Общие закономерности роста и развития растений.Вильнюс, 1965.

- 15.Маурия Х.А. Влияние окислителей и восстановителей на некоторые физиологические процессы у кукурузы.-Докл. II Республиканской конф. по физиологии и генетике растений, Тарту, 1966.
- 16.Маурия Х.А. Изменение содержания витаминов группы В в зависимости от сексуализации растений кукурузы.-Физиология растений, 1969, т.6, № I.
- 17.Маурия Х.А. Растения со сдвигами сексуализации-физиологические фенокопии самоопыленных линий.-Тезисы докл. на XII Международном Ботаническом конгрессе.Л., 3-10 июля, 1975 (с.334).
- 18.Маурия Х.А., Викмане М.Я. Физиологическая характеристика родительских растений гетерозисных гибридов томатов.-Тезисы докл. на Всесоюзной конференции "Физиолого-биохимические и биофизические основы гетерозиса с/х растений". Фрунзе, 1976, с.84.
- 19.Маурия Х.А., Варна Р.Я., Кондратовича С.И. Влияние условий произрастания на содержание витаминов группы В в генеративных органах кукурузы во время цветения.-В кн.:Вопросы биологии. Рига, 1969.

РУТЕ Т.Н., БУТЕНКО Р.Г., МАУРИНЯ Х.А.

ИЗУЧЕНИЕ СЕКСУАЛИЗАЦИИ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА С ПОМОЩЬЮ  
МЕТОДА КУЛЬТУРЫ ИЗОЛИРОВАННЫХ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ

Проблема управления процессом формирования пола у растений издавна привлекала к себе внимание исследователей. Практическое значение регуляции пола заключается в возможности управлять продуктивностью растений, качеством урожая и сроками его получения (1). Не меньший интерес заключается и в теоретической стороне вопроса, так как разрешение задачи преобразования одного пола в другой, как указывает Л.И. Джапаридзе, открывает широкие пути к преобразованию любых свойств организма (2).

В качестве модели для изучения образования пола наряду с интактными растениями используется также культура изолированных растительных органов и тканей (3-8).

Так, Галун с сотрудниками, выращивая молодые бисексуальные цветочные почки огурца показали, что добавление к питательной среде ауксина способствовало формированию женского цветка, а гиббереллина - мужского (3). Зависимость половой выраженности растений от факторов внешней среды показана также в опытах с изолированными зародышами огурца (4), цветочными почками огурца и тыквы (5,6) примордиями женских соцветий тополя (7), стеблевыми узлами *Mercurialis annua* (8).

Задачи данной работы - использовать культуру изолированных апикальных тканей огурца для изучения сексуализации растений и оценить эту новую, не изученную другими исследователями модель.

Для сдвигов пола у полученных из меристем растений применяли этрел, вызывающий у интактных растений семейства тыквенных феминизирующий эффект (9,10).

### Методика

В работе использовали растения огурца сорта Нежинские - сорта мужского типа. По данным Назаровой, на главной плети у Нежинских на 10 женских узлов приходится до 106 мужских (11). В наших экспериментах в условиях *in vitro* меристемные растения огурца формировали исключительно тычиночные цветки (12).

Объектом исследования служили верхушечные меристемы, изолированные вместе с примордиальными листочками с семидневных стерильных проростков огурца по методике, описанной в литературе (12).

Эксплантаты помещали на мостики из фильтровальной бумаги в пробирки с жидкой питательной средой Мурасиге-Скуга (здесь и далее прописи сред даются по Бутенко (13) дополненной витаминами по Уайту, 2% сахарозой и хелатом железа (5 мг/мл) и выращивали в следующих условиях: 26°C, относительная влажность 70%, освещение люминесцентными лампами ЛБ-80 7 тыс.лк., 12- и 16- часовые фотопериоды.

Обработку растений этрелом проводили по следующей схеме:

1) этрел добавляли в питательную среду в начале опыта в концентрациях 0,1 мг/мл, 1 мг/мл, 10 и 100 мг/мл;

2) вносили этрел в питательную среду дробно: трижды за время опыта через 1,2 и 3 недели с момента изолирования апексов в концентрациях 5 мг/мл (по 1; 2 и 2 мг/мл каждую неделю), 10 мг/л (по 3; 3 и 4 мг/л), 20 мг/л (по 5; 5 и 10 мг/л);

3) обрабатывали изолированные апексы раствором этрела разной концентрации капельным методом: 1 капля раствора (0,04 мл) наносилась на листья и одновременно на точку роста;

а) однократная обработка раствором этрела 100 мг/л через неделю с начала опыта,

- б) двухкратная обработка раствором 100 мг/л через одну и две недели культивирования апексов,
- в) трехкратная обработка раствором 100 мг/л через одну, две и три недели выращивания апексов,
- г) трехкратная обработка раствором этрела в ранние сроки культивирования меристем: первая обработка сразу же после изолирования меристем, вторая и третья с интервалом в 3 дня; испытывали концентрации 50, 100 и 200 мг/л.

Контрольные растения не обрабатывали ничем. Питательную среду стерилизовали автоклавированием (15-20 мин; 0,7 - 0,8 атм), этрел пропускали через бактериальный фильтр Зс-5. В работе использовали жидкий 100% этрел американского производства.

Продолжительность опытов - 2 месяца. В конце опыта растения извлекали из пробирок; измерили высоту стебля, длину главного корня (боковые корни формировались редко), подсчитывали число листьев и бутонов. Облиственность побега определяли отношением количества листьев к длине стебля (I4). Об изменении сексуализации растений судили по появлению женских бутонов (контрольные растения их не имели), их количеству, соотношению с мужскими половыми элементами (цветками и бутонами), числу женских (только с женскими бутонами), мужских (только с мужскими бутонами) и смешанных (с мужскими и женскими бутонами) растений в варианте.

Результаты опытов обработаны математически по методике, описанной Доспеховым (15). Для определения достоверности отличий показателей опытных растений от контрольных применяли критерий Стьюдента.

#### Результаты и обсуждение

При добавлении этрела в питательную среду в начале опыта на обоих фотопериодах имели место общие за-

кономерности, проявляющиеся более четко с увеличением концентрации вещества: уменьшение высоты растений за счет уменьшения размеров междоузлий, подавление ризогенеза, уменьшение количества цветков на растении, замедление генеративного развития (особенно на 12 часовом фотопериоде), мелколистность. Данные этого эксперимента приведены в таблице I.

На 16 часовом дне под действием этрела увеличивалось количество листьев ( в варианте с 1 мг/л этрела это увеличение статистически не достоверно). На 12 часовом дне число листьев на растении не изменялось ( 0,1 мг/л этрела) или уменьшалось ( 1 мг/л этрела). Однако, облиственность стебля опытных растений на обоих фотопериодах была выше, чем у контрольных растений. Следует отметить, что число листьев на растениях является довольно изменчивым показателем и зависит не только от количества междоузлий и, следовательно, от длины стебля, но и от других факторов внешней среды (например длины дня). В наших опытах под действием этрела у некоторых растений изменялось листорасположение с очередного на супротивное ( а иногда мутовчатое ), что приводило к увеличению количества листьев при уменьшении длины стебля. С нашей точки зрения, величина облиственности побега ( то есть количество листьев, приходящееся на единицу длины стебля) более точно отражает влияние физиологически активных соединений на ростовые процессы растений.

В концентрации 10 мг/л этрел вызывал остановку роста, пожелтение и отмирание около половины высаженных меристем через 10-15 дней с начала опыта. Из большинства оставшихся апексов развивался клубок темно-зеленых листьев неправильной формы ( удлинённые, закрученные в спираль ), сидящих на укороченном стебле. Корневая система у аномальных растений, как правило, отсутствовала. Аномальные регенеранты закладывали бутоны, но не цвели.



Дальнейшее увеличение концентрации этрела в питательной среде ( до 100 мг/л ) приводило к гибели всех изолированных апексов на ранних стадиях культивирования.

При добавлении этрела в питательную среду в начале опыта мы не наблюдали сдвига пола растений в женскую сторону. Как и в контроле, все цветки и бутоны в опытных вариантах были мужскими. Одной из причин этого является, вероятно, быстрое разложение этрела в питательной среде. Однако, в литературе имеются сведения о феминизирующем действии гранулированного этрела, внесенного в почву ( вегетационные опыты ), где это соединение должно разлагаться в большей степени (16). Возможно, что концентрация этилена, высвобождающегося в растительных тканях под действием этрела и влияющего на сексуализацию растений (17), была недостаточной в наших опытах для сдвига пола, хотя и оказывала действие на вегетационное и генеративное развитие растений-регенерантов.

Следующим этапом в работе было дробное внесение этрела в питательную среду. Этрел добавляли трижды за время опыта: через одну, две и три недели культивирования изолированных апексов. При этом создавалась возможность постепенно увеличивать концентрацию этрела в среде и поддерживать определенный уровень этого соединения более длительное время, чем при одноразовом введении.

Во всех случаях дробного внесения этрела в питательную среду наблюдалось угнетение морфогенеза изолированных апексов, а после третьей обработки их гибель. Токсическое действие этрела усиливалось по мере увеличения его концентрации в среде. В этой серии опытов этрел добавляли в питательную среду с помощью пипетки через отверстие в фильтровальной бумаге, на которой рос-

Влияние этрела, внесенного в питательную среду в начале  
опыта на меристемные растения огурца

Концентр. этрела! в мг/л	16 часовой фотопериод				12 часовой фотопериод			
	0	0.1	I	10	0	0.1	I	10
Критерий оценки ре- зультатов								
Средняя длина стебля (см)	5,8±0,15	4,2±0,22	3,8±0,20	3,0±0,19	5,4±0,12	4,0±0,33	3,5±0,19	2,7±0,23
Облиственность побега	0,9±0,03	1,6±0,11	1,5±0,07	--	0,9±0,02	1,4±0,17	1,2±0,07	--
Средняя длина корня (см)	5,9±0,20	3,9±0,20	5,7±0,16	1,2±0,19	5,8±0,15	3,8±0,23	5,2±0,22	--
Среднее число листьев	5,4±0,22	6,6±0,27	5,6±0,16	Клубок листьев	5,0±0	5,0±0	4,2±0,13	Клубок листьев
Число дней с начала опыта до:								
бутонизации	35	36	38	38	30	35	33	36
раскрытия пер- вого цветка	52	52	53*	-	38	56	48	-
массового цветения	52	56	55	-	43	58	52	-
Среднее число цветков на рас- тении ж	2,9±0,18	1,9±0,39	2,0±0,42	-	2,4±0,39	0,6±0,27	2,0±0,38	-

\* - За период опыта ( 2 месяца ) зацветали только мужские цветки.



Latvijas  
Universitātes  
Bibliotēka

ли высаженные меристемы. Часть вещества при этом попадала на фильтр, что, по-видимому, и являлось причиной гибели регенерантов.

В вегетационных опытах для сдвига пола в женскую сторону применяют опрыскивание растений огурца водным раствором этрела в концентрациях от 50 до 1000 мг/л (9,10).

При обработке апикальных меристем огурца этрелом, также как при добавлении этрела в питательную среду на обоих фотопериодах наблюдалось замедление роста регенерантов, увеличение облиственности побегов, задержка появления и развития корневой системы, уменьшение количества цветков на растении, более позднее заложение бутонов и цветение. Замедление генеративного развития под действием этрела проявлялось в большей степени на укороченном фотопериоде.

Меристемные растения огурца, обработанные 1 раз раствором этрела 100 мг/л через неделю после высадки меристем на питательную среду, формировали только тычиночные цветки и бутоны. После двукратной обработки этрелом в той же концентрации через одну и две недели культивирования апексов, на 16 часовом дне 3 растения из 10 имели 3-5 женских бутонов на 15-20 мужских, а на 12 часовом дне женские бутоны имели 4 растения. При трёхкратной обработке через 1, 2 и 3 недели культивирования меристем количество растений с женскими бутонами увеличилось (4 растения на длинном дне и 6 на укороченном), однако, число женских бутонов на растении осталось неизменным.

Для усиления эффекта сдвига пола проводили трёхкратную обработку этрелом в различной концентрации в более ранние сроки: первый раз этрел наносили на апикальную меристему сразу же после ее изолирования и высадки на питательную среду. Последующие две обработки проводили с интервалом в 3 дня.

После обработки апексов этрелом в ранние сроки культивирования значительная часть эксплантатов погибала не начав развиваться (особенно при концентрации этрела 100 мг/л и 200 мг/л). У оставшихся меристем наблюдалось сильное подавление ростовых процессов в течение 2-3 недель, затем некоторая активация роста и развития. В конце эксперимента высота опытных растений, обработанных растворами этрела 100 и 200 мг/л, была в 4-6 раз меньше контрольных. В целом проявилось типичное для этрела действие на рост, развитие и сексуализацию растений огурца.

Как показывают данные таблицы 2, действие этрела на половую выраженность меристематических растений зависело не только от концентрации, но и от светового режима выращивания. При обработке апексов раствором этрела 50 мг/л на длинном дне мы не отмечали появления женских бутонов, а на укороченном дне 3 растения из 7 были мужскими, остальные имели как женские, так и мужские бутоны. С увеличением концентрации этрела уменьшалось количество мужских растений в варианте, увеличивалось количество женских растений и среднее число женских бутонов на растении (см. табл.2). Причем, в большей степени феминизирующий эффект этрела проявился в условиях укороченного фотопериода, что может быть связано с большим содержанием этилена в растительных тканях в условиях укороченного дня. (17). Так, при концентрациях этрела 100 мг/л на длинном дне растения формировали 65,2% женских бутонов от общего количества бутонов, а на укороченном дне 74,5%. Полное подавление развития тычиночных цветков на обоих световых режимах наблюдалось при концентрации этрела 200 мг/л, однако, в этом варианте был наибольший процент гибели апикальных меристем.

Проведенные эксперименты показали, что для изменения сексуализации меристемных растений огурца сор-

та Нежинские внесение этрела в питательную среду является непригодным способом обработки растений. При обработке апексов капельным методом максимальной феминизирующий эффект был получен при трехкратной обработке эксплантатов в ранние сроки культивирования. Реакция меристемных растений огурца на обработку этрелом аналогична реакции интактных растений и более выражена на 12 часовом дне. Усиление феминизации под действием этрела сопровождалось уменьшением высоты растений, угнетением роста корневой системы и увеличением облиственности побега.

Следует отметить зависимость сдвига пола от индивидуальных особенностей растения. Как указывает Пыженков, каждый сорт-популяция, состоящая из ряда групп растений, различающихся по выраженности пола (18). Чем сильнее у отдельной особи выражен мужской пол, тем больше воздействие необходимо для изменения сексуализации в противоположном направлении. Поэтому при обработке меристем этрелом (особенно небольшими концентрациями) только часть растений отвечала сдвигом пола в наших экспериментах.

Метод культуры изолированных апикальных меристем имеет ряд преимуществ по сравнению с вегетационными опытами при изучении процессов сексуализации растений.

Возможность проанализировать значительно большее количество растений (так как миниатюрные растения в пробирках занимают небольшую площадь), менее трудоемкие биометрические операции (измерение размеров отдельных органов или частей растений и подсчет их числа), малые количества физиологически активных веществ, применяемые для обработки растений - все это определяет экономичность опытов.

Перспективность применения изолированных апикальных меристем определяется также быстротой ответной реакции апексов на действие физических и химических

Таблица 2.

Влияние этрела на половую выраженность меристемных растений огурца

Концентрация этрела в мг/л	16 часовой день				12 часовой день				
	0	50	100	200	0	50	100	200	
Критерий оценки результатов	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Количество растений в конце опыта (из 15 высаженных меристем)	15	9	6	2	12	7	6*	4	
Число женских растений	—	—	3	2	—	—	2	4	
Число мужских растений	15	9	1	—	12	3	—	—	
Число смешанных растений	—	—	2	—	—	4	2	—	
Среднее число женских бутонов на растении:									
в шт.	—	—	4,3±1,3	5,5±0,5	—	8,9±3,3	7,3±1,1	9,5±0,9	
в % к общему кол. цветков	—	—	65,2%	100%	—	35,7%	74,5%	100%	

факторов культивирования; относительной однородностью растительного материала; отсутствием корневой системы в первые 3-4 недели выращивания, что предотвращает влияние метаболитов корней на активность химических соединений, добавленных в питательную среду; строгим контролированием всех условий выращивания.

Клонирование материала путем черенкования меристемных растений благодаря хорошей приживаемости в почве (в наших предварительных экспериментах приживалось 50-80 % меристемных растений) может быть использовано в селекции для размножения растений огурца с определенной половой выраженностью.

#### Литература

- I. Санкин Л.С., Рыжев А.В. Сибирский вестник с-х науки, 1974, 5, 80.
2. Дзапаридзе Л.И. Пол у растений. Тбилиси, 1965.
3. Galun E., Yung I., Zang A. Nature 1962, 194, 596.
4. Ли Цинюй, Чжан Шу-цзин Чжиу шэнлисиэ тунбао, 1965, 3, I.
5. Takano T., Okamoto Y. Sci. Repts. Fac. Agr. Meiyu Univ. 1974, 10, 1.
6. Pereira A.C. Planta, 1968, 80, 349.
7. Bawa K.S., Stettler R.F. Can. J. Bot. 1972, 50, 1627.
8. Champault A. C.R. Acad. Sc., Paris, 1969, 269, 1948.
9. Аганова С.А. Докл. сов. ученых на XIX межд. конгрессе по овощеводству, М., 1974, 307.
10. McMurray A.L., Miller C.H. Science, 1968, 162, 1397.
- II. Назарова В.М. Научные работы аспирантов по с-х. Серия биология и агрономия, 1966, 3, IIО.
12. Руте Т.Н., Бутенко Р.Г., Мауриня Х.А. Физиология растений, 1978, 25, 556.
13. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М., 1964.
14. Классификатор вида *Cucumis sativus* Л., 1974.
15. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1968.
16. Cantliffe D.Y., Phatak S.C. Hort Science, 1974, 9, 465.
17. Rudich I., Halev A.H., Kedar N. Plant Physiol. 1972, 49, 998.
18. Пыменков В.И. Труды по прикл. бот., генетике и селекции, 1972, 48, 174.

## ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗДЕЛЬНО-ПОЛЫХ ОСОБЕЙ У ДВУДОМНЫХ РАСТЕНИЙ КОНОПЛИ

Изучением физиолого-биохимических основ половой дифференциации высших растений занимались многие исследователи (добрунув, 1935; Вальтер, Дилиенштерн, 1941; Наугольных, 1945, 1958; Минина, 1952; Лушинский, 1963; Рязанская, 1963; Джапаридзе, 1965; Сидорский и др., 1970; Сидорская, 1973; Горшкова, 1974 и др.) и в настоящее время интерес ученых к исследованию данного вопроса все более возрастает.

Ранее (Слонов, 1974-1976) при изучении физиолого-биохимических основ продуктивности двудомных сортов конопли (Краснодарская 35, Южная архонская) при разных агроэкологических условиях их выращивания нами был установлен ряд половых различий по физиолого-биохимическим признакам:

I. В период образования генеративных органов женские растения конопли отличаются от мужских большей величиной объема, общей и активно-поглощающей поверхностью корневой системы, более высоким содержанием в листьях женских растений общей воды, слабо и сильно структурированной фракции воды. У них меньше значение величины концентрации клеточного сока листьев, а величина интенсивности транспирации больше. В условиях недостаточного водоснабжения (40-50% от ППВ) водоудерживающая способность клеток листьев у женских растений протекает двухфазно, то есть у них вначале листья теряют больше менее структурированной фракции воды (до 19 атм), а затем при возрастании водоотнимающих сил водоотдача более структурированной фракции понижается и становится меньше, чем у мужских растений. У последних водоотдача по мере увеличения водоотнимающих сил происходит более равномерно. В условиях оптимального водоснабжения (80 % от ППВ) листья женских растений вначале выделяют также больше воды, но у них в листьях после действия каждой водоотнимающей си-



лы остается все же значительно больше воды, чем в листьях растений мужского пола.

2. Независимо от условий выращивания в листьях женских растений содержатся больше солерастворимых, щелочерастворимых, спирто-растворимых и в том числе наиболее гидрофильных водорастворимых и неэкстрагируемых белков. Выяснено, что листья мужских растений содержат большее количество аспарагиновой кислоты + серина + глицина и аланина, а листья женских - лизина, гистидина, аргинина, глутаминовой кислоты + треонина. В условиях недостаточного водоснабжения наблюдается значительное содержание пролина в листьях мужских и в особенности женских растений, а при сочетании оптимального питания с нормальным водоснабжением не обнаруживается. мужские растения в период массовой бутонизации характеризуются наибольшим содержанием ДНК и преобладанием соотношения белкового азота к небелковому в сторону увеличения белковой фракции. В листьях женских растений в фазу массовой бутонизации содержится больше РНК и меньше ДНК, а в период цветения мужских (окончание) и женских содержание нуклеиновых кислот (ДНК, РНК) больше в листьях женских растений. В этот период женские растения характеризуются также большим содержанием общего и белкового азота. При этом достоверность разности по содержанию общего и белкового азота в пользу женского пола увеличивается при оптимальных условиях питания ( $90P_{90}K_{30}$ , навоз 20 т/га. +  $45P_{65}K_{30}$ ) и водоснабжения, чем при недостаточных условиях питания и водообеспеченности.

3. Независимо от условий выращивания в период образования трех пар листьев интенсивность дыхания листьев у разнополых особей конопли была почти одинаковой. В период дифференциации пола в условиях недостаточного водоснабжения уровень дыхания листьев мужских растений значительно больше, чем у женских. Такая закономерность наблюдается до фазы массового цветения. В фазе массового цветения и в последующие периоды женские растения, наоборот, обладают наиболее повышенной интенсивностью дыхания, чем мужские. В условиях же оптимального питания и водоснабжения женские растения с периода

дифференциации пола, за исключением фазы массовой бутонизации, характеризуются более высоким уровнем дыхания по сравнению с мужскими. В условиях недостаточного водоснабжения у женских растений преобладает пентозофосфатный цикл дыхания, а при оптимальном водоснабжении, наоборот, листья и корни женских растений по сравнению с мужскими наиболее чувствительны к фториду натрия и это объясняется различным характером адаптивных изменений дыхания у раздельнополых особей конопли к разным условиям водообеспеченности.

4. Выяснено, что в листьях женских растений конопли, по сравнению с мужскими, содержится больше хлорофилла "а" и "б", каротина, лютеина и виолаксантина. При этом, в условиях недостаточного водоснабжения прочность связи хлорофилла с белково-липидным комплексом больше у мужских, а при оптимальном питании и водоснабжении - у женских растений. Площадь листьев и фотосинтетический потенциал у женских растений также больше, чем у мужских.

Установлено, что величина чистой продуктивности у разнополых особей неодинаково меняется также в процессе онтогенеза. У мужских растений продуктивность фотосинтеза бывает наиболее высокой до фазы массовой бутонизации. В фазе массовой бутонизации величина этого показателя достигает максимального уровня, после чего (в особенности после массового цветения) происходит снижение продуктивности фотосинтеза. У женских растений до фазы массовой бутонизации продуктивность фотосинтеза была на более низком уровне. После фазы бутонизации у женских растений она была наиболее высокой и достигла своей наибольшей величины в фазу массового цветения. У них после этой фазы наблюдается также снижение величины чистой продуктивности фотосинтеза, но по сравнению с мужскими величина этого показателя у женских растений сохраняется на более высоком уровне. Динамика изменения величины чистой продуктивности фотосинтеза у разнополых особей конопли совпадает с динамикой интенсивности фотосинтеза.

В связи с рассматриваемым вопросом определенная ин-

интерес представляют также данные, полученные по содержанию фосфорных соединений в листьях разнополых особей конопли.

Опыты проводились в 1975-1977 гг. в условиях почвенных культур на территории ботанического сада КБГУ с использованием сосудов вагнеровского типа емкостью 12 кг абсолютно сухой почвы при одинаковых условиях корневого питания (0,72 г азотнокислого аммония, 0,45 г фосфорнокислого одноосновного кальция, 0,40 г хлористого калия на 1 кг почвы), но при разных условиях водообеспеченности (40, 60, 60-70-60, 70, 70-80-70, 80 % от ПВ).

Общий и неорганический фосфор определяли по методике, описанной О.А.Вальтером и др. (1957), С.С.Баславской и О.М.Трубецковой (1964). Органический фосфор - по разности между общим и неорганическим фосфором. Определение аденина, аденозина, АМФ, АДФ и АТФ в листьях растений проводили методом хроматографии на бумаге использованием ионообменной хроматографии (Павлинова, Афанасьева, 1962; Окунцов, Врублевская, Зайцева, Нестеренко, 1974). В работе приводятся данные, полученные при поддержании 40 % и 80 % влажности почвы от ПВ.

Из данных таблицы видно, что в зависимости от уровня водообеспеченности резко изменяется содержание фосфорных соединений в листьях конопли.

Во все периоды роста и развития наибольшее содержание их наблюдается в листьях растений, выращенных при поддержании влажности почвы на уровне 80 % от ПВ. При этом в фазе массовой бутонизации и массового цветения независимо от влажности почвы мужские растения в отличие от женских характеризуются более высоким содержанием в листьях органического фосфора, адениловых нуклеотидов (АМФ, АДФ, АТФ) и их предшественников - аденина и аденозина. В эти фазы роста и развития в листьях женских растений содержится больше общего и неорганического фосфора, а в фазе отцветания мужских растений и образования семян содержание всех форм фосфора, за исключением неорганического его формы, значительно боль-

Содержание фосфорных соединений в мкг/г сухого вещества в листьях мужских и женских растений конопли Краснодарская 35.

Вегетационный опыт, среднее за 1975-1977 гг.

Формы фосфора	Влажность почвы, % от ПВ			
	40		80	
	мужские	женские	мужские	женские
Фаза массовой бутонизации				
Общий	6287 ± 64,08	6345 ± 71,34	11165 ± 57,43	11278 ± 52,17
Неорганический	3992 ± 43,12	4139 ± 47,63	3894 ± 39,36	4076 ± 40,62
Органический	2295 ± 38,45	2206 ± 34,05	7271 ± 28,94	7202 ± 35,06
Аденин	31,45 ± 0,63	31,09 ± 0,56	91,83 ± 0,74	91,39 ± 1,81
Аденозин	43,27 ± 0,55	42,96 ± 0,87	98,75 ± 0,81	98,24 ± 2,45
А М Ф	22,77 ± 0,48	22,31 ± 0,68	81,46 ± 0,45	80,97 ± 1,75
А Д Ф	32,54 ± 0,54	32,13 ± 0,50	126,31 ± 3,36	126,01 ± 4,06
А Т Ф	18,91 ± 0,49	18,42 ± 0,36	69,78 ± 1,14	69,39 ± 0,97
Фаза массового цветения				
Общий	8536 ± 79,56	8628 ± 97,13	18152 ± 104,13	18320 ± 140,90
Неорганический	5344 ± 51,07	5616 ± 73,64	3981 ± 56,70	4243 ± 63,45
Органический	3192 ± 63,78	3012 ± 84,15	14171 ± 89,54	14077 ± 96,31
Аденин	41,34 ± 0,84	41,12 ± 1,06	97,65 ± 2,51	97,25 ± 1,93
Аденозин	48,57 ± 0,65	48,13 ± 0,84	101,40 ± 1,43	101,04 ± 3,02
А М Ф	29,27 ± 0,67	28,85 ± 0,78	89,82 ± 0,97	89,30 ± 1,70
А Д Ф	36,63 ± 0,79	36,39 ± 1,13	130,30 ± 1,58	130,02 ± 1,95
А Т Ф	24,27 ± 0,71	24,01 ± 0,65	71,67 ± 0,86	71,49 ± 1,10
Отцветание мужских растений и образование семян				
Общий	7086 ± 81,46	7263 ± 69,37	13694 ± 162,41	14563 ± 156,17
Неорганич.	4977 ± 57,95	4658 ± 97,48	3847 ± 49,36	3696 ± 50,68
Органич.	2109 ± 46,38	2605 ± 63,51	9847 ± 104,04	10867 ± 141,05
Аденин	29,34 ± 0,76	33,63 ± 0,95	81,52 ± 1,33	93,29 ± 1,72
Аденозин	36,15 ± 0,97	42,37 ± 0,81	88,41 ± 1,42	94,36 ± 1,64
А М Ф	17,86 ± 0,58	24,53 ± 0,65	69,78 ± 0,88	83,54 ± 0,85
А Д Ф	21,35 ± 0,63	35,17 ± 0,73	83,66 ± 0,94	125,34 ± 0,92
А Т Ф	11,96 ± 0,47	23,09 ± 0,57	48,13 ± 0,78	68,02 ± 0,36

ше в листьях растений женского пола по сравнению с листьями растений мужского пола.

Эти данные согласуются с результатами наших исследований по интенсивности дыхания и фотосинтеза.

Анализируя изложенные факты и сопоставляя их с литературными данными, можно прийти к выводу, что разнополные особи двудомных растений конопли обладают рядом признаков физиолого-биохимического порядка, которые определенным образом раскрывают не только общий уровень их метаболической деятельности, но и направленность физиолого-биохимических процессов у мужских и женских растений в зависимости от возраста и условий их выращивания и эти особенности необходимо учитывать при установлении агротехнических приемов возделывания двудомных растений конопли и при выведении новых высокопродуктивных сортов данной культуры.

#### Литература

1. Вальтер О.А., Лилиенштерн М.Ф., Чижевская Э.А. Экспериментальная ботаника, 1941, 5.
2. Вальтер О.А., Пиневич Л.М., Варасова Н.Н. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М.-Л., 1957.
3. Баславская С.С., Трубецкова О.М. Практикум по физиологии растений, М., 1964.
4. Горшкова А.М. Биология, возделывание и первичная обработка конопли, Глухов, 1974, вып. 36, с. 54.
5. Добрунов Л.Г. Биология конопли. Тр. ВНИИ конопли, 1935, № 8.
6. Джапаридзе Л.И. Пол у конопли. Тбилиси, 1965, ч. 2.
7. Лышинский В.В. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, 1963, т. XXXV, вып. 3, с. 204.
8. Минина Е.Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., 1952.
9. Наугольных В.Н. - Доклады АН СССР, 1945, т. 49 № 4, с. 309.
10. Наугольных В.Н. - Ботан. ж., 1958, т. 43, № II, с. 1562.
11. Окунцов М.М., Врублевская К.Г., Зайцева Т.А., Нестеренко Т.П. Специальный практикум по биохимии и физиологии растений, Томск, 1974.

12. Павлинова О.А., Афанасьева Т.П. Физиология растений, 1962, т.9, вып.2, с.133-141.
13. Рязанская К.В. - Эксперим. ботаника, 1963, вып.16, с.114.
14. Сидорский А.Г., Сидорская Э.А., Мартинова М.И., Востроконов М.Ф., Ганин Л.И. - Физиол. растений, 1970, т.17, вып.6, с.1265.
15. Сидорская Э.А. Автореф. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. М., 1973.
16. Слонов Л.Х. - Физиол. растений, 1974, т.21, вып.4, с.864.
17. Слонов Л.Х. - Вопросы ботаники, Начальник, 1974, вып.1, с.151-213.
18. Слонов Л.Х. - Известия Северо-Кавказского научного центра высшей школы. Серия естественных наук, 1974, № 3, с.49.
19. Слонов Л.Х. Фотосинтез и продуктивность южной конопли. Нальчик, 1976.

МАУРИНЯ Х.А., ДУМПЕ Э.В., ВИКМАНЕ М.Я.

## СМЕЩЕНИЕ АТТРАГИРУЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ РАЗВИВАЮЩИХСЯ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Ассимиляты из листьев или запасные вещества из запасных органов наиболее интенсивно направляются в аттрагирующие центры. Таким становятся части растений, в которых в данный период онтогенеза происходит дифференциация и рост новых структур тканей и органов. В соответствии с этим происходит изменение — усиление или ослабление — аттрагирующей способности тех или иных органов или тканей. Как отмечает А.Л. Курсанов /1976/, это связано с генетически обусловленной очередностью роста разных органов растений в течение онтогенеза.

У высших цветковых растений Ф.М. Куперман и др. /1955/ выделяют 12 этапов онтогенеза, которыми удобно пользоваться при определении степени развития растений в любой момент их онтогенеза. Установлено, что одноименные этапы онтогенеза в соцветиях цветков разного пола однодомных растений протекают неодновременно /Мауриня, 1957/. У женских и мужских особей двудомных растений эти различия проявляются еще больше /Львова, 1962, Еременко, 1975/.

Нами было установлено, что по смене аттрагирующей способности разные органы однолетних семенных растений можно разместить в следующий ориентированный ряд: корни — листья — стебли — развивающиеся генеративные органы — семена или плоды /Мауриня, Думпе, Викмане, 1978/.

В данной работе мы поставили цель выявить аттрагирующую способность развивающихся органов у однодомных с раздельнополыми цветками (кукуруза), у двудомных (шпинат) и у однодомных с обоеполыми цветками (томат) растений.

### Материал и методика

Об изменении аттрагирующей способности изучаемых органов в ходе онтогенеза растений судили по накоплению сухой массы в них.

Подопытные растения кукурузы позднеспелого 'Минезота-19' и скороспелого гибрида Саулайнес желтозерный выращивались на делянках в Ботаническом саду ЛГУ им. П. Стучки в г. Рига. Почва легкая, pH 7,0; содержание  $K_2O$  (по Пейве) 15,3 мг;  $P_2O_5$  (по Курсанову) 7,3 мг; общего азота 20,5 мг/100 г абсолютно сухой почвы; сумма обменных оснований 32,5 м-экв., гумуса 4 %. Предшественник - гладиолусы. Посев 20-го мая квадратно-гнездовым способом 65x65 см. На каждой делянке 125 гнезд по 2 растения в каждой, повторность трехкратная.

Для определения степени развития растений через каждые 2-3 дня в 9-12 часов утра брались пробы растений, отпрепарировались под бинокулярной лупой после чего определялся этап органогенеза точки роста или развивающихся генеративных органов.

Определялась динамика накопления сухой массы развивающихся генеративных органов кукурузы. Для этого анализируемые органы отделялись от растений и фиксировались в водяных парах в течение 15 мин. После этого они высушивались при 105°C до постоянного веса.

Шпинаты сорта 'Виктория' выращивались в водных культурах в вегетационном домике Проблемной лаборатории физиологии растений ЛГУ им. П. Стучки. Питательная среда - раствор Кнопа с добавлением микроэлементов по Арнону /Хьбитт, 1960/. Питательный раствор менялся через каждые 9-10 дней.

Растения грунтовых сортов томатов 'Бизон 639' и 'Талалихин 186' выращивались на экспериментальной базе Латвийской сельскохозяйственной академии Елгава квадратным способом с площадью питания 70x40 см по общепринятой в Латвийской ССР агротехнике для томатов открытого грунта.



Пробы для анализа брались через 5-6 дней, когда растения в своем развитии достигли интересующих нас этапов органогенеза.

### Результаты и их обсуждения

У кукурузы точка роста главного стебля при переходе на III этап органогенеза превращается в зачаточное соцветие мужских цветков через 10-12 дней, когда это соцветие (метелка) достигает У этап органогенеза, т.е. когда в зачаточных цветках ее можно обнаружить развивающиеся тычинки, начинается дифференциация первого сверху соцветия женских цветков (початка). Это происходит в пазухе самого крупного листа. В пазухе следующего нижерасположенного листа образуется второй, а еще ниже и третий початок.

Из данных таблицы I видим, что аттрагирующая способность развивающейся метелки у скороспелой и позднеспелой кукурузы не одинакова. Метелка позднеспелой 'Минезоты-13' по сухой массе примерно в два раза превосходит этот же показатель у растений скороспелого гибрида 'Саулайнес желтозерный'. Наиболее интенсивный прирост сухой массы наблюдается на VII этапе органогенеза, который следует непосредственно за редукционным делением материнских клеток пыльцы. В метелках гибрида 'Саулайнес желтозерный' за II дней сухая масса увеличилась с 204,9 мг до 2483,7 мг, т.е. более чем в 12 раз, а у 'Минезоты-13' за такой же период - с 354,8 мг до 6729,7 мг, т.е. почти в 19 раз. Таким образом, можно сделать вывод, что аттрагирующая способность и темп роста соцветия мужских цветков у 'Минезоты-13' значительно больше, чем у гибрида 'Саулайнес желтозерный'.

Другая картина наблюдается по аттрагирующей способности развивающихся соцветий женских цветков (початков). У растений гибрида 'Саулайнес желтозерный' первый початок во время цветения метелки содержит в 4 раза больше сухой массы, чем у 'Минезоты-13'. Даже 3-й початок гибрида

Таблица I

Динамика накопления сухой массы в генеративных органах кукурузы

В п/ п	Метелка		Этап органог. I-го по- чатка	Масса в мг початков		
	Этап ор- ганоген.	Масса в мг		I-го	2-го	3-го
Гибрид 'Саулайнс желтозерный'						
1	У	2,2				
2	УI(нач.)	48,2				
3	УI(конец)	204,9	IV	3,6	2,3	0,9
4	УII	1067,0	У	12,4	9,8	3,4
5	УIII (нач.)	2483,7	УI	50,9	33,9	7,0
6	УIII (конец)	4466,0	УII	543,1	405,2	156,6
7	IX(цвет.)	3626,4	УIII	1227,6	764,6	273,8
'Минезота-13'						
1	IV	0,2				
2	У(нач.)	4,3				
3	У(конец)	85,1	III	0,5	0,4	0,2
4	УI	354,8	IV	0,7	0,5	0,3
5	УII	1651,7	У	3,8	1,9	0,7
6	УIII	6729,7	УI	138,8	32,5	7,4
7	IX (цвет.)	6321,3	УII	300,9	112,1	17,3
8	IX(7 дней пос- ле начала цветен.)	5607,2	УIII-IX	599,5	312,7	21,1

почти равняется I-му початку 'Минезоты-13'. Разница в аттрагирующей способности развивающихся початков особенно ярко проявляется по темпу накопления сухой массы во всех изученных початках.

Так у растений гибрида 'Саулайнс желтозерный' сухая масса 1-го, 2-го, и 3-го початков в периоде с VII по IX этап органогенеза метелки увеличилась соответственно в 341, 332 и 304 раза; для 'Минезоты-13' соответствующие цифры 79,59 и 25 раз. Таким образом выявляется, что аттрагирующая способность початков скороспелой кукурузы значительно выше, чем позднеспелой. Видимо, этим и объясняется быстрый темп роста початков у скороспелой кукурузы и достижение восковой спелости в условиях Латвии. Высокая аттрагирующая способность початков скороспелой кукурузы, видимо, обеспечивает дальнейшее развитие второго и даже иногда третьего початка. Поэтому в конце вегетационного периода у растений скороспелой кукурузы имеются по 2 и больше нормально развитых, озерненных початка, в то время как у позднеспелой не более одного початка, достигшего молочной спелости.

Судя по разнице аттрагирующей способности соцветий мужских и женских цветков оба подопытных сорта кукурузы различаются также по сексуализации. У гибрида 'Саулайнс желтозерный' сексуализация сдвинута в сторону женского пола, а у сорта 'Минезота-13' - в сторону мужского пола.

О том, что у особей разного пола различается аттрагирующая способность соответствующих органов в онтогенезе растений, свидетельствуют наши данные, полученные в экспериментах со шпинатами сорта 'Виктория', и подтверждают результаты, полученные с родительскими растениями (сорта 'Бизон 639' и 'Талалихин 186') гетерозисных гибридов томатов.

Данные таблицы 2 показывают, что корневая система и листовые пластинки у женских растений шпината содержали больше сухой массы, чем у мужских растений даже на IV этапе органогенеза. Еще большей величины эта разница достигла во время цветения.

У томатов - растений с обоеполюми цветками (таблица 3) материнские растения (сорт 'Бизон 639') гетерозисных гибридов превышают отцовские растения (сорт 'Талалихин 186') по накоплению сухой массы наземных органов во время

Динамика накопления сухой массы в разных органах мужских и женских растений шпината 'Виктория' (в мг)

Изучаемые органы	IV этап органогенеза		IX этап органогенеза	
	Мужские растения	Женские растения	Мужские растения	Женские растения
Корни	0,122	0,151	0,313	0,393
Наземная часть	0,401	0,413	1,231	0,949
Стебли	0,090	0,094	0,364	0,376
Листовые пластинки	0,289	0,296	0,561	0,709
Соцветия	0,021	0,003	0,307	0,023
Растение в целом	0,923	0,944	2,775	2,451

IV-XII этапов органогенеза. В наших предыдущих опытах (Викмане, Дзерве, 1973) установлено, что в климатических условиях Латвийской ССР в комбинации скрещивания грунтовых сортов томатов 'Бизон 639' и 'Талалихин 186' сорт 'Бизон 639' является более выраженным материнским сортом. Как нами было установлено (Маурина, Думпе, Викмане, 1978), аттрагирующая способность корней и листьев превалирует в начале онтогенеза - на первых этапах органогенеза растений. У женских особей шпината и томата эта способность упомянутых органов оказывается более растянута во времени и остается высокой и на последующих этапах органогенеза. Это дает преимущество женским растениям образовать более мощную вегетативную массу и обеспечить более продолжительную жизнь по сравнению с мужскими особями.

Как и можно было ожидать, в период развития растений с IV по I этапы органогенеза наибольшей аттрагирующей способностью характеризуются развивающиеся генеративные органы (таблица 4).

Особенно выражена эта способность у шпинатов мужских, а у томатов - материнских растений гетерозис-

Таблица 3

Динамика накопления сухой массы в наземных органах растений томатов (мг/1 раст.)

Этап органог.	Сорт	Листовые пластинки	Стебли	Генерат. органы	Наземная часть
IV	'Бизон 639'	0,145	0,135	0,005	0,285
	'Талалихин 186'	0,130	0,125	0,004	0,259
VI	'Бизон 639'	1,390	1,942	0,140	3,472
	'Талалихин 186'	1,030	1,740	0,132	2,902
IX	'Бизон 639'	4,270	5,002	0,774	10,046
	'Талалихин 186'	4,082	4,562	0,553	9,197
X-XII	'Бизон 639'	6,760	9,441	5,670	21,871
	'Талалихин 186'	6,450	6,872	3,861	17,183

Таблица 4

Аттрагирующая способность разных органов шпината и томатов в периоде с IV по IX этапы органогенеза

Пол растений	Формы	Наземная часть	Листовые пласт.	Стебли	Соцвет.	Растения в целом
Шпинат сорта 'Виктория'						
Мужской	2,5	3,1	1,9	4,0	14,1	3,0
Женский	2,6	2,3	2,4	4,0	8,0	2,6
Родительские растения гетерозисного гибрида томатов 'Бизон 639' x 'Талалихин 186'						
Отцовский	-	35,5	31,4	36,5	138,2	-
Материнский	-	35,2	29,4	37,0	154,8	-

ных гибридов. По-видимому это связано с особенностями развития растений. Мужские растения шпината после IX этапа

органогенеза (цветения) быстро стареет и отмирает, а женские растения продолжают развиваться и проходят еще X, XI, XII этапы органогенеза. Растения томатов как материнских, так и отцовских сортов продолжают расти и развиваться после цветения и оплодотворения первой кисти.

### Выводы

1. Аттрагирующая способность развивающихся генеративных органов скороспелой и позднеспелой кукурузы различна. Эта способность развивающейся метелки позднеспелой 'Миннесоты I3' значительно больше, чем скороспелой 'Саулайнео желтозерный'.
2. Аттрагирующая способность соцветий женских цветков значительно больше у скороспелой кукурузы, чем у позднеспелой. Это наблюдается не только у первого, наиболее развитого соцветия, но и у последующих.
3. Генеративные органы мужских особей шпината имеют значительно большую аттрагирующую способность, темп роста и развития. Во время цветения по содержанию сухой массы они более чем в I3 раз превосходят генеративные органы женских особей.
4. По аттрагирующей способности родительских растений гетерозисных гибридов томатов преобладают материнские растения.
5. Аттрагирующая способность вегетативных органов - листьев и корней - больше у женских особей, чем у мужских.

### Литература

1. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилятов в растении. М., 1976.
2. Куперман Ф.М., Дворянин Ф.А., Ростовцева З.П., Ржанова Е.И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. М., 1955, т. I.
3. Мауриня Х.А. Развитие генеративных органов кукурузы. - Труды Латв. с/х акад. 1957, т. VII.

4. Львова И.Н. Пол у растений. М., 1962.
5. Еременко Л.Л. Морфологические особенности овощных растений в связи с семенной продуктивностью. Новосибирск, 1975.
6. Мауриня Х.А., Думпе Э.В., Викмане М.Я. Изменение аттрагирующей способности отдельных органов и тканей в онтогенезе растений. - Тезисы доклада на 2- и Всесоюзной конференции "Биохимические и биофизические механизмы транспорта веществ у растений и его регуляция." Горький, 1978, 85-86.
7. Хьбитт Э. Песчаные и водные культуры в изучении питания растений. М., 1960.
8. Викмане М.Я., Дзерве К.Я. Активность оксиредуктаз в листьях сортов, используемых для получения гетерозисных гибридов томатов. - Ученые записки Латв. гос. университета им. П.Стучки, 1973, т. 183, 48-57.

ВИКМАНЕ М.Я., ДЗЕРВЕ К.Я., РУДЗИТЕ Л.Т.

## СПОСОБ ПОДБОРА РОДИТЕЛЬСКИХ ПАР ГЕТЕРОЗИСНЫХ ГИБРИДОВ ГРУНТОВЫХ СОРТОВ ТОМАТОВ

В последние годы более широко используется явление гетерозиса у всех культур, в том числе и у томатов. Тем не менее площади, занимаемые гибридными томатами, по-прежнему незначительны. Это связано как с трудоемкостью производства гетерозисных семян, так и с явно недостаточным числом комбинаций, обладающих гетерозисным эффектом.

Как культура, происходящая из сухих субтропиков, томаты требовательны к теплу и определенным условиям освещения. Вследствие высоких требований к условиям окружающей среды и длительности вегетационного периода, урожай томатов значительно колеблется в зависимости от изменений климатических условий. Поэтому и гибриды томатов необходимо создавать в местных условиях /1,2,3/.

Для расширения селекционной работы по созданию гетерозисных гибридов томатов в климатических условиях Латвийской ССР возникает необходимость разработки соответствующей методики подбора родительских пар, дающих при скрещивании высокопродуктивные гибриды, так как подбор соответствующих родительских форм для получения желаемых комбинаций до сих пор производится эмпирически. Нашими предыдущими работами /4,5,6/ доказана определенная взаимосвязь между активностью целого ряда физиолого-биохимических процессов в листьях и комбинационной способностью у грунтовых сортов томатов.

Цель настоящей работы — установить возможность прогнозирования гетерозисного потомства грунтовых сортов



томатов по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений.

### Методика

Для изучения комбинационной способности грунтовых сортов томатов с целью возможности прогнозирования гетерозиса в 3-летних исследованиях нами были использованы следующие сорта: 'Бизон 639', 'Талалихин 186', 'Пушкинский 1853', 'Плановый 904'.

Опыты проводились в 1975-1977 годах.

В полевых условиях растения томатов выращивались на экспериментальной базе Латвийской сельскохозяйственной академии "Елгава" квадратным способом с площадью питания 70 x 40 см по общепринятой в Латвийской ССР агротехнике для томатов открытого грунта. Исследования проводились в 4-х повторностях по 15 растений в каждой.

Для скрещивания в начале цветения томатов отбиралось по 10 растений из каждого сорта. Предназначенные для опыления цветки на кистях второго порядка кастрировались за день до их распускания, и сразу же или на следующий день наносилась на их рыльце пыльца сорта-опылителя. Кастрированные цветки изолировались ватой. Иногда такое опыление повторялось 2-3 раза в последующие дни.

Для определения содержания пигментов зеленых пластид использовались листья: на IV этапе органогенеза - 3-й настоящий лист, на VI этапе органогенеза - листья, в пазухах которых образуются генеративные органы, на IX этапе органогенеза - листья, в пазухах которых происходит самое интенсивное цветение, на X-XII этапах органогенеза - листья, в пазухах которых созревают плоды. Анализировались листовые пластинки.

Содержание пигментов зеленых пластид определялось спектрофотометрически /7/.

Для характеристики климатических условий в период полевых опытов использовались данные Гидрометслужбы Латвийской ССР.

Краткая характеристика метеорологических  
условий

По данным метеостанции, метеорологические условия в пригороде Елгава в годы проведения полевых опытов довольно резко отличались.

Лето 1975 года в целом было теплым, засушливым, малооблачным и продолжительным - около 80 дней (норма 50-70 дней).

В июле и в августе преобладал повышенный температурный режим. Средние температуры воздуха были на  $1-2^{\circ}\text{C}$  выше нормы. Сильно прогрелась почва, максимальные температуры на глубине 10 см достигли  $+25^{\circ}\text{C}$ .

Так как теплообеспеченность была хорошей, то при регулярном поливе овощные культуры росли и развивались хорошо.

Метеорологические условия лета 1976-1977 годов для теплолюбивых овощных культур большую часть вегетационного периода были неблагоприятными.

В течение лета 1976 и 1977 гг. преобладал режим пониженной температуры. Средние температуры воздуха летних месяцев (июль-август) были на  $2-3^{\circ}\text{C}$  ниже нормы. Минимальные среднемесячные температуры воздуха (июль-август) понижались до  $+1^{\circ}\text{C}$  (в 1976 г.),  $+5^{\circ}\text{C}$  (в 1977 г.), т.е., на  $4, 1-8, 1^{\circ}\text{C}$  ниже нормы. Минимальные температуры поверхности почвы были на  $5-7^{\circ}\text{C}$  ниже нормы. Осадки в 1976 г. были на 35-57 % ниже нормы, в 1977 г. - в пределах нормы.

Период вегетации теплолюбивых овощей (с температурами выше  $+15^{\circ}\text{C}$ ) в 1976 году закончился в конце июля (на 15 дней раньше срока), в 1977 году - в начале второй декады августа, т.е. в обычные сроки.

### Результаты и обсуждение

В настоящее время исследованию хлорофиллов и каротиноидов уделяется большое внимание, что объясняется их активным участием в разных биохимических и физиологических процессах растительного организма.

Известно, что хлорофилл выполняет важную биологическую функцию при восстановлении  $\text{CO}_2$  и синтезе первичных органических веществ зелеными растениями на свету. В пластидах хлорофиллу постоянно сопутствуют каротиноиды, которые осуществляют перенос фотосинтетического кислорода и могут рассматриваться как возможные компоненты реакций окисления - восстановления /8/.

В полевых опытах 1975-1977 гг. мы установили, что содержание зеленых пигментов закономерно повышается с возрастом растения томата у всех испытуемых сортов и гибридов и достигает максимума в период цветения, после чего заметно снижается. Относительно быстрее в онтогенезе нарастает количество хлорофилла *b*, что приводит к постепенному уменьшению отношения хлорофилла *a* к хлорофиллу *b*. Сумма каротиноидов с возрастом растения сравнительно мало уменьшается. Различия по содержанию хлорофиллов и каротиноидов между сортами и гибридами томатов наблюдаются в основном в фазах развития до цветения и особенно - во время цветения. Поэтому в таблицах 1 и 2 отражено содержание пигментов в листьях томатов только во время цветения.

Сорта томатов 'Бизон 639' и 'Пушкинский 1853', которые в комбинациях скрещиваний 'Бизон 639' и 'Талалихин 186', 'Пушкинский 1853' и 'Плановый 904' использовались в качестве материнских форм, отличаются более высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов по сравнению соответственно с сортами 'Талалихин 186' и 'Плановый 904' (табл. I, 2). Эти сортовые различия наблюдались также на этапах органогенеза до цветения и при разных метеорологических условиях выращивания (1975, 1976, 1977 гг.), следовательно, они

наследственно закреплены.

Поскольку пути переноса электрона в процессе фотосинтеза сложны, трудно судить, как преимущество количественного содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений томатов влияет на окислительно-восстановительные процессы, но судя по литературным данным об участии пигментов в электрон - транспортной цепи при фотосинтезе /8,9/, можно сделать вывод, что в листьях растений сортов томатов 'Бизон 639' и 'Пушкинский 1853' по сравнению соответственно со сортами 'Талалихин 186' и 'Плановый 904' возможны более интенсивные восстановительные процессы.

Из данных таблиц 1 и 2 видно, что количественное содержание пигментов в растениях томатов значительно изменяется под влиянием метеорологических условий: в 1976 и 1977 гг., когда температура воздуха ночью иногда снижалась до  $-1^{\circ}\text{C}$ , содержание хлорофиллов было значительно ниже, чем в 1975 г. Поскольку, другие величины, характеризующие метеорологические условия, больших различий не имели, очевидно, причиной снижения содержания хлорофиллов и повышения общего количества каротиноидов была более низкая температура ночью. Другими авторами /10,11,12,13/ установлено, что на количественное содержание пигментов теплолюбивых растений сильное влияние оказывают температурные условия окружающей среды, т.к. переход хлорофиллида в хлорофилл а и превращение хлорофилла а в хлорофилл  $\text{b}$  имеет ярко выраженный максимум, типичный для ферментативных процессов /14/. Отмечено также, что при неблагоприятных температурных условиях в растительных организмах /15/, в том числе и в томатах /16/, уменьшается общее содержание хлорофиллов.

Увеличение общего содержания каротиноидов в листьях томатов в 1976 и 1977 году, очевидно, можно рассматривать как защитную реакцию растений на воздействие пониженных температур.

Учет урожая плодов показал, что гибриды томатов 'Бизон 639' x 'Талалихин 186' и 'Пушкинский 1853' x 'План-

Содержание хлорофиллов в листьях томатов во время цветения (мг/100 см<sup>2</sup>).

Сорт	Хлорофилл а		Хлорофилл б		Хлорофилл (а+б)	
	$\bar{Sx}$	t факт.	$\bar{Sx}$	t факт.	$\bar{Sx}$	t факт.
1975 г.						
'Бизон 639'	2,60	10,61	1,30	2,77	3,90	9,20
'Талалихин 186'	2,29		1,20		3,49	
'Пушкинский 1853'	2,78	9,23	1,20	3,50	3,98	4,16
'Плановый 904'	2,59		1,12		3,71	
1976 г.						
'Бизон 639'	1,97	15,64	0,82	34,73	2,79	15,32
'Талалихин 186'	1,64		0,54		2,18	
'Пушкинский 1853'	1,78	10,87	0,98	9,23	2,76	10,55
'Плановый 904'	1,43		0,86		2,29	
1977 г.						
'Бизон 639'	1,92	3,94	0,78	5,43	2,70	10,98
'Талалихин 186'	1,71		0,52		2,23	
'Пушкинский 1853'	2,02	6,91	0,86	4,92	2,88	8,35
'Плановый 904'	1,76		0,64		2,40	

табл. <sup>†</sup> при  $\alpha 0,05 = 2,23$

новый 904'; полученные от скрещивания сортов, отличающихся по количественному содержанию хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений, проявляют в первом поколении гетерозис по урожайности (табл.3). В полевых опытах 1975-1977 гг. урожай гетерозисных гибридов на 17,6 - 80,0 % выше урожая материнских растений, на 30,4 - 139,6 % - отцовских растений и на

Таблица 2

Содержание каротиноидов в листьях томатов во время цветения (мг/100 см<sup>2</sup>).

Сорт	1975 г.		1976 г.		1977 г.	
	$\bar{Sx}$	t факт.	$\bar{Sx}$	t факт.	$\bar{Sx}$	t факт.
'Бизон 639'	1,22	8,97	2,20	23,62	2,23	4,08
'Талалихин 186'	0,96		1,99		2,19	
'Пушкинский 1853'	1,57		1,98		2,18	
'Плановый 904'	1,23	4,00	1,88	2,35	1,72	28,50

t табл. при  $\alpha 0,05 = 2,23$

21,4 - 53,0 % - гибридов обратного скрещивания.

Более высокий урожай гетерозисных гибридов, очевидно, объясняется тем, что гетерозисный гибрид представляет собой оптимальный вариант организма со значительно более широкой возможностью использования внешних условий, чем у исходных родительских форм, выращенных в таких же условиях. Наследственная основа каждого родительского сорта различна. Родительские организмы обладают определенной амплитудой модификационной изменчивости. В гибридном организме сосредоточены две наследственные основы, поэтому и его модификационная изменчивость значительно расширена. Вероятно у гибридов 'Бизон 639' x 'Талалихин 186' и 'Пушкинский 1853' x 'Плановый 904', полученных от скрещивания сортов, различающихся по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений, происходит наиболее полное взаимодействие типов обмена веществ, что приводит к гетерозису.

Принцип физиологического различия сортов томатов по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений может быть использован при подборе пар для получения гетерозисных семян.

Таблица 3

## Урожай родительских растений томатов и их гибридов

Сорт, гибрид	1975 г.				1976 г.				1977 г.			
	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4
'Бизон 639'	0,82				0,80				0,86			
'Талалихин 186'	1,02				0,70				0,63			
'Пушкинский 1853'	1,08				0,65				0,62			
'Плановый 904'	0,53				0,60				0,60			
'Бизон 639' х 'Талалихин 186'	1,33	162,2	130,4	133,0	1,02	127,5	145,7	121,4	1,21	140,7	192,1	149,4
'Талалихин 186' х 'Бизон 639'	1,00	98,0	121,7		0,84	120,0	105,0		0,81	128,6	94,2	
'Пушкинский 1853' х 'Плановый 904'	1,27	117,6	239,6	153,0	1,17	180,0	195,0	145,0	0,90	145,2	150,0	150,0
'Плановый 904' х 'Пушкинский 1853'	0,83	158,5	76,8		0,80	133,3	123,1		0,60	100,0	96,8	

1 - урожай с одного растения (кг),

2 - урожай гибрида к урожаю материнского растения (%),

3 - урожай гибрида к урожаю отцовского растения (%),

4 - урожай гетерозисного гибрида к урожаю гибрида обратного скрещивания (%).

### Выводы

1. С целью ускорения подбора пар для гибридизации грунтовых сортов томатов предлагается способ подбора родительских пар гетерозисных гибридов по содержанию хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений.
2. В качестве материнского компонента при скрещивании используют сорта с более высоким содержанием хлорофиллов и каротиноидов в листьях растений.
3. Урожай гетерозисных гибридов томатов с одного растения в полевых условиях Латвийской ССР на 18 - 80 % выше урожая материнских сортов, на 30 - 140 % - отцовских сортов и на 21 - 53 % выше урожая гибридов обратного скрещивания.

### Литература

1. Dhillen G.S., Nandpuri K.S., Gupta V.P. - J. Res. , 1975, 12, № 3, 258-264.
2. Preil W. Gartebauwissenschaft , 1976, 41, № 6, 248-252.
3. Kinet J.M. Sci. hort. , 1977, 6, № 1, 15-26.
4. Викмане М.Я., Дзерве К.Я. - Ученые записки ЛГУ им. П. Стучки, Рига, 1973, т. 183, 48-57.
5. Викмане М.Я., Крейере Р.К., Лапина Х.Ч., Дзерве К.Я. - Ученые записки ЛГУ им. П. Стучки, Рига, 1973, т. 183, 58-65.
6. Викмане М.Я., Мауриня Х.А. - Сб. Регуляция роста и питание растений, Рига, 1976, 91-96.
7. Шлык А.А. - Сб. Биохимические методы в физиологии растений, М., 1971, 154-170.
8. Луганская А.Н., Красновский А.А. - Молекулярная биология, 1970, т. 4, вып. 6, 848-859.



9. Красновский А.А. - Теор. основы фотосинтетич. продукт.,  
М., 1972, 23-24.
10. Шутов Д.А., Беляев Н.В. - Известия Молд. филиала АН СССР,  
1961, № 4 (82), 3-15.
11. Кушниренко С.В. - Биохимические основы повышения  
качества семян с-х. растений,  
М., 1964, 230-236.
12. Соломоновский Л.Я. - Растительн. богатства Сибири.,  
Новосибирск, 1971.
13. Севрова О.К., Новоселова А.Н. - Физиол. механизмы адап-  
тации и устойчивости у раст., Ново-  
сибирск, 1972, ч. I, 63-69.
14. Кушниренко С.В., Морозова Р.С. - Ботан. ж., 1963, т. XLVIII,  
вып. 5, 720-724.
15. Иманов А.Т. - Физиология растений, 1969, т. I6,  
вып. I, 139-140.
16. Сааков В.С. - Докл. АН СССР, 1970, т. 193, № I, 231-234.

ВАРНА Р.Я., ЭГЛИТ В.Р., ВЕРБОВСКАЯ И.В.

## ВЛИЯНИЕ ЭТРЕЛА И ГИББЕРЕЛЛИНА НА УРОЖАЙ ОГУРЦОВ

Физиологически активные вещества этрел (2-хлорэтил-фосфоновая кислота) и гиббереллин влияют на рост растений и их сексуализацию. Усиление феминизации под влиянием этрела /6,7/ влечет за собой некоторое повышение раннего урожая /2,5/. Под воздействием гиббереллина отмечается сдвиг сексуализации в мужскую сторону /3/. В то же время некоторые авторы наблюдают ускорение плодоношения под влиянием гиббереллина /4/. Имеется данные о различной реакции на физиологически активные вещества сортов огурцов с разной выраженностью мужского и женского пола /1,5/.

Нами исследовано влияние этих веществ в условиях вегетационного домика на частично двудомные сорта женского типа 'Посредник' (в 1975 г.) и 'Урожайный 713' (в 1976 г., 1977 г.) и на местный сорт мужского типа 'Диндоня залие кекару'. Опыт заложен в вегетационных сосудах типа Митчерлих в почвенной культуре. Растения подвизывались в вертикальном положении, выращивались при естественном освещении и нерегулируемой температуре. Для опрыскивания растений использовался 0,015 % раствор гиббереллина и 0,01 % раствор этрела. Первый раз растения опрыскивались в фазе I-2 настоящих листьев, что соответствовало IV-V этапам органогенеза. Последующие два опрыскивания проводились с интервалом в 3 дня. Учет урожая производился с каждого растения отдельно (30 растений в варианте) три раза в неделю.

Влияние этрела на урожай огурцов проверялось (в 1977 г.) в производственных условиях совхоза им. Ленина Рижского района. Опыт был заложен в неотопливаемых пленочных теплицах. Рассада выращивались в торфяных горшочках

в застекленной теплице и в фазе 4-5 листьев пересажена в грунт пленочной теплицы с расстоянием между рядами 80 см, между растениями - 45-50 см. Растения подвязывались вертикально, по мере роста производилась прищипка боковых побегов после 2-4 листа. Растения каждого варианта высаживались в 4-х повторностях (по 12 м<sup>2</sup>). Учет урожая производился по повторностям со 120 растений каждого варианта 3 раза в неделю. Опрыскивание этрелом проводилось по той же схеме, как и в вегетационном опыте.

### Результаты и обсуждение

У сортов женского типа 'Посредник' и 'Урожайный 713' обработка этрелом дала прибавку раннего урожая (за 10 дней плодоношения) примерно на 40-50 %, что объясняется увеличением феминизации в начале цветения. Урожай за месяц плодоношения и за весь период вегетации близки к контрольному варианту (табл. I, рис. I). Количество плодов у растений, обработанных этрелом, до конца вегетационного периода выше, чем в контрольном варианте (табл. I).

У сорта мужского типа 'Диндоня залие кекару' усиление женской сексуализации (в 8-16 раз) под влиянием этрела в условиях вегетационного опыта реализуется в прибавке урожая. В среднем за 3 года первые пять сборов дали прибавку урожая по весу на 196 %, за месяц плодоношения - на 22 %, а за весь вегетационный период - на 18 %. Аналогичное увеличение урожая наблюдалось и по количеству плодов (табл. 2 рис. I).

Плоды у растений, обработанных этрелом, меньше контрольных по весу на 16-10 % и в конце вегетационного периода нередко грушевидной формы.

Обработка гиббереллином растения сорта 'Диндоня' залие кекару' значительно понизила ранние урожаи: за первые 10 дней плодоношения урожай составлял лишь 30 %, за месяц - 87 % от контрольного варианта. К концу вегетационного пе-

Таблица I

Влияние этрела и гиббереллина на урожай огурца сортов менского  
типа

Сорт	Вариант	Год	Вес плодов на I растении (г)			Кол-во плодов на I раст. (шт.)		
			10 дней	Месяц	Веgetац. период	10 дней	Месяц	Веgetац. период
Посредник	Контроль	1975	82	335	983	0,9	4,4	13,0
	Этрел	1975	124	375	1028	1,7	5,1	13,6
	Гиббереллин	1975	95	370	1004	1,2	4,2	12,8
	Контроль	1976	127	712	1328	1,2	6,1	12,4
		1977	196	794	1157	1,7	6,6	10,7
	$\bar{x}$		161	753	1242	1,5	6,4	11,5
	Урожайный 713'	Этрел	1976	197	729	1317	1,8	6,9
1977			243	827	1118	2,5	7,7	11,3
$\bar{x}$			220	778	1217	2,2	7,3	12,2
	Гиббереллин	1976	146	634	1197	1,3	5,7	11,4
		1977	169	793	1156	1,3	6,4	11,1
	$\bar{x}$		157	712	1176	1,3	6,1	11,3

Таблица 2

Влияние этилена и гиббереллина на урожай огурца сорта 'Диндоня залие кекару'.

Вариант	Год	Вес плодов на I растении (г)			Кол-во плодов на I растение (шт.)		
		10 дней Ме-сяц	Вегетац. период	10 дней Ме-сяц	Вегетац. период	10 дней Ме-сяц	Вегетац. период
Контроль	1975	28	184	682	0,2	1,4	5,9
	1976	99	610	1194	0,8	4,6	10,0
	1977	41	651	982	0,3	5,1	8,9
	$\bar{x}$	56	482	953	0,4	3,7	8,3
Этилен	1975	95	312	907	0,9	2,6	8,5
	1976	227	709	1391	2,1	6,9	14,1
	1977	179	735	1075	1,7	7,4	12,3
	$\bar{x}$	167	588	1124	1,5	5,6	11,6
Гиббереллин	1975	14	131	686	0,1	0,9	6,0
	1976	38	557	1157	0,3	4,1	9,9
	1977	0	565	860	0	4,3	7,7
	$\bar{x}$	17	418	901	0,1	3,1	7,9

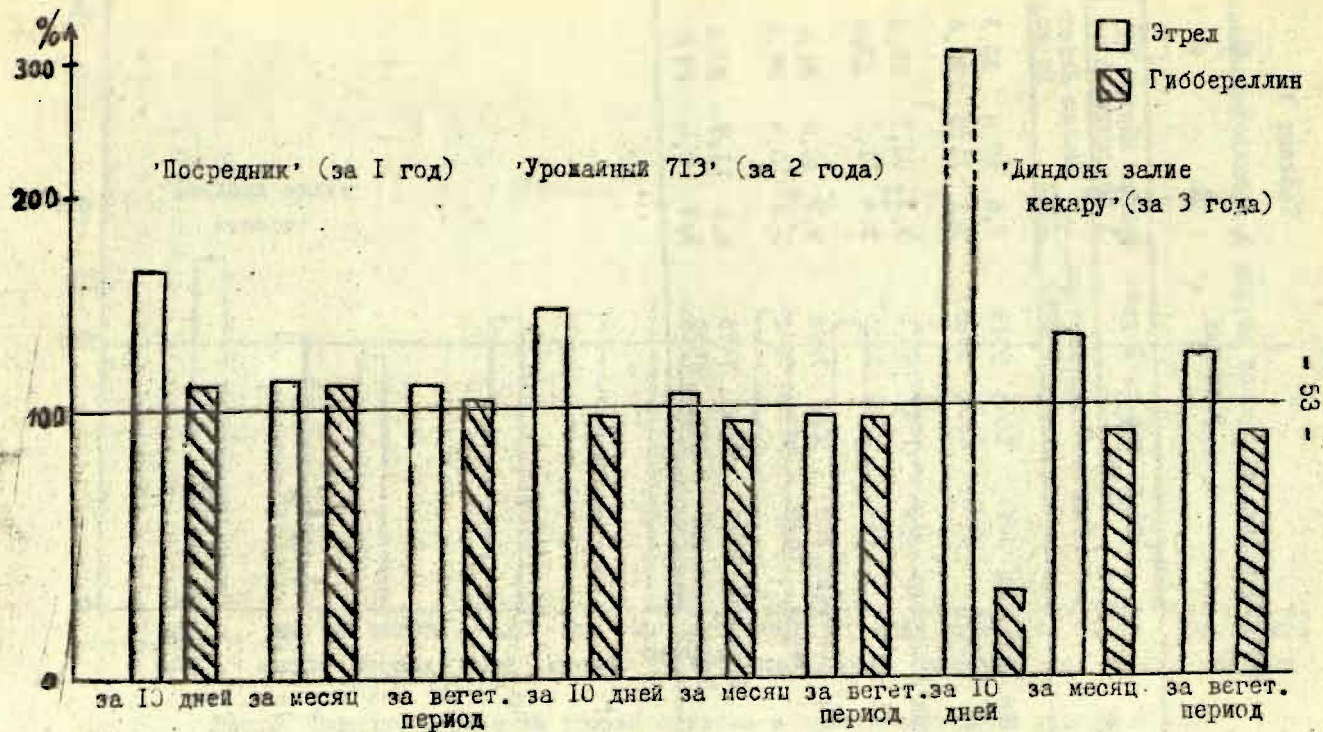


Рис. 1 Влияние этрела и гиббереллина на урожай огурцов (вес плодов на 1 растение в % к контролю).

Таблица 3

Влияние стрела на урожай огурца в производственных условиях

Сорт	Вариант	Вес плодов на I рас- тение (г)			Кол-во плодов на I растение (шт.)		
		10 дней	Месяц	Вегетац. период	10 дней	Месяц	Вегет. период
'Диндоня залие кекару'	Контроль	420	1844	5719	2,6	10,4	33,3
	Стрел	543	1931	5386	3,1	11,0	30,8
'Либелла'	Контроль	569	1767	4568	3,3	10,3	28,3
	Стрел	622	1948	5355	3,4	11,1	33,0
ТСХА-2II	Контроль	948	3009	7208	3,3	10,0	26,6
	Стрел	1053	3178	7642	3,8	10,4	28,6
ТСХА-I	Контроль	1094	3280	7475	4,0	11,5	27,0
	Стрел	991	2522	6522	3,3	8,6	25,0

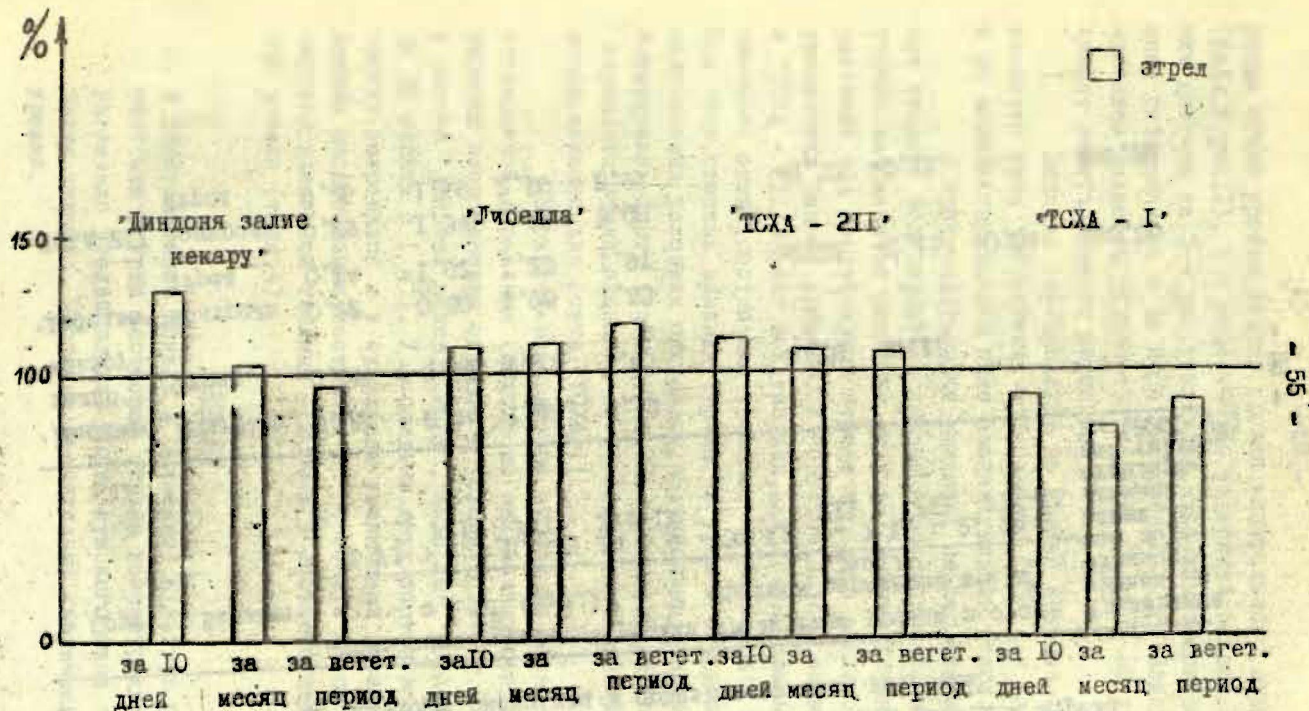


Рис. 2 Влияние этрела на урожай огурцов в производственных условиях (вес плодов на I растении в % к контролю).



Таблица 4

Увеличение урожая огурцов в стоимостном выражении под влиянием этрела по периодам омыта пещ в производственных условиях

Сорт	Вариант	Стоимостное выражение урожая с 1 м <sup>2</sup> (руб.)				Увеличение урожая в стоимостном выражении с 1 м <sup>2</sup> (руб.)				Увеличение урожая в стоимостном выражении с площади стандартной теплицы (2000 м <sup>2</sup> )
		30 У1	3 - 7 У11	10 - 21 У11	24 - 9 У11-IX	30 У1	3 - 7 У11	10 - 21 У11	24 - 9 У11-IX	
'Диндоня залие кекару'	Контроль	0,09	0,54	1,04	4,13					
	Этрел	0,05	0,85	1,15	3,45	+0,31	+0,11			
'Либеλλα'	Контроль	0,22	0,80	1,08	1,83					
	Этрел	0,14	1,02	1,23	1,87	+0,22	+0,15	+0,04	660,00	
ТСХА-211	Контроль	0,29	1,34	1,98	3,00					
	Этрел	0,26	1,66	2,16	2,95	+0,32	+0,18		840,00	

риода общий урожай достиг уровня контрольного варианта (табл.2, рис.1). Это объясняется задержкой появления женских цветков на 3-4 дня, усилением маскулинизации под влиянием гиббереллина, а по мере уменьшения этого влияния появлением большего количества женских цветков во второй половине вегетационного периода.

Влияние гиббереллина на урожай огурцов сортов женского типа 'Посредник' и 'Урожайный 713' как по весу, так и по количеству плодов было незначительным (табл.1, рис.1).

В производственных условиях неотапливаемых пленочных теплиц подтвердились основные закономерности влияния этрела на развитие растений огурца. Усиление феминизации растений под воздействием этрела частично реализовалось в увеличении ранних урожаев. У сортов 'Диндоня залие кекару' и 'ТСХА - 2II' эффект воздействия, аналогично данным вегетационного опыта, постепенно снижался (у 'Либелла' - увеличился). При этом, степень влияния этрела на урожай огурцов в производственных условиях оказалась значительно меньше, чем в вегетационном опыте (табл.3, рис.2). В конкретных условиях эксперимента этрел оказался неэффективен при производственном использовании для сорта 'ТСХА-I'.

Положительное влияние этрела на ранние урожаи в стоимостном выражении (исходя из закупочных цен в различные периоды плодоношения огурцов в условиях 1977 г.) проявилось у сортов 'Диндоня залие кекару', 'Либелла', 'ТСХА-2II' (от II до 32 копеек с 1 м<sup>2</sup>). У последних двух сортов положительный эффект сохранился и в суммарном увеличении урожая за весь период плодоношения, составляя (после пересчета на площадь стандартной пленочной теплицы - 2000 м<sup>2</sup>) соответственно 660 и 840 рублей (табл.4).

### Выводы

1. В вегетационном домике в почвенной культуре опрыскивание растений огурца раствором этрела концентрации 0,01 % увеличило урожай плодов сорта мужского типа 'Диндоня залие кекару'. Особенно значительно увеличение раннего урожая.

Влияние этрела на сорта женского типа 'Посредник' и 'Урожайный 713' проявилось только в увеличении раннего урожая.

2. В тех же условиях отрицательный эффект опрыскивания растений огурца сорта мужского типа 'Диндоня залие кекару' раствором гиббереллина концентрации 0,015 % выразился, в основном, в значительном понижении раннего урожая.

На урожай огурцов сортов женского типа 'Посредник' и 'Урожайный 713' гиббереллин явного влияния не оказал.

3. В производственных условиях неотапливаемых пленочных теплиц получены положительные результаты влияния этрела на урожай огурцов сорта 'Диндоня залие кекару', 'ТСХА-2II' и 'Лиabella'. Этрел оказался неэффективен для сорта 'ТСХА-I'. Увеличение урожая значительно меньше, чем в условиях вегетационного домика, но закономерности влияния этрела, в основном, аналогичны данным вегетационного опыта.

Увеличение урожая в стоимостном выражении с площади стандартной пленочной теплицы (2000 м<sup>2</sup>) составило от 660 до 840 рублей.

4. Действие одного и того же физиологически активного вещества на разные сорта огурца как в экспериментальных, так и в производственных условиях, проявляется неодинаково.

#### Литература

- Г. Агапова С.А. Особенности семеноводства гетерозисных гибридов тепличного огурца с применением физиологически активных веществ. - Докл. Моск. с-х. акад. ии. К.А. Тимирязева, 1975, 1975, вып. 2II, 78-83.

2. Санкин Л.С., Рыков А.В. Изменение пола у огурцов при обработке 2-хлорэтилфосфоновой кислотой. -Сиб.востн.с.-х.науки 1974, № 5, 80-81.
3. Хрянин В.Н. Изменение пола у растений под влиянием гиббереллина и хлорхолинхлорида. - Докл. ВАСХНИЛ, 1978, № 3, 18-21.
4. Шупак К.Д., Серединоская А.Ф., Суманова В.Е. О действии гиббереллина на томаты и огурцы в зависимости от особенностей сортов и условий их выращивания. - В кн.: Гиббереллины и их действие на растения. М., 1963.
5. Ярашвине В.А., Новицкене Л.Л. Влияние 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на проявление пола и урожайность у некоторых сортов огурцов. - В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, 1977, 77-80.
6. Ivahori, Lyons J.M., Sims W.L. Induced femalness in cucumber by 2-chloroethanephosphonic acid. "Nature", 1969, vol. 222, nr. 5190, 271-212.
7. Rudich J., Halvey A.N., Kedar N. Increase in femalness of thee cucurbits by treatment with ethrel, en ethylene releasing compound. "Planta" (Berl.), 1969, vol. 86, No 1, 69-76.

ДУМРЕ Э.З., ЗЕЛЕНКО С.И., САБЛИНА И.Ф.

ВЛИЯНИЕ ЭТРЕЛА НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ  
РАСТЕНИЙ ШПИНАТА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ СПОСОБА  
ПРИМЕНЕНИЯ

С каждым годом расширяется применение регуляторов роста растений, одним из таких является этрел (2-хлорэтил-фосфоновая кислота). Довольно четко изучено влияние этрела на рост растений. Установлено, что этрел тормозит рост главного стебля яровой /4/ и озимой пшеницы /7/ и вызывает значительное укорочение междоузлий у огурцов /5,6,8/. У обработанных этрелом растений в некоторых случаях наблюдается уменьшение ассимиляционной поверхности /3/.

Данные ряда исследователей свидетельствуют о том, что обработка растений огурца, тыквы, кабачков, батата и др. этрелом значительно влияет на формирование женских и мужских цветков. Этрел вызывает увеличение количества женских цветков /1,5,6,9,11/ и повышается урожай раннего сбора огурца /6/ и кабачков /9/.

Данных о том, как проявляется влияние этрела на интенсивность одного из основных физиологических процессов - дыхание, пока мало. В наших предыдущих исследованиях /2/ установлено, что опрыскивание растений шпината раствором этрела (50 мг/л) усиливает процесс дыхания, особенно в корневых системах растений в период появления соцветия.

В литературе имеются указания на то, что применение этрела через корневую систему менее эффективно, чем опрыскивание растений /10/. Отмечается также, что замачивание семян огурца на 2 часа в растворе этрела в концентрациях 500-2000 мг/л не вызывает изменения сексуализации растений /8/.

Целью нашей работы было выяснить - одинаково ли,

влияние этрела на интенсивность дыхания растений при различных способах его применения: при замачивании семян, опрыскивании раствором этрела и доставлении этрела в питательном растворе.

### Методика

Объектом исследований служили растения шпината сорта 'Виктория'.

Растения выращивались в водной культуре на питательном растворе Кнопа с добавкой микроэлементов по Арнону. В фазе второго настоящего листа растения высаживались в литровые сосуды по 5 растений в каждом. Через каждые 10-12 дней питательный раствор менялся.

Имелись следующие варианты:

1. Контроль,
2. Семена замачивались на 2 часа в растворе этрела в концентрации 100 мг/л,
3. Этрел в питательном растворе 10 мг/л,
4. Растения в фазе 1-2 настоящего листа (в возрасте 13 дней) опрыскивались раствором этрела в концентрации 50 мг/л.

Концентрация для опрыскивания растений была установлена предыдущими исследованиями как оказывающая влияние на сексуализацию и процесс дыхания растений шпината. В питательном растворе концентрация была снижена, поскольку его влияние на растения было непрерывным, а для замачивания семян концентрация была в два раза выше по сравнению с опрыскиванием, поскольку имелись в литературе /8/ указания, что даже 2-4 раз повышенные концентрации при замачивании семян не оказывают влияние на сексуализацию растений огурца.

Интенсивность дыхания определялась методом открытой манометрии на аппарате Варбурга. Интенсивность дыхания листьев корневых систем растений выражалась в  $\text{мкл O}_2$  на мг сухой массы.

Результаты и обсуждение

В общем интенсивность дыхания корневых систем и листьев растений шпината под воздействием этреда повышается (таблица, рисунки 1,2). В начале опыта, когда воз-

Таблица

Влияние этреда на интенсивность дыхания растений шпината (в % от контроля)

Вариант	Возраст растений в днях				
	7	13	20	27	42
Корни					
1. Контроль	100	100	100	100	100
2. Семена замочены в растворе этреда 100 мг/л	94,6	176,7	129,5	172,3	134,5
3. Этред в питательном растворе 10 мг/л	93,1	160,4	133,7	218,7	-
4. Растения опрысканы раствором этреда 50 мг/л	-	-	104,9	291,1	65,5
Листья					
1. Контроль	100	100	100	100	100
2. Семена замочены в растворе этреда 100 мг/л	87,4	139,7	161,4	129,1	107,9
3. Этред в питательном растворе 10 мг/л	108,8	113,9	154,9	111,9	93,3
4. Растения опрысканы раствором этреда 50 мг/л	-	-	109,7	110,6	84,1

раст растений достигает 7 дней, различия не велики, выше 74 интенсивности дыхания наблюдается только:

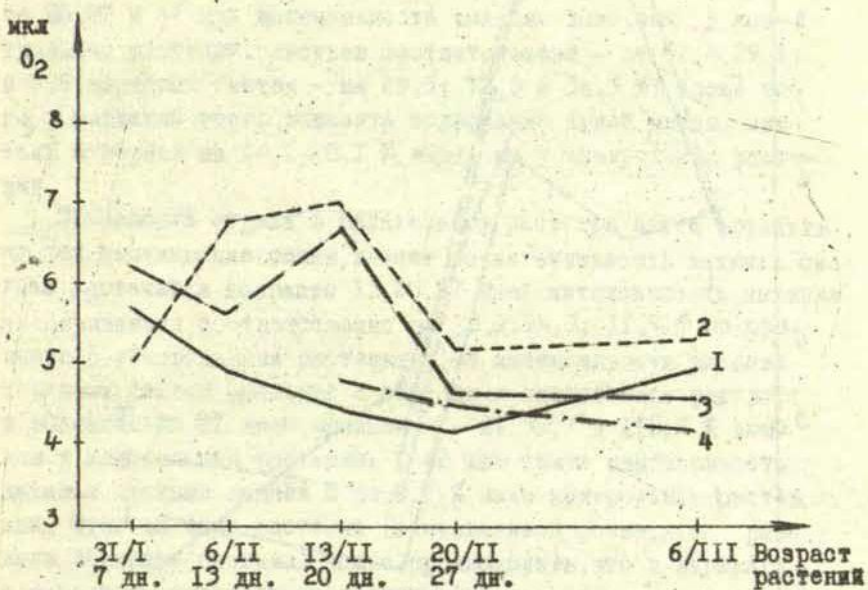


Рис. I Влияние этрела на интенсивность дыхания листьев растений шпината (мкл O<sub>2</sub> на мг сухой массы).

- |                              |                       |
|------------------------------|-----------------------|
| I - контроль,                | 3 - этрел в растворе  |
| 2 - семена замочены в этреле | 4 - опрыснуты этрелом |



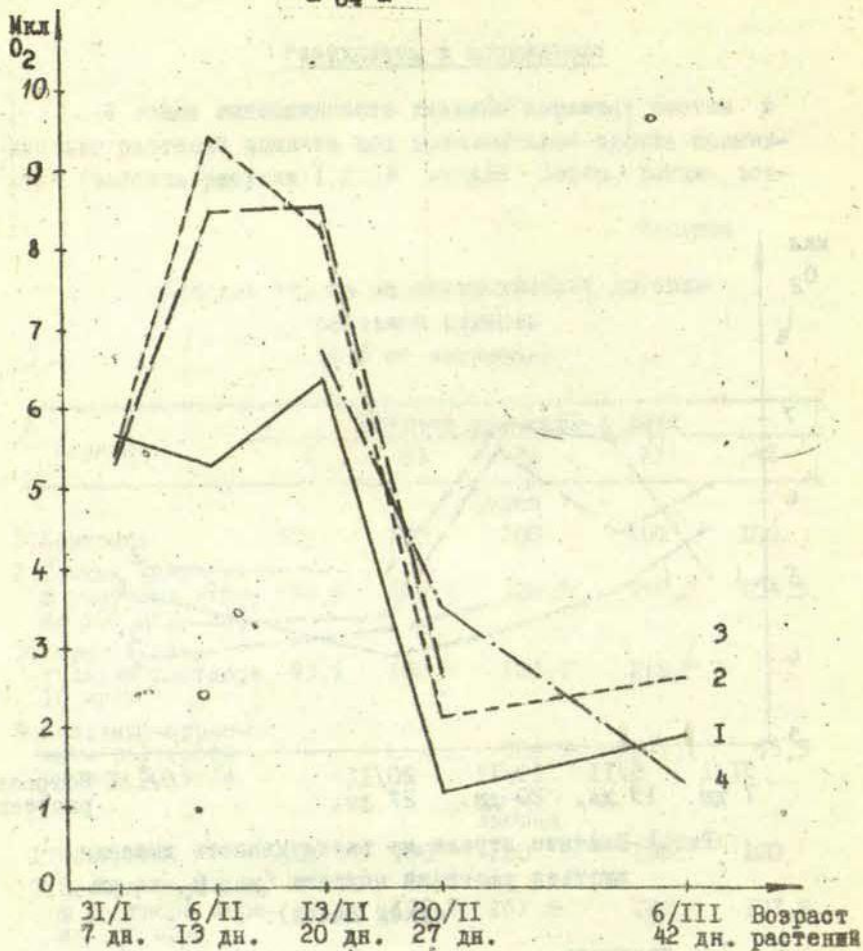


Рис. 2 Влияние эстрела на интенсивность дыхания корней растений шпината (мл  $\text{O}_2$  на г сухой массы)

в листьях у растений с этрелом в питательном растворе, но уже на 13-й день после начала опыта интенсивность дыхания растений, обработанных этрелом, на 13,9-76,7 % превышает интенсивность дыхания контрольных растений. Влияние этрела на повышение интенсивности дыхания больше проявляется в варианте при замачивании семян. В этом варианте в возрасте 20, 27 и 42 дня интенсивность дыхания выше, чем у контрольных растений: листьев соответственно - на 61,4; 29,1 и 7,9, корневых систем - на 29,5; 72,3 и 34,5 %. Кроме того, у растений этого варианта содержание сухой массы листьев и корней на 14,2-28,1 % выше, чем у контрольных растений.

Применение этрела в питательном растворе менее эффективно, чем замачивание семян, влияет на интенсивность дыхания листьев растений; в возрасте 13, 20, 27 дней интенсивность дыхания увеличивается соответственно на 13,9; 54,9; 11,9 % по сравнению с контрольными растениями, но интенсивность дыхания корневых систем растений с этрелом в питательном растворе в возрасте 20, 27 дней наивысшая - на 33,7 и 118,7 % выше чем у контрольных растений. К 42 дня опыта интенсивность дыхания листьев падает и на 6,7 % ниже контрольных растений. Судя по виду растений (отставание в росте, хуже развита корневая система) можно предположить, что в варианте с этрелом в питательном растворе повышение интенсивности дыхания является не продуктивным.

В возрасте 13 дней растения опрыскивались раствором этрела 50 мг/л. Через 7 дней (возраст растений 20 дней) у этих растений повышена интенсивность дыхания, на 9,7 % в листьях и на 4,9 % в корнях по сравнению с контрольными растениями. Повышенная интенсивность растений этого варианта сохраняется и в возрасте 27 дней, но в 42-дневном возрасте у опрысканных раствором этрела растений интенсивность дыхания ниже, чем у контрольных растений, как в листьях так и в корневых системах.

В общем из полученных данных можно сделать заклю-

чение, что влияние этрела на процесс дыхания растений шпината независимо от способа применения в начале вегетации проявляется в одном направлении - в повышении интенсивности этого процесса.

### Выводы

1. Замачивание семян растений шпината на 2 часа в растворе этрела в концентрации 100 мг/л вызывает повышение интенсивности дыхания как листьев, так и корневых систем растений в возрасте 13-42 дня.
2. Влияние этрела в питательном растворе (10 мг/л) в начале вегетации также проявляется в повышении интенсивности дыхания листьев и корневых систем растений шпината.
3. Опрыскивание растений шпината раствором этрела (50 мг/л) в первые 14 дней повышает интенсивность дыхания листьев и корней растений, но потом наблюдается снижение интенсивности дыхания.

### Литература

1. Агапова С.А. Об использовании этрела в гибридном семеноводстве тепличного огурца. - Докл. советских ученых к XIX международному конгрессу по садоводству. М., 1974, 307-310.
2. Думпе Э.В., Зеленко С.И., Мауриня Х.А., Саблина И.Ф. - В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс, 1960.
3. Траканов Г.И., Агапова С.А. О влиянии обработки этрелом на проявлении пола у огурца и возможность использования его в гибридном семеноводстве. - Докл. ТСХА 1973, вып. 195, 157-162.
4. Федин М.А., Гыска М.Н. Влияние этрела как гаметоцида на яровую пшеницу. - Химия в сельском хозяйстве, 1975, 13, №1, 41-44.

5. Ejsmond J. Wplyw Ethrelu na wytwarzanie kwiatow zen- skich i meskich oraz plonowanie ogorkow. Biul. warzywn. Inst. warzywn. Skrierniewiczach; 1974, 16, 229-236.
6. Gabino Crispin Churata, Masca Manuel, Awad Marcel. Efeito do acido-2 chloroetilfosfonico (ethephon) no florescimento e na frutificacao de pepino (*Cucumis sativus* L.). - Rev. Ceres. Univ. fed. Vicoso, 1974, 21, Nr. 116, 284-293.
7. Prochazka S., Vincikova M., Bartova M. Distribution of assimilates in plants of winter wheat after the applilion of 2-chlorethylphosphonic acid (ethrel). - Acta Univ. agr. 1975, A 23, Nr. 4, 967-973.
8. Robinson R., Stanton S., Manuel D., de la Guardia. Regula- tion of sex expression in the Cucumber. - Bioscience, 1969, 19, 2, 141-142.
9. Sams Carl E., Krugger W.A. Ethephon alteration of flowe- ring and frud set pattern of summer squash. -- Hort Science, 1977, 12, Nr. 2, 162-164.
10. Shanmugam A., Srivivasan C. Influence of ethephon on the growth and yield of swweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.). - Hort. Res., 1973, 13, Nr. 2-3, 143-145.
11. Shanmugavelu K.G., Thamburaj S. Effect of ethephon (2- chloroethyl phosphonic acid) on *Trichosanthes anquina* L. - Madras Agr. J., 1973, 60, Nr. 9-12, 1667-1672.

## ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ ОРГАНИЧЕСКИХ КИСЛОТ В ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНАХ ОСИНЫ

Цветение, для которого характерно интенсивное протекание всех физиологических процессов, связано и с усилением обмена органических кислот /1/, примером чего служит повышенная кислотность в листьях. По мере формирования самых репродуктивных органов в них наблюдаются количественные изменения отдельных органических кислот /2/. Если у однолетних и двулетних растений на протяжении всего вегетационного периода качественный состав органических кислот остается неизменным /3/, то у многолетних, например, в листьях яблони и черной смородины, в течение вегетационного периода отмечены изменения их качественного состава /4/. Таким образом, как приведенными примерами, так и другими здесь не отмеченными работами показано, что любой процесс роста и развития растений сопровождается сдвигами в обмене органических кислот. Поэтому, изучая биохимические превращения в развивающихся генеративных почках осины, в зависимости от их сексуализации, наше внимание было привлечено к обмену органических кислот. Так как в литературе соответствующих данных мы не обнаружили, с целью изучения биохимических аспектов развивающихся генеративных органов мы поставили задачу установить изменения качественного и количественного состава органических кислот в генеративных органах осины на различных этапах их развития.

### Материал и методика

Объектом исследований служили генеративные почки осины (*Populus tremula* L.), произрастающей на территории лесохозяйства "Ценас" Латвийской ССР.

Сбор материала проводили ежемесячно с 30 июня 1973 года по 2 апреля 1974 года (начало цветения), исклю-

чая ноябрь и февраль. Материал, собранный с 3-4 деревьев каждого пола, приблизительно одинакового возраста (20 - 25 лет), анализировали отдельно для каждого растения. Материал собирали по возможности с ветвей одинакового яруса и одинаковой ориентации, так как ярусность листьев влияет на содержание органических кислот в них /5,6/. Свежий материал фиксировали в кипящем 96 % этаноле. Фиксированный материал после отделения спирта, растирали в ступке и дважды экстрагировали 75 % этанолом в течение 30 минут на кипящей водяной бане в колбе с обратным холодильником /7/. Объединенные спиртовые растворы после фиксации и экстракции объединяли и упаривали до водного остатка. При помощи ионообменной хроматографии органические кислоты отделили от других соединений. Для этого экстракт сначала пропускали через аннионит АВ-17-8, приготовленный в  $\text{OH}^-$  форме. Элюцию органических кислот с аннионита производили 4 %  $\text{NaOH}$  /8,9/. Для получения раствора свободных органических кислот, элюат с анионита пропускали через колонку с катионитом КУ-2 или Dowex 50W x 16 в  $\text{H}^+$  форме. Полученный таким образом раствор органических кислот упаривали в фарфоровых чашках на кипящей водяной бане. Сухой остаток растворяли в 80 % этаноле. Для разделения органических кислот применяли хроматографическую бумагу марки РН-12 и систему растворителей  $n$ -бутанол- $\text{HCOOH}$ - $\text{H}_2\text{O}$  (15:3:2) /10/. Хроматограммы проявляли 0,04 % раствором бромфенолсинего в 96 % этаноле /11/. Для количественного определения органических кислот на хроматографическую бумагу наносили исследуемый раствор в виде черты длиной в 6 см. После разделения кислот хроматограмму тщательно проветривали до полного удаления следов  $\text{HCOOH}$ . Потом хроматограмму опрыскивали 0,02 % спиртовым раствором бромфенолсинего /12/. Проявившиеся желтые полосы органических кислот вырезали, измельчали в виде гребешка и заливали свежeproкипяченной дистиллированной водой /13/. Экстракцию повторяли дважды. Экстракты объединяли и титровали 0,02н  $\text{NaOH}$  по фенолфталеину /14/. Вычисление содер-

хания отдельных органических кислот производили по расчету, предложенному Солдатенковым С.В. и Мазуровой Г.Р./14/.

### Результаты и их обсуждение

Из 7 органических кислот, обнаруженных в генеративных органах осины, идентифицированы были 5 (рис.1).

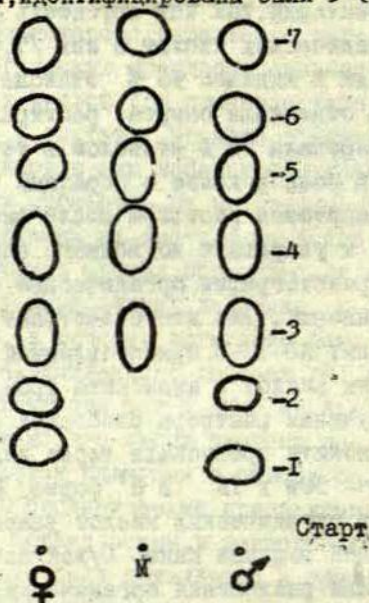


Рис.1 Распределение органических кислот генеративных органов осины на бумажной хроматограмме. Бумага FN-12, система растворителей н-бутанол-муравьиная кислота-вода (15:3:2). Кислоты 1 и 2 не идентифицированы, 3-винная кислота, 4-лимонная кислота, 5-яблочная кислота, 6-аконитовая кислота, 7-янтарная кислота, M-метчики, ♀ - у женских особей, ♂ - у мужских особей.

Качественный состав органических кислот в генеративных органах мужских и женских растений оказался одинаковым и на протяжении всего периода исследований не из-

менился. В то же время их количественное содержание подвергалось значительным изменениям, и особенно у женских особей (табл. I, рис. 2, 3). В сентябре (рис. 2, 3) в генеративных органах наблюдается накопление всех кислот, что особенно выражено у особей женского пола. В это время содержание органических кислот у женских особей более, чем в 2 х выше по сравнению с мужскими растениями. Интересно, что за соответствующий период времени наблюдался самый низкий уровень фенольных соединений /15/. Так как биосинтез фенольных соединений тесно связан с обменом органических кислот /16/, можно предположить, что при реорганизации генеративных органов к периоду покоя, более важную роль играют органические кислоты. В это время наблюдается также завершение формирования генеративной почки, т.е. образовались все морфологические структуры соцветия и цветка. Постепенное понижение количественного содержания органических кислот в течение периода покоя, по-видимому, связано с их использованием как дыхательного субстрата. Резкое повышение количества кислот после выхода из зимнего покоя совпадает с протеканием этапа спорогенеза. Интересный факт отмечен к началу цветения, когда содержание винной и лимонной кислот резко повышается (рис. 2, 3), а янтарной падает практически до нуля (рис. 2). Рядом авторов /3, 4, 17, 18, 19/ подчеркнута, что винная и лимонная кислоты накапливаются в молодые, активно растущие ткани. Мы предполагаем, что спад содержания янтарной кислоты является следствием усиленного накопления именно винной лимонной кислот.

Более высокое содержание органических кислот присуще генеративным органам особей осины женского пола. Можно предположить, что у мужских особей за счет органических кислот происходит синтез других соединений. Нами /15/ было установлено, что в это время мужские генеративные органы богаче фенольными соединениями. По-видимому, это общий признак растений мужского пола. Это подтверждается литературными данными /20/. Наши данные достаточно убедительно



Содержание органических кислот

Сроки иссле- дований	Пол рас- тений	Содержание кислот	
		винная кислота	лимонная кислота
30.7.73	мужск.	следы	следы
	женск.	"	"
7.8.73	мужск.	1,98 $\pm$ 0,04	1,69 $\pm$ 0,04
	женск.	2,11 $\pm$ 0,04	1,43 $\pm$ 0,04
23.8.73	мужск.	1,58 $\pm$ 0,05	0,61 $\pm$ 0,05
	женск.	2,36 $\pm$ 0,05	2,13 $\pm$ 0,04
30.8.73	мужск.	0,91 $\pm$ 0,04	1,30 $\pm$ 0,04
	женск.	2,39 $\pm$ 0,13	2,04 $\pm$ 0,11
21.9.73	мужск.	1,72 $\pm$ 0,05	1,81 $\pm$ 0,21
	женск.	4,11 $\pm$ 0,07	4,22 $\pm$ 0,05
4.10.73	мужск.	1,59 $\pm$ 0,04	1,57 $\pm$ 0,04
	женск.	3,69 $\pm$ 0,11	2,89 $\pm$ 0,13
31.10.73	мужск.	1,57 $\pm$ 0,04	1,57 $\pm$ 0,07
	женск.	3,63 $\pm$ 0,07	2,69 $\pm$ 0,09
23.12.73	мужск.	1,54 $\pm$ 0,03	1,37 $\pm$ 0,05
	женск.	3,33 $\pm$ 0,07	2,38 $\pm$ 0,13
28.1.74	мужск.	0,87 $\pm$ 0,04	0,62 $\pm$ 0,05
	женск.	1,43 $\pm$ 0,04	1,64 $\pm$ 0,14
10.3.74	мужск.	0,94 $\pm$ 0,08	0,93 $\pm$ 0,05
	женск.	2,57 $\pm$ 0,09	2,19 $\pm$ 0,09
26.3.74	мужск.	1,23 $\pm$ 0,05	0,97 $\pm$ 0,04
	женск.	3,62 $\pm$ 0,22	2,87 $\pm$ 0,18
2.4.74	мужск.	1,52 $\pm$ 0,04	1,51 $\pm$ 0,07
	женск.	4,42 $\pm$ 0,05	3,16 $\pm$ 0,16

Таблица I

в генеративных органах осины

(мг/г сухого веса)		
яблочная кислота	аконитовая к-та	янтарная к-та
следы "	следы "	следы "
1,37±0,04	1,19±0,04	1,21±0,04
1,70±0,04	1,65±0,04	1,31±0,05
1,28±0,07	1,33±0,04	1,13±0,04
2,03±0,05	1,66±0,05	1,78±0,04
1,46±0,07	1,26±0,13	1,28±0,07
1,97±0,04	1,71±0,09	1,44±0,11
2,24±0,19	1,35±0,05	2,12±0,04
4,45±0,06	3,82±0,08	3,89±0,07
1,77±0,05	1,42±0,07	1,45±0,07
3,58±0,09	2,36±0,10	3,14±0,05
1,68±0,05	1,34±0,08	1,42±0,07
3,54±0,07	3,06±0,11	2,41±0,05
0,86±0,04	1,43±0,04	1,01±0,04
2,61±0,11	2,85±0,04	2,10±0,04
0,84±0,04	0,77±0,05	0,68±0,07
1,39±0,04	2,41±0,09	1,73±0,07
1,10±0,05	0,73±0,04	0,63±0,03
3,26±0,09	2,32±0,07	1,50±0,04
1,09±0,04	0,94±0,04	0,26±0,11
2,08±0,11	1,62±0,08	0,62±0,03
1,13±0,05	0,88±0,05	следы
1,96±0,04	1,53±0,05	следы

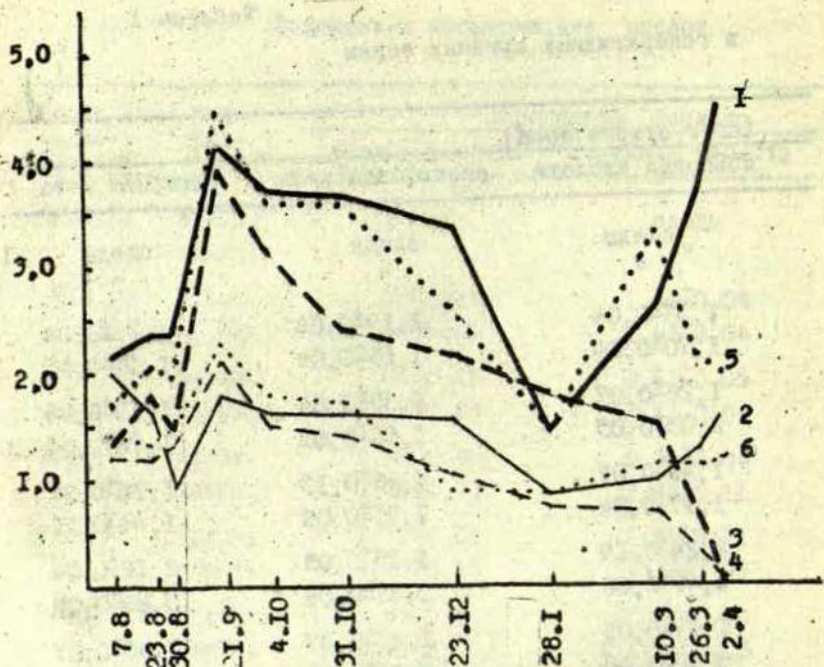


Рис. 2 Динамика количественного содержания винной ( 1,2 ), янтарной ( 3,4 ) и яблочной кислот ( 5,6 ) в генеративных органах осины. 1,3,5 у женских особей, 2,4,6 у мужских особей.

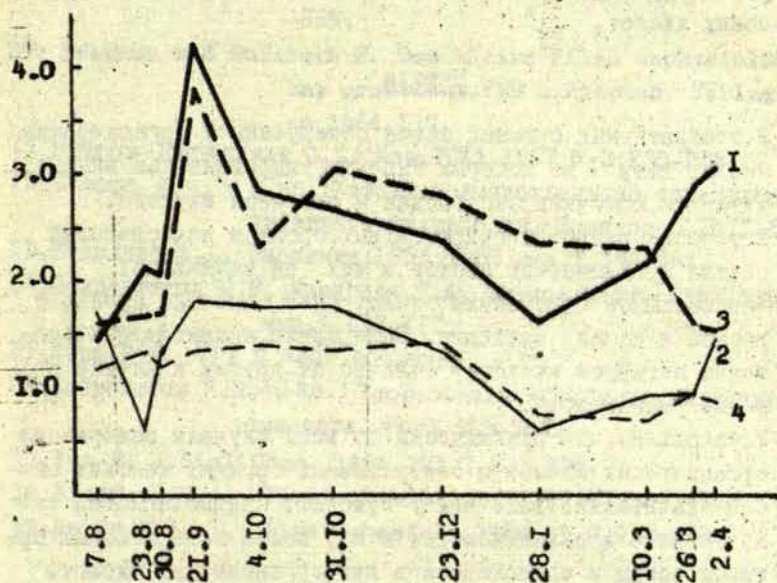


Рис. 3. Динамика количественного содержания лимонной ( 1,2 ) и аконитовой ( 3,4 ) кислот в генеративных органах осины. 1,3 у женских особей, 2,4 у мужских особей.

доказывает, что развитие генеративных органов осины различного пола сопряжено с закономерными изменениями также органических кислот.

### Выводы

1. В генеративных органах осины обнаружены 7 органических кислот, пять из которых идентифицированы как винная, янтарная, яблочная, аконитовая и лимонная кислоты.
2. В течение развития генеративных органов качественный состав органических кислот в них не изменился.
3. Максимальное содержание кислот было отмечено осенью и весной к началу цветения. Содержание аконитовой и особенно янтарной кислот, в отличие от других к началу цветения уменьшалось.
4. Установлено, что практически во всех случаях содержание органических кислот в генеративных органах женских особей значительно выше чем у мужских. Предполагаются закономерные взаимоотношения между полом генеративных органов осины и содержанием в них органических кислот.

### Литература

1. Никонова Н.С., Пантелеева А.Н. - Вестн. ЛГУ им. Жданова, 1967 № 9, 134-144.
2. Мазугова Т.А., Харбарова Э.С. - Вестн. ЛГУ им. Жданова, 1971, № 3, 91-97.
3. Мазурова Т.А., Якутина А.Е., Плотникова В.А. - Вестник Ленингр. ун-та, 1969, 21, 132-140.
4. Землянухин А.А., Звзина В.В. - Научн. записки Воронежского отд. Всесовзн. ботан. об-ва, 1971, 20-25.
5. Минина А.К. Биохимия, 1953, т. 18, № 6, 718-724.
6. Прокошев С.М., Романова А.К. - ДАН СССР, 1956, т. 106, № 3, 508-510.
7. Удовенко Г.В. Физиол. раст., 1965, т. 12, вып. 5, 932-935.
8. Фатеева М.В. Журнал прикладной химии, 1965, т. 38, вып. II, 2576-2581.

9. Быков О.Д., Котлярова Г.Н. С-х биология, 1967, вып.2, 290-295.
10. Brauner und Bukatsch F. Das kleine Pflanzenphysiologische praktikum. VEB G. Fischer Verlag Jena, 1964, 117.
11. Петров-Спиридонов А.Е. - Изв. ТСХА, 1957, № 2, 230-234.
12. Бжассо Н.А. - В кн.: Методы количественного определения органических веществ. Краснодар, 1971, 38-50
13. Родопуло А.К. Биохимия, 1953, т.18, вып.5, 544-547.
14. Солдатенков С.В., Мазугова Т.А. Физиол. раст., 1959, т.6, вып.1, 112-117.
15. Лапа И.К. Ст. в наст. сборнике, с.79.
16. Запрометов М.Н. - В кн.: Теор. основы фотосинтетич. продуктивности. 1972, 380-384.
17. Kun E. J. Biol. Chem., 1956, 221, 7, 223-230.
18. Stafford H.A. Plant physiol., 1957, 32, 4, 338-345.
19. Hardy P.J. Plant physiol., 1968, 43, 2, 224-228.

## ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ ФЕНОЛЬНЫХ СОЕДИНЕНИЙ В РАЗВИВАЮЩИХСЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ПОЧКАХ ОСИНЫ

Множество, приведенных в литературе примеров, свидетельствует о том, что все растения в большей или меньшей мере содержат фенольные соединения, набор которых в растениях очень разнообразен. Отличающийся состав фенольных соединений у растений различных видов используется как показатели в систематике растений /1,2/. Различные органы или ткани растений также отличаются по своему составу фенольных соединений /3/, но надо учесть, что их содержание в онтогенезе значительно меняется /4/. Известно, что некоторые фенольные соединения выполняют функции природных регуляторов роста и развития растений, выступая в роли стимуляторов /5/, или ингибиторов /6/. Фенольные соединения играют также определенную роль в защите растений против болезней /7/ и неблагоприятных условий /8/. Это лишь небольшая часть из тех функций, которые выполняются фенольными соединениями в растениях. Физиологическая роль фенольных соединений в растениях в настоящее время интенсивно изучается. Учитывая литературные данные /3,9, и др./ мы предполагаем, что фенольные соединения могут играть определенную роль в морфогенезе растений, возможно и в определении пола у растений. Задача данной работы заключалась в изучении общих закономерностей изменения состава фенольных соединений в генеративных органах осины в течение их развития.

### Материал и методика

Объектом исследований служили генеративные почки осины (*Populus tremula* L.), произрастающей на территории лесохозяйства "Ценас" Латвийской ССР.

Ежемесячно собираемые генеративные почки, начиная с июля 1973 года до августа 1974 года, фиксировали в кипящем

98 % этаноле. Фенольные соединения извлекали повторной экстракцией кипящим 80 % этанолом. Объединенные экстракты упаривали до сухого. Сухой остаток собирали в 3 мл растворителя, состоящего из смеси: этилацетат-уксусная кислота-вода (3:1:1) и наносили на колонку, заполненную сефадексом LH-20. Размер колонки 1,5 x 25 см (рабочий объем). Фенольные соединения элюировали смесью этилацетат-уксусная кислота-вода (3:1:1). Растворитель пропускали со скоростью 0,5 мл/мин. и собирали 20 фракций по 3 мл. Практически вымывались все фенольные соединения. Фенольные соединения каждой фракции разделяли на хроматографической бумаге РН-16 в системах растворителей - н-бутанол-уксусная кислота-вода (4:1:1) и н-бутанол-муравьиная кислота (15:3:2).

Пятна фенольных соединений обнаруживали на хроматограммах под ультрамикроскопом и после проявления реактивом, состоящего из смеси равных объемов 1 %  $\text{FeCl}_3$  и 1 %  $\text{K}_3\text{Fe}(\text{CN})_6$ , а также реактивом Миллона /10/. Идентификацию отдельных фенольных соединений проводили по их свечению в ультрафиолете /9/, при помощи свидетелей, цветных реакций /10/ и абсорбционных спектров /2, 11, 12/. Спектры снимали на спектрофотометре Specord UV-VIS. Количественную оценку проводили визуально по интенсивности свечения в ультрафиолете и по их величине после проявления реактивом.

### Результаты и их обсуждение

В генеративных органах осины мы обнаружили как минимум 22 соединения фенольной природы (табл. I). В таблице изложены также некоторые данные, характеризующие эти соединения. Наши данные (рис. 1-4) показали, что количественный и качественный состав фенольных соединений в течение развития генеративных органов значительно изменяется. Фенольные соединения, наблюдаемые в генеративных органах на начальные этапы развития (рис. 1) постепенно сменяются другими (рис. 2, 3). Общее количество фенольных соединений



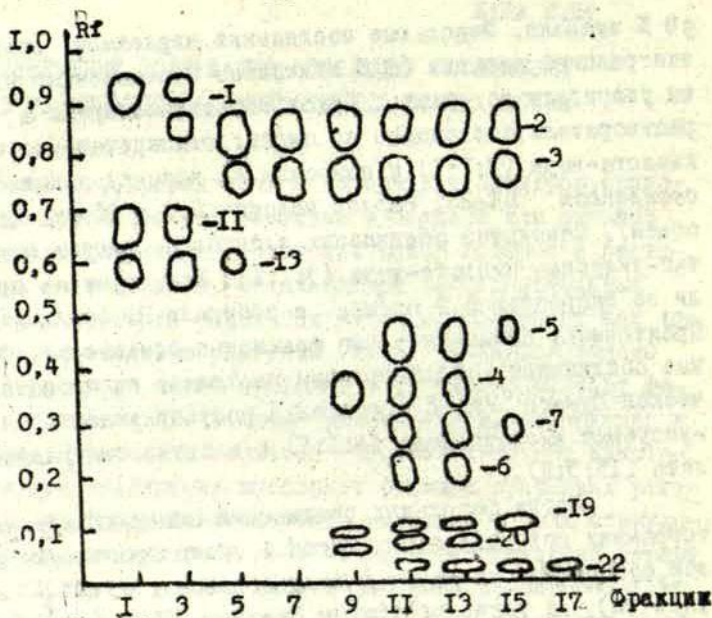


Рис.1. Фенольные соединения генеративных почек осины женского пола, собранных 30 июля 1973 года. Генеративная почка не дифференцирована. Разделение фенольных соединений после хроматографии на колонке ЛН -20 проведено на бумаге РН-16 в системе растворителей н-бутанол-муравьиная кислота-вода (15:3:2). Описание пятен согласно номерации в табл.1.

уменьшается и в сентябре значительно ниже, чем в июле. Особенно заметно снижение количества флавоноидов. Хроматографические данные показывают, что генеративные почки мужских особей преобладают над женскими как своим количественным, так и качественным составом фенольных соединений. В сентябре у мужских особей отмечено соединение (рис.3, #21), принадлежащее к группе флавоноидов, которое мы не обнаружили у

Таблица I

Характеристика фенольных соединений обнаруженных в генеративных органах осины

№ п/п	Окраска реактивом Миллона	Свечение в УФ свете	Значение в системе 15:3:2 (н-бутанол-НСООН-Н <sub>2</sub> O)	Максимум спектра поглощения в УФ (этанол)	Предполагаемое название
1.	Нет	Фиолетовое	0,96	270	коричневая
2.	Красная	Сине-фиолет.	0,88	291, 306	грандидентатин
3.	Нет	Голубое	0,79	290, 327	кофейная кислота
4.	Нет	Голубое	0,38	256, 272	не идент.
5.	Нет	Голубое	0,34	260	не идент.
6.	Нет	Серое	0,25	276	не идент.
7.	Нет	Голубое	0,79	258	не идент.
8.	Нет	Фиолетовое	0,47	269	не идент.
9.	Нет	Фиолетовое	0,40	-	не идент.
10.	Нет	Фиолетовое	0,88	-	не идент.
11.	Нет	Фиолетовое	0,72	-	не идент.
12.	Желтая	Голубое	0,60	264	не идент.
13.	Нет	Голубое	0,68	269	не идент.
14.	Красная	Фиолетовое	0,91	-	не идент.
15.	Красная	Синее	0,52	264	триандрин
16.	Желтая	Синее	0,50	271	саликортин
17.	Красная	Ярко синее	0,33	-	ницин
18.	Желтая		0,30	257, 266, 293, 303	салицин
19.	-	Ярко желтое	-	-	
20.	-	Ярко желтое	-	-	флавоноиды
21.	-	Оранжевое	-	-	
22.	-	Оранжевое	-	-	

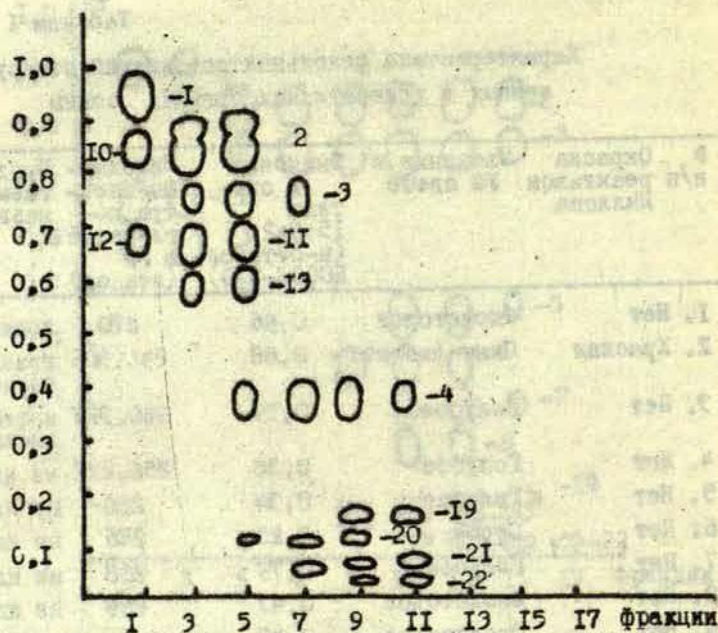


Рис.2. Фенольные соединения генеративных почек осины женского пола, собранных 30 августа 1973 года. Генеративная дифференцирована, но развитие морфологических единиц продолжается. Разделение фенольных соединений после пропускания через колонку с сефадексом LH-20, проведено на бумаге FN-16 в системе растворителей н-бутанол-муравьиная кислота-вода (15:3:2). Описание пятен согласно нумерации в таблице I.

женских особей.

Понижение содержания фенольных соединений совпадает с завершением морфологического развития почки, однако самое минимальное количество было отмечено в октябре. Потом количество фенольных соединений в почках возрастает, достигая максимума в январе (рис.4). Скварко К.А. и др./14/, изучая

фенольные соединения рододендронов отмечают их накопление в период покоя. Однако, надо отметить, что качественный состав фенольных соединений в генеративные почки осины в июне и в январе значительно различен (рис. 1 и 4).

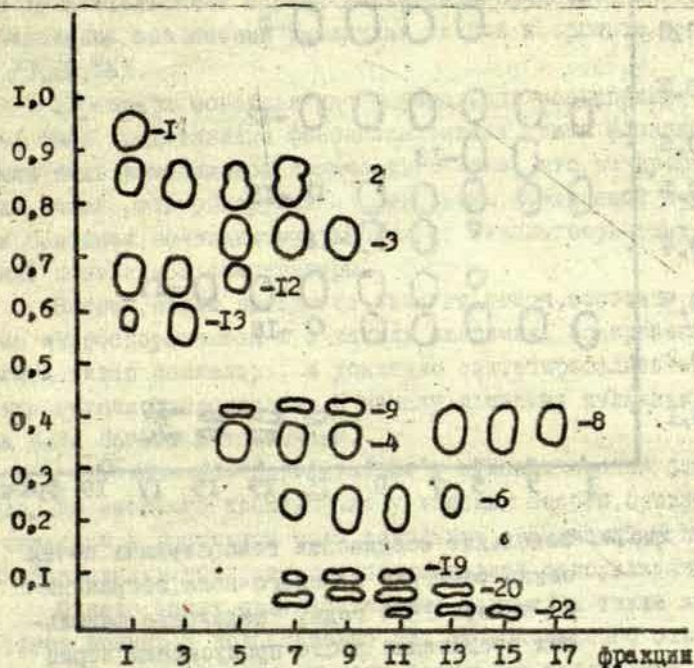


Рис. 3 Фенольные соединения генеративных почек осины растений мужского пола, собранных 13 сентября 1973 года. Генеративные почки полностью морфологически оформлены. Разделение фенольных соединений после пропускания через колонку с сефадексом LH-20, проведено на бумаге FN-16 в системе растворителей н-бутанол-муравьиная кислота-вода (15:3:2). Описание соединений согласно нумерации в таблице I.

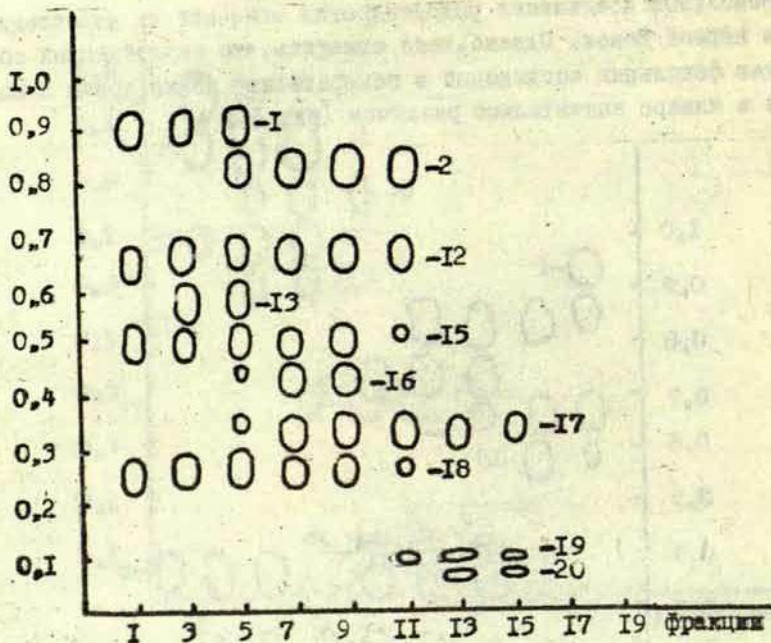


Рис. 4. Фенольные соединения генеративных почек осины растений женского пола, собранных 28 января 1974 года. Разделение фенольных соединений после пропускания через колонку с сефадексом LH-20, проведено на бумаге FM-16 с системе растворителей н-бутанол-муравьиная кислота-вода (15:3:2). Описание соединений в таблице I.

С июля по сентябрь, когда протекает интенсивный морфогенез генеративной почки, основная масса фенольных соединений составлялась из фенолкарбоновых кислот и флавоноидов. По-видимому, эти соединения имеют регуляторные функции в процессе развития генеративной почки. Эти данные согласуются с результатами Мишиной Е.Г. и Ларионовой Н.А. /15/. Они

нашли, что аномальные женские шишки осины сибирской кедровой понижена активность фенольных ингибиторов, среди которых имеются фенолкарбоновые кислоты, флавоноиды и катехины. Об участии фенольных соединений в морфогенезе косвенным доказательством служит также разнокачественный состав фенольных соединений различных тканей и органов растений /3,12,16/.

13 января основная масса фенольных соединений /Фиг. 4/ была представлена фенолглюкозидами, зато флавоноиды были лишь в небольшом количестве. Ясно, что во время периода покоя роль обнаруженных фенольных соединений другая, и основная, по-видимому, защита от (неблагоприятных условий) пониженной температуры.

Весной, после выхода из зимнего покоя, особенно в течение микроспорогенеза и к началу цветения, содержание фенолглюкозидов снижалось, и усиленно синтезировались соединения группы флавоноидов. К началу цветения пыльники и рыльца были богаты антоцианами.

Отмеченное присутствие у мужских особей флавоноида, не имеющего идентичного у женских особей, привлекает внимание к возможной роли фенольных соединений в процессе образования генеративных почек разной сексуализации.

Однако наших предварительных данных, а также литературных примеров недостаточно для окончательного ответа о физиолого-биохимической роли фенольных соединений в процессе развития генеративных почек. Более подробное изучение этого процесса является предметом дальнейших исследований.

#### Выводы

1. Генеративные органы осины богаты фенольными соединениями, содержание которых меняется по ходу их развития.
2. Максимальное количество фенольных соединений наблюдается на начальных этапах развития генеративных органов и представлено в основном фенолкарбоновыми кислотами и

флавоноидами. Осенью количество фенольных соединений в генеративных органах уменьшается, а зимой снова увеличивается. В это время накапливаются фенолгликозиды, а флавоноиды исчезают. Весеннее развитие генеративных органов осины сопровождается понижением содержания фенолгликозидов и активном накоплением флавоноидов.

3. В генеративных почках у мужских растений осины обнаружено флавоноидное соединение не присущее особям женского пола.
4. Наши данные говорят о возможной роли фенольных соединений в морфогенезе растений.

#### Литература.

1. Greger H., Ernet D. *Naturwissenschaften*, 1971, 58, Nr. 8, 416-417.
2. Maurice J., Gonnet J.F., Wollenweber E., Voirin B. *Phytochemistry*, 1975, 14, 1605-1612.
3. Tronchet J. *Bull. Soc. bot. France*, 1972, 119, Nr. 9, 555-570.
4. Charriere-Ladreix Y. *Z. Pflanzenphysiol.*, 1974, 73, Nr. 2, 93-102.
5. Рекославская Н.И., Гамбург К.З., Гаманец Л.В. - Физиология растений, 1974, 21, № 4, 721-727.
6. Месхи А.В. Биохимия растений, Тбилиси, 1973, т. I, 255-264
7. Thielges B.A. *Canad. J. Bot.*, 1968, 46, Nr. 5, 724-725.
8. Hölzl J., Demuth G. *Planta Medica*, 1975, 27, Nr. 1, 37-45.
9. Saito K. *Z. Pflanzenphysiol.*, 1974, 71, Nr. 1, 80-82.
10. Кефели В.И., Турецкая Р.Х., Сарапуу А.П. Физиология растений, 1964, т. II, вып. 5, 853-861.
11. Thieme H. *Die Pharmazie*, 1964, 19, Nr. 7, 471-476.
12. Arines J., Mantilla L.G., Vieitez E. *An. edafol. y agrobiol.*, 1974, 33, Nr. 9-10, 891-899.

13. Thakur M.L., Somaroo B.H., Grant W.F. Can.J.Bot., 1974, vol.52, Nr.11, 2381-2386.
14. Скварко К.А., Василейко О.В., Хомякова Н.И. - В кн.: Интродукция и акклиматиз. раст. на Украине и в Молдавии, 1974, 117-118.
15. Минина Е.Г., Ларионова Н.А. - Физиология растений, 1976, т.227, № 5, 1262-1263.
16. Минаева В.Г. - Комплекс. изучение полезн. раст. Сибири. 1974, 168-175.



ВЫРАЩИВАНИЕ МЕРИСТЕМНЫХ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА  
(CUCUMIS SATIVUS L.) В УСЛОВИЯХ IN VITRO

Сексуализация цветковых растений и принципы ее регуляции изучаются главным образом на интактных растениях в полевых и вегетационных опытах.

Мы задались целью изучить возможность использования растений, полученных из изолированных апикальных меристем огурца в качестве модели для изучения сексуализации в условиях *in vitro*. Работы в этом плане немногочисленны и проводились с изолированными зародышами (I2), цветочными (II) и верхушечными (8) почками огурца.

Преимущество метода культуры изолированных апексов перед обычным вегетационным методом заключается в строгом контроле всех условий выращивания апексов, в возможности непрерывного воздействия на эксплантаты биологически активными соединениями, введенными в субстрат в стерильных условиях, что предупреждает их разложение микроорганизмами, а также воздействие веществами через поверхность среза апекса, минуя корень и стебель (3,7).

В задачи данных исследований входило получение из изолированных стеблевых апексов огурца максимального количества нормально развитых и способных к зацветанию в условиях *in vitro* регенерантов (с целью дальнейшего изучения их сексуализации). Для этого необходимо было выявить факторы, влияющие на морфогенез апикальных меристем и подобрать оптимальные условия их культивирования.

Методика

В качестве объекта исследования мы использовали семидневные проростки огурца сорта 'Нежинские'. Перед изолированием апикальных меристем растительный материал стерилизовался в 0,1 % растворе сулемы (6 мин.), после чего трижды промывался в стерильной воде по 15 мин. в каждой порции. Вычлене-

ние меристем проводилось под бинокулярной лупой в стерильном боксе. Эксплантаты помещались в пробирки с питательной средой и выращивались в термостатированном помещении в следующих условиях: 23 и 26°C, относительная влажность 70 %, освещение люминесцентными лампами ~ 5 и 7 тыс.лк, 3 и 12 час. фотопериоды. Были испытаны агаровые среды Готре, Хеллера, Уайта и Мурасиге-Скуга (3), а также жидкая среда Мурасиге-Скуга. Растворы дополнялись 2 % сахарозой, витаминами по прописи Уайта (3) и хелатом железа по Мурасиге и Скугу. Питательные среды автоклавировались при давлении 0,7--0,8 атм. 15 мин. (с предварительными прогреванием 15 мин. без давления). При использовании жидкой среды изоляты высаживались на полоски фильтровальной бумаги (мостики), погруженные одним концом в питательную среду. Для изучения влияния размеров изолированного апекса на морфогенез брали эксплантаты величиной 150 мкм - меристематический купол без примордиев, 200 мкм - апекс с нижележащей паренхимной тканью, 900 мкм - апекс с 2-3 парами примордиальных листочков и небольшим количеством около апикальной ткани.

Морфогенез изолированных апексов изучался путем систематических визуальных наблюдений.

### Результаты и обсуждение

Исследования показали, что выращивание меристем при 23°C на 8 час. дне при интенсивности освещения ~ 5 тыс.лк. вызывало значительную задержку роста и морфогенеза регенерантов огурца. Аналогичные данные имеются для интактных растений огурца (4,2). Для дальнейших опытов мы применяли следующие условия культивирования: 26°C, интенсивность освещения ~ 7 тыс.лк., 12 час. фотопериод. Таким образом, оптимальный световой и температурный режим для выращивания растений огурца в условиях *in vivo* и *in vitro* одинаков.

Одним из факторов, влияющих на морфогенетические способности апексов, является размер эксплантата. Как правило, чем больше величина изолированных меристем, тем больше

случаев их выживания (9,13). Гибель меристем небольшого размера может быть связана с механическими повреждениями при их вычленении (9), а также с отсутствием примордиев, продуцирующих вещества, вероятно, необходимых для нормального морфогенеза апексов многих растений (10).

Наши попытки культивировать собственно меристему (меристематический купол без примордиев) размером  $\sim 150$  мкм потерпели неудачу: меристемы погибали не начав развиваться или после незначительного увеличения размеров. Увеличение размеров апекса до 200 мкм за счет нижележащей паренхимной ткани не дало удовлетворительных результатов, т.к. большинство эксплантатов погибали в первые 2 недели культивирования и лишь незначительная часть (3-5 %) регенерировала растения. В литературе имеются сведения о том, что наличие околоапикальной ткани у апексов гвоздики уменьшает процент изолятов с нормальным морфогенезом, что объясняется интенсивным каллусообразованием на поверхности эксплантатов (6). В наших экспериментах явление каллусообразования встречалось довольно редко (2-5 %). Наличие небольших количеств нижележащей паренхимной ткани (не более 100 мкм) не только не замедляло морфогенеза апексов, но в сочетании с примордиальными зачатками способствовало его нормальному ходу. Вычленение меристем с 2-3 парами примордиальных листочков и небольшим количеством околоапикальной ткани размером  $\sim 900$  мкм приводило к выживанию до 90% изолятов (в зависимости от состава питательной среды) и обеспечивало достаточно большой выход нормально развитых регенерантов.

Решающее значение для успешного выращивания изолированных меристем растений имеет правильный выбор питательных сред. Для нормального роста и морфогенеза апексов необходима более или менее точная имитация условий питания, которые создаются для меристемы интактного растения в результате деятельности всех остальных частей растений (3).

В своих опытах мы использовали наиболее универсальные среды, применяемые для выращивания изолированных

клеток, тканей и органов различных растений. Среда Готре скомпанована на основе питательной смеси Кнопа, а среда Уайта - раствора Успенских, применяемых при выращивании целых растений. Среды различаются по своему ионному составу, так в среде Уайта в 5 раз меньше фосфора, чем в среде Готре. Среды Хеллера и Мурасиге-Скуга значительно отличаются от растворов, используемых для целых растений. Среда Хеллера богата калием и фосфором, а также содержит богатый набор микроэлементов. Среда Мурасиге-Скуга характеризуется повышенным содержанием солей азота, калия, фосфора и магния.

Результаты опытов по выяснению влияния питательных сред на регенерационную способность апексов огурца занесены в таблицу I.

Таблица I

Влияние питательных сред на регенерацию растений из апикальной меристем огурца

Вариант опыта	Агаровые среды				Жидкая среда
	Готре	Хеллера	Уайта	Мурасиге-Скуга	Мурасиге-Скуга
Критерии оценки результатов					
Из 45 высаженных меристем:					
1) погибло, не начав развиваться	12	6	8	5	-
2) увеличилось в размере	8	8	3	-	2
3) развился только I лист	3	4	4	3	2
4) число растений без корня	9	10	-	7	1
5) число укорененных растений	13	17	30	30	40
6) число цветущих растений	8	19	25	35	41

Наименее подходящей для культивирования огуречных апексов оказалась среда Готре. При выращивании апексов на данной среде отмечался большой процент гибели эксплантатов (50 % высаженных меристем погибали на разных стадиях своего развития) и соответственно малый выход растений-регенерантов, значительная часть которых не цвела и не укоренялась. Последнее приводило к торможению роста побегов и за счет этого к большой вариабельности растительного материала. Таким образом, наблюдалась корреляция между образованием корней и интенсивностью роста растений в условиях пробирочной культуры, что отмечалось и другими авторами (1, 3).

Несколько большая выживаемость эксплантатов была получена на среде Хеллера. Регенерировали растения 60 % изолятов, но как и в предыдущем случае достаточно велико количество неукорененных растений. Как правило, зацветали растения с хорошо развитой корневой системой. В некоторых случаях цвели регенеранты без корня (значительно позднее укорененных).

По литературным данным, среда Уайта способствует формированию корневой системы растений, тогда как среда Мурасиге-Скуга обеспечивает лучшую приживаемость и длительное сохранение жизнедеятельности меристематических изолятов (3, 5, 6). В наших опытах получены аналогичные результаты. На среде Уайта отмечалось 100 % укоренение растений, однако выход регенерантов был меньше, чем на среде Мурасиге-Скуга (~64 %) и меньше число растений зацвело. Из 4<sup>X</sup> испытанных нами агаровых сред максимальное число нормально развитых, цветущих регенерантов получено на среде Мурасиге-Скуга (более 80 % от общего числа изолятов). Для растений, выросших на данной среде, было характерно интенсивное развитие листового аппарата, дружное зацветание, большая жизнеспособность в пробирочной культуре (до 3<sup>X</sup> месяцев).

Следующим этапом в нахождении оптимальных условий культивирования была попытка выращивать апексы огурца в жидкой питательной среде Мурасиге-Скуга на мостиках из филь-

травальной бумаги. Оказалось, что культивирование меристем в жидкой среде значительно ускоряет развитие регенерантов огурца, вероятно, за счет увеличения влажности в культуральном сосуде и более легкого доступа питательных веществ к растению, корни которого, как указывает Абрамов (2), обладает малой сосущей силой.

Таблица 2

Влияние типа питательной среды Мурасиге-Скуга на рост и развитие меристемных растений огурца

Критерии оценки результатов	Агаровая среда	Жидкая среда
1) Средняя длина стебля (см)	2,8	5,9
2) Среднее число листьев	5,8	5,8
3) Средняя длина корня (см)	2,7	5,8
Число дней с начала опыта до фазы развития:		
4) до бутонизации	40	30
5) до раскрытия I-го цветка	60	50
6) до массового цветения	64	50

Данные, приведенные в таблице 2 показывают, что жидкая среда по сравнению с агаровой обеспечивает более интенсивный рост растений (облиственность побега от типа питательной среды не зависела), ускоряет закладку генеративных органов, способствует раннему цветению растений. Жидкая среда Мурасиге-Скуга дает больший выход растений из огуречных апексов (табл. I) и обеспечивает их нормальное развитие. Аналогичные результаты получены экспериментаторами при выращивании в жидкой питательной среде Мурасиге-Скуга апексов других растений (6, 14).

В результате проделанной работы было установлено, что культивирование изолированных апикальных меристем огурца размером 900 мкм в жидкой питательной среде Мурасиге-Скуга

на мостиках из фильтровальной бумаги обеспечивает получение максимального количества регенерантов, способных нормально расти, развиваться и зацветать в условиях *in vitro*, что дает возможность их использования в качестве модели для изучения сексуализации растений.

### Литература

1. Чайлахян М.Х., Бутенко Р.Г. ДАН СССР, 129, 1, 224, 1959.
2. Абрамов В.К. Климат и культура огурца. Л., 1974.
3. Бутенко Р.Г. Культура изолированных растительных тканей и физиология морфогенеза растений. М., 1964.
4. Куклина М.Р. Труды Бурятской с/х опытной станции, 1959, вып. III, 39.
5. Винклер Р.Н., Дюба А.Н. Известия ТСХА, 1972, 5, 216.
6. Гукасян И.А., Бутенко Р.Г., Петоян С.А., Севостьянова Т.А. Физиология растений, 1977, 24, 1, 168.
7. Чайлахян М.Х., Бутенко Р.Г., Лубарская И.И. Физиология растений, 1961, 8, 101.
8. Giesman L.A., Sabharwal P.S. *Experientia*, 1969, 25, II, 1205.
9. Stone O.M. *Ann. Appl. Biol.*, 1963, 52, 2, 199.
10. Blake Y. *Nature*, 1966, 211, 5052, 990.
11. Galun E., Yung Y., Lang A. *Nature (Engl.)*, 1962, 194, 4828, 596.
12. Ли Цинной, Чжан Шу-цзин. Чжун шэнлишэ тунбао, 1965, 3, 1.
13. Ball E. *Amer. J. Bot.*, 1946, 33, 303.
14. Adams A.N. *J. Hort. Sci.*, 1972, 47, 2, 263.

РУТЕ Т.Н., БУТЕНКО Р.Г.

## ОРГАНОГЕНЕЗ В КУЛЬТУРЕ КАЛЛУСНОЙ ТКАНИ ОГУРЦА

(*Cucumis sativus* L.)

В современной литературе имеется обширный материал по изучению спонтанного и индуцированного органогенеза в каллусной ткани различных растений /1-3, 7-9/. Уникальная способность изолированных клеток давать начало организменным структурам и целым растениям широко используется для решения ряда теоретических и практических задач. Сюда относится изучение механизма цитодифференцировок соматических клеток при переходе их к эмбриональной активности, а затем к различным формам вторичной дифференцировки, вплоть до образования органов или зародышеобразных структур /1, 2/, вопросы химического контроля органогенеза /2/, цитогенетические исследования растений-регенерантов /3/ и т.д. Каллусная модель цветения, разработанная в основном на табаке, дала возможность с принципиально новых позиций подойти к изучению вегетативного и генеративного морфогенеза растений /4-6/. В практике явление органогенеза применяется для ускоренного клонального размножения древесных пород /7/, лекарственных /8/, декоративных /9/ растений, овощных, плодовых и ягодных культур /10, 11/.

Данная работа посвящена изучению способности к органогенезу каллусной ткани огурца и использованию этого процесса для выяснения влияния условий выращивания на сексуализацию регенерировавших растений.

Особенности половой дифференцировки у растений огурца исследуются почти исключительно на интактных растениях в полевых и вегетационных опытах /12/. Перспективным оказалось использование для этой цели культур изолированных зародышей /13/ и цветочных почек огурца /14/. Мацневска-



-Потапчукова с сотрудниками /15/ разработали каллусную модель для изучения механизма половой дифференциации растений. Авторы установили, что требование каллусной ткани огурца к фитогормонам зависит от сексуального типа исходных растений. Так, каллус, полученный из однодомных и мужских растений оказался чувствительным к недостатку индолилуксусной кислоты, а каллус женских и гермафродитных растений - к дефициту кинетина, что вероятно связано с различным содержанием этих соединений в тканях растений разных половых типов /15/. Упомянутые авторы наблюдали формирование корней, листьев и целых растений в каллусной ткани огурца. Однако подробного описания разных форм органогенеза и сведений о половой выраженности растений-регенерантов в данной публикации нет.

В нашей работе решались следующие задачи:

1. получение культуры каллусной ткани огурца из разных органов растений,
2. оптимизация условий для роста и органогенеза в культуре каллусной ткани огурца,
3. выявление влияния условий выращивания на половую дифференциацию регенерировавших растений.

### Методика

Материалам для получения каллусной ткани служили стерильные проростки огурца сорта Нежинские - сорта мужского типа.

Семена стерилизовали 6 минут в 0,1 % сулеме с последующей трехкратной промывкой в стерильной воде по 15 минут в каждой порции и в условиях стерильного бокса высаживали в колбы с минеральной основной среды Мурасиге-Скуга (здесь и далее прописи сред даны по Бутенко /1/) с добавлением 0,8 % агара и 1 % сахарозы. Проращивание проводили в темноте в термостатированном помещении при 26° и относительной влажности 70 %. При появлении семядолей проростки вы-

ставляли на свет ( люминесцентные лампы ЛБ-80, интенсивность освещения  $\sim$  4 тыс.лк., продолжительность светового дня 8 час.). Для получения каллусной ткани кусочки семядолей, корней и гипокотыля семидневных стерильных проростков огурца помещали в пробирки с питательными средами и выращивали в темноте на протяжении 2-х месяцев. Использовали питательные среды Готре-Хеллера, Уайта-Хеллера (макроэлементы по прописи Готре и Уайта и микроэлементы по прописи Хеллера) и Мурасиге-Скуга, дополненные 3 % сахарозой, 0,8 % агаром, хелатом железа (5 мг/л), гидролизатом казеина (500 мг/л), мезоинозитом (80 мг/л), витаминами по прописи Уайта, кинетином (0,5 мг/л), ИУК (0,5 мг/л) и НУК (0,5 мг/л).

Для нахождения условий оптимального роста и органогенеза полученную на среде Мурасиге-Скуга с указанными выше добавками каллусную ткань пересаживали в колбы с различными вариантами среды Мурасиге-Скуга и выращивали на свету на 8 часовом фотопериоде.

Схема опыта:

1) кинетин + ИУК (мг/л)	2) кинетин + НУК (мг/л)
а. I 0,5	а. I 0,5
б. 0,5 I	б. 0,5 I
в. I I	в. I I
3) аденин + 2,4 Д (мг/л)	
2 0,5	

Ж - дихлорфеноксиуксусная кислота.

Длительность одного цикла выращивания - 30 дней. Повторность опыта - десятикратная. Физиологически активные вещества добавляли в питательную среду перед автоклавированием (0,7-0,8 атм., 15-20 мин.).

Интенсивность роста ткани определяли в конце 3-го и 5-го циклов культивирования по увеличению сухой массы ткани в граммах на колбу с 50 мл питательной среды за 30 дней выращивания от кусочка ткани в 200 мг.

Растения-регенранты выращивали в 300 мл колбах Эрленмейера со средой для подраживания - минеральная основа

среды Мурасиге-Скуга с 1% сахарозой и 0,8% агара. Для стимуляции ризогенеза у регенерантов применяли феруловую кислоту (2мг/л) хлорогеновую кислоту (2мг/л), ИУИ (0,05мг/л и 0,5мг/л), ИМК (0,05 и 0,5мг/л).

### Результаты и обсуждение

Через 5-7 дней после высадки на питательные среды кусочков гипокотыля, семядолей и корня на поверхности эксплантатов началось образование каллуса. Наиболее интенсивно пролиферировала ткань гипокотыля, несколько слабее - семядолей. Хуже всего каллусообразование шло на поверхности изолированного кусочка корня, поэтому для дальнейших опытов последний не использовался. Интенсивность образования каллуса определяли визуально по пятибалльной системе (табл. I).

Таблица I

Интенсивность каллусообразования тканей огурца различного происхождения в зависимости от типа питательной среды

Питательные среды	Ткань гипокотыля	Ткань семядолей	Ткань корня
Мурасиге-Скуга	++++	+++	++
Готре-Хеллера	+++	++	+
Уайта-Хеллера	++	++	+

После двухмесячного выращивания тканей на средах указанного состава стало очевидным, что среда Мурасиге-Скуга, содержащая повышенное количество ионов азота, калия, фосфора, является наиболее подходящей для культивирования каллусной ткани гипокотыля и семядолей. На этом основании данная среда была выбрана нами как основная для дальнейших экспериментов.

Полученные на среде Мурасиге-Скуга с добавлением 0,5 мг/л кинетина, 0,5 мг/л ИУК и 2 мг/л НУК первичные штаммы тканей семядолей и гипокотыля морфологически не различались между собой: были плотными, темно-желтыми в первые 2 недели выращивания и коричневыми через 3 недели, сильно некротизировались при старении. Для обоих штаммов характерны спонтанный ризогенез и слабая интенсивность роста.

Для оптимизации роста и выяснения условий индуцированного органогенеза исходные медленно растущие ткани каллуса в возрасте 2-х месяцев перенесли на различные варианты среды Мурасиге-Скуга (схема опыта в методике) и выращивали на свету на 8 часовом фотопериоде.

Первые 4-5 недель по внешнему виду и интенсивности роста каллусные ткани не отличались от исходных, медленно растущих каллусов. Увеличение сырой массы тканей за 30 дней культивирования в колбах с 50 мл питательной среды от кусочка весом 200 мг составляло 950-1000 мг (для обоих штаммов независимо от варианта питательной среды). Постепенно происходила адаптация штаммов к условиям культивирования, что проявилось в улучшении роста тканей. Улучшение роста было связано с появлением светло окрашенных интенсивно растущих участков ткани, которые и были отобраны нами для дальнейшего культивирования. Интенсивно растущая ткань выращивалась на тех же вариантах сред с пересадками раз в месяц. Через 1-2 месяца в некоторых вариантах наблюдали различные формы органогенеза (табл.2).

При выращивании интенсивно растущих тканей на свету у обоих штаммов появились зеленые локусы, которым соответствуют очаги регенерационной меристемы. Внешне штаммы слегка различались по окраске: ткань гипокотыля интенсивно желтого цвета, окрашена равномерно, а ткань семядолей более светлая, с большим числом зеленых локусов и белых участков. Морфологические различия каллусных тканей зависели и от содержания в среде веществ типа ауксинов. Так, ткань, выросшая на среде с НУК была плотной, более темно окрашенной.

Таблица 2

Влияние физиологически активных веществ на рост и органогенез каллусной ткани огурца (5-й пасоаж).

Вариант (концентрация веществ в мг/л)	Внешний вид ткани (консистенция, окраска)	Интенсивность роста (в г сы- рого веса на колбу за 30 дней выращи- вания)	Формы органогене- за
Ткань гипокотыля			
Кинетин + ИУК I 0,5	рыхлая, желтая	2,05 ± 0,07	Интенсивный ризогенез
0,5 I	рыхлая, желтая со светлыми участками и зелеными локу- сами	2,9 ± 0,06	вегетативные почки, листо- образные структуры
I I	рыхлая, желтая	1,83 ± 0,10	недифференци- рованный рост
Кинетин + НУК			
I 0,5	Плотная, крупно-	2,0 ± 0,02	ризогенез
0,5 I	зернистая, темно-	2,0 ± 0,04	вегетативные почки, листо- образные струк- туры
I I	шим количеством зеленых локусов	2,88 ± 0,09	недифференциро- ванный рост
Аденин + 2,4Д 2 0,5	Очень рыхлая, оводненная, ярко желтая	1,88 ± 0,02	недифференциро- ванный рост, иногда отдель- ные корни.
Ткань семядолей			
Кинетин + ИУК			
I 0,5	рыхлая, светло-	2,1 ± 0,08	интенсивный ризогенез
0,5 I	желтая ткань с зелеными локу- сами и белыми участками	3,17 ± 0,06	вегетативные почки, листо- образные струк- туры
I I		1,9 ± 0,04	недифференци- рованный рост или слабый ри- зогенез

Продолжение таблицы 2

		Ткань семядолей		
Кинетин + НУК				
I	0,5	плотная, зернистая, темно-желтого цвета со светлыми участками и зелеными локусами	2,0	Интенсивный ризогенез вегетативные почки, редко листья и листовообразные структуры. недифференцированный рост или слабый ризогенез
0,5	I		2,51 ± 0,03	
I	I		1,72 ± 0,05	
Аденин + 2,4 Д				
2	0,5	рыхлая, оводненная, светло-желтая	3,0 ± 0,05	недифференцированный рост

При добавлении в среду 2,4 Д ткань оводненная, рыхлая, светлая. ИУК давала промежуточные результаты.

На средах одинакового состава штаммы имели разную скорость роста.

Лучший рост недифференцированной каллусной ткани гипокотыля был получен при добавлении в среду по I мг/л кинетина и НУК. Увеличение сырой массы ткани в этом варианте за 30 дней выращивания составляло 2,88 г на колбу (от исходного кусочка ткани в 200 мг). Для недифференцированного роста семядольного штамма (рис. I-1) оптимальной оказалась среда с содержанием 2 мг/л аденина и 0,5 мг/л 2,4 Д. Увеличение биомассы на этой среде составляло 3 г (за 30 дней выращивания на колбу от исходного кусочка ткани в 200 мг). В большинстве вариантов каллусная ткань семядолей росла несколько интенсивнее, чем ткань гипокотыля.

Характерной формой органогенеза в каллусной ткани огурца являлось корнеобразование (рис. I-6). Уже с первых недель культивирования наблюдалось спонтанное образование корней. Постепенно выявилась некоторая зависимость интен-

сивности ризогенеза от состава питательной среды. Наиболее активное образование корней у обоих штаммов наблюдалось на среде, содержащей 1 мг/л кинетина и 0,5 мг/л ИУК, а у семядольного штамма также на среде с 0,5 мг/л НУК (рис. I-6).

На средах с добавлением ИУК формировались тонкие, длинные, иногда воздушные корни; в присутствии НУК - толстые, короткие корни на которых наблюдалось образование вторичного каллуса. Единичные корни образовались и в других вариантах. Проведенные эксперименты показали, что каллусная ткань семядольного происхождения имеет большую способность к ризогенезу, чем ткань гипокотыля. Это может быть объяснено сохранением более высокого уровня эндогенных ауксинов в ткани, полученной из семядолей, для которых, по данным Подольного /16/, характерно повышенное содержание этого фитогормона.

В многочисленных исследованиях, посвященных изучению условий индуцированного органогенеза в культуре каллусной ткани показано, что к образованию стеблевых (вегетативных) почек приводит преобладание в питательной среде веществ типа цитокининов над ауксинами /1, 17, 18/. Однако имеются работы, в которых описано заложение стеблевых почек, дающих начало регенерантам при обратном соотношении фитогормонов, т.е. при преобладании ауксинов над цитокининами /9, 19/. В наших экспериментах активная меристематизация ткани и дифференциация вегетативных почек происходила на средах, содержащих 1 мг/л ИУК или НУК (в меньшей степени) и 0,5 мг/л кинетина (рис. I<sub>2</sub>). Почки, образующие несколько зеленых листочков (иногда видоизмененной формы или окраски, см. рис. I-3) отделяли от каллуса и пересаживали на среду без стимуляторов роста с уменьшением концентрации сахарозы до 1 %, где формировались целые растения (рис. I-4). Нередко в этих же вариантах мы наблюдали появление уродливых, не связанных с образованием побега листообразных структур (рис. I-7) - тератом, возникших под действием экзогенных физиологически активных веществ.

В каллусной ткани семядолей иногда образовались от-

дельные листья (рис. I-5), которые довольно быстро отмирали или дедифференцировались во вторичный каллус.

При переносе участков каллусной ткани гипокотили с зелеными докусами со среды, содержащей 1 мг/л кинетина и 0,5 мг/л НУК на среду без гормонов роста с 3 % сахарозой в 2-х колбах из 10 мы наблюдали формирование генеративных почек - мужских бутонов (рис. I-8). Масса крупных бутонов с немногочисленными листьями росла прямо на каллусе. При отделении от каллуса и пересадке на свежую питательную среду они оставались жизнеспособными 3-5 месяцев, но не цвели.

Таким образом, каллусная ткань огурца способна формировать корни, отдельные листья, листообразные структуры, вегетативные и генеративные почки, целое растение (рис. I-8). Это свидетельствует о сохранении каллусными клетками тотипотентности и способности к ее реализации.

В большинстве случаев в одной колбе отмечалась какая-то одна форма органогенеза, но иногда мы наблюдали одновременное формирование вегетативных почек и листообразных структур. С прекращением спонтанного ризогенеза, который отмечался в первые 2-3 месяца культивирования каллусной ткани, образование корней происходило только в определенных вариантах (см. табл. 2), причем вегетативные почки в этих вариантах не формировались. Следовательно, условия, способствующие образованию корней и вегетативных почек не совпадали, что подтверждается наблюдениями других исследователей /1,20/.

Одной из проблем в наших экспериментах являлось укоренение побегов, так как более 60 % из них не имели корней. Для стимуляции укоренения побегов в питательную среду для подрачивания добавляли одно из следующих соединений: феруловую кислоту (2 мг/л), хлорогеновую кислоту (2 мг/л), ИУК (0,05 и 0,5 мг/л), ИМК (0,05 и 0,5 мг/л). Феруловая и хлорогеновая кислоты не улучшали укоренения регенерантов и вместе с тем вызвали развитие уродливых растений с искривленным укороченным стеблем и листьями видоизмененной формы. Лучшие результаты были получены при использовании



0,05 мг/л ИУК и 0,5 мг/л ИМК, стимулирующих развитие корневой системы у всех регенерантов за 5-8 дней.

Нормально развитые укорененные регенеранты через 30-40 дней после отделения от каллуса закладывали бутоны, а через 60-80 дней зацветали. Все бутоны и цветки были мужскими. Интересно, что и на каллусе гипокотыля образовывались только мужские цветочные почки.

По литературным данным, растения огурца, полученные из изолированных верхушечных почек также формировали бутоны только мужского пола /21/. Авторы объясняют этот факт тем, что в условиях пробирочной культуры рост растения ограничен, а женские цветки, как правило, закладываются в высоко расположенных узлах. В наших опытах регенеранты выращивались в колбах длительное время, в течение которого формировали 10-12 (редко 15) междоузлий. Отсутствие женских бутонов, как нам кажется, говорит о маскулинизирующем действии условий *in vitro*: определенный газовый состав воздуха в культуральном сосуде, недостаточная влажность, соотношение компонентов питательной среды, высокие ночные температуры и т.д. Следует учитывать, что в наших экспериментах использовался сорт мужского типа. Возможно, что применяемые нами концентрации ауксинов, вызывающих феминизацию растений огурца /13,14/, являлись недостаточными для получения эффекта сдвига пола. Определенное соотношение фитогормонов, при котором наблюдалось образование вегетативных почек в каллусной ткани огурца и в дальнейшем развитии растений - регенерантов, способствовало, по-видимому, формированию бутонов мужского пола. Вследствие этого, данная модель не пригодна для изучения экспериментального изменения пола регенерировавших из каллусной ткани огурца растений.

Активная регенерация растений продолжалась около года, наиболее интенсивно в период с августа по январь, что связано, вероятно, с сезонной готовностью растений к росту /22/.

В результате проделанной работы были введены в

культуру 2 штамма каллусной ткани огурца, полученные из гипокотилия и семядолей проростков огурца. Оптимальной для получения и дальнейшего роста тканей оказалась среда Мурасиге-Скуга. Штаммы морфологически различались между собой. Интенсивность их роста и способность к органогенезу в некоторой степени зависела от исходного типа ткани. Так, семядольный штамм обладал большей интенсивностью роста и большей способностью к ризогенезу. Кроме того, формирование отдельных листьев наблюдалось только в каллусной ткани, полученной из семядолей, а образование генеративных почек - только в каллусной ткани гипокотилия. По количеству полученных регенерантов значительных отличий между штаммами не было: в течении первого года было получено 27 регенерантов из каллусной ткани гипокотилия и 25 из семядольного штамма. Установлена связь между гормональным составом среды и проявлением разных форм органогенеза.

Отмечалась маскулинизация растений - регенерантов и цветочных почек в условиях нашего эксперимента.

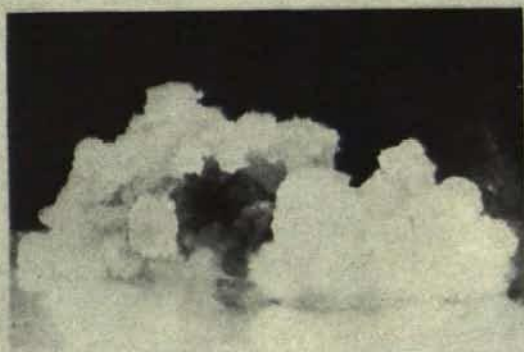
#### Литература

1. Бутенко Р.Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М. 1964.
2. Reinert I. In: Plant Tissue and Cell Culture 1973, 338.
3. Zagorska N., Dimitrow B. Докл. Болг. АН, 1976, 29, 3, 423.
4. Skoog F. Ann. biol. 1955, 31, 1.
5. Aghion-Prat D. Ph. vegetale. 1965, 3, 229.
6. Баврина Т.В., Константинова Т.Н., Аксенова Н.П. Физиол. растений 1973, 20, 4, 668.
7. Campbell R.A., Durzan D.Y. Can. J. Forest Res. 1976, 6, 2, 240.
8. Стефанов К., Атанасов А. Фармация 1975, 25, 5, 26.
9. Meyer M.M. Hort Science 1976, 11, 5, 485.
10. Zanghe E., Bruijne E. Sci hort. 1974, 4, 3, 221.
11. Попов Д.Г., Шелкунова С.Е. Бот. журнал 1973, 58, 1515.
12. Минина Е.Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., 1952.

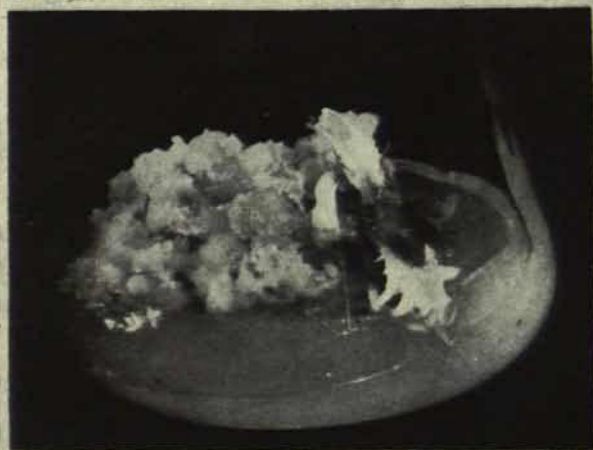
13. Ли Циня, Чжан Шу-цзин. Чжун юань хуа гунбао, 1965, 3, 19.
14. Galun E., Jung J., Lang A. Nature 1962, 194, 482B, 596.
15. Maciejewska-Potarczykova W., Rennert A., Milewska M.  
Acta Soc. Polon. 1972, 41, 329.
16. Подольный В.З. Ингибирование генеративного развития и  
регуляция эквивалентного состояния растений.  
М., 1972.
17. Reinert J. Planta 1959, 53, 318.
18. Skoog F. Annee biol. 1950, 26, 545.
19. Meyer M., Fuchigami L., Roberts A. Hort Science, 1975,  
10, 5, 479.
20. Бутенко Р.Г., Яковлева З.И. Известия АН СССР. Сер. биол.,  
1962, 2, 230.
21. Giesman L., Sabharwal P. Experientia, 1969, 26, 1205.
22. Щелкунова С.Е. Физиол. растений, 1974, 21, 69.



1



2



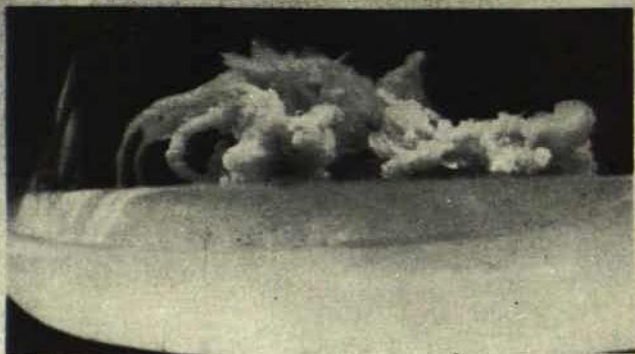
3



4



5



6



7



8

Рис. 1. Различные формы органогенеза в каллусной ткани огурца на среде Мурасиге-Скуга

- (1—7 ткань семядольного происхождения, 8 — ткань гипокотилля)
- 1) Недифференцированный рост каллусной ткани на среде с 2 мг/л аденина и 0,5 мг/л 2,4 Д.
  - 2) Образование зеленых локусов — центров меристематической активности (на рис. им соответствует участок более темной ткани) на среде с 0,5 мг/л кинетина и 1 мг/л ИУК.
  - 3) Развитие вегетативной почки на среде того же состава.
  - 4) Формирование целого растения на среде без фитигормонов.
  - 5) Образование отдельного листа на среде с 0,5 мг/л кинетина и 1 мг/л НУК.
  - 6) Ризогенез на среде с 1 мг/л кинетина и 0,5 мг/л НУК.
  - 7) Листообразные структуры на среде с 0,5 мг/л кинетина и 1 мг/л ИУК.
  - 8) Образование цветочных почек в каллусной ткани гипокотилля на среде с 3% сахарозой без стимуляторов роста.

ОГЛАВЛЕНИЕ

I. Абеле А.Э., Мауриня Х.А. Необходимость и случайность в познании гетерозиса .....	3
2. Руте Т.Н., Бутенко Р.Г., Мауриня Х.А. Изучение сексуализации растений огурца с помощью метода культуры изолированных апикальных меристем .....	12
3. Слонов Л.Х. Физиолого-биохимические особенности раздельнополых особей у двудомных растений конопля .....	23
4. Мауриня Х.А., Думпе Э.В., Викмане М.Я. Смещение аттрагирующей способности развивающихся органов растений в онтогенезе .....	30
5. Викмане М.Я., Дзерве К.Я., Рудзите Д.Т. Способ подбора родительских пар гетерозисных гибридов грунтовых сортов томатов .....	39
6. Варна Р.Я., Эглит В.Р., Вербовакая И.В. Влияние этрела и гиббереллина на урожай огурцов.....	49
7. Думпе Э.В., Зеленко С.И., Саблина И.Ф. Влияние этрела на интенсивность дыхания растений шпината в зависимости от способа применения.....	60
8. Лапа И.К., Бутко С.А. Динамика содержания органических кислот в генеративных органах осины..	68
9. Лапа И.К. Изменение содержания фенольных соединений в развивавшихся генеративных почках осины.	78
10. Руте Т.Н. Выращивание меристемных растений огурца ( <i>Cucumis sativus</i> L.) в условиях <i>in vitro</i> ...	88
11. Руте Т.Н., Бутенко Р.Г. Органогенез в культуре каллусной ткани огурца ( <i>Cucumis sativus</i> L.).	95



СПИСОК АВТОРОВ

1. Мауриня Х.А. - д-р биол. наук, ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
2. Аоеле А.Э. - канд. с/х наук, Латв. с/х акад., Елгава.
3. Бутенко Л.Г. - д-р биол. наук, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева, Москва.
4. Руте Т.Н. - ст. инж., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
5. Слонов Л.Х. - канд. биол. наук, Кабардино-Балкарский университет, Нальчик.
6. Думпе Э.В. - канд. биол. наук, ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
7. Викманс М.Я. - канд. биол. наук, ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
8. Дзерве К.Я. - ст. преп., Латв. с/х акад., Елгава.
9. Рудзите Л.Т. - ст. инж., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
10. Варна Р.Я. - мл. научн. сотр., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
11. Эглит В.Р. - мл. научн. сотр., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
12. Вербовская И.В. - ст. инж., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
13. Саблина И.Ф. - ст. инж., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
14. Зеленко С.И. - ст. инж., ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
15. Лапа И.К. - канд. биол. наук, ЛГУ им. П. Стучки, Рига.
16. Бутко С.А. - студ. ЛГУ им. П. Стучки, Рига.

ПОЛ У РАСТЕНИЙ И ГЕТЕРОЗИС

Межвузовский сборник научных трудов

Редактор Р. Довгополова  
Технический редактор И. Балодс  
Корректор И. Балодс

---

Подписано к печати 11.10.1979. ЯТ 12316 Ф/б 60x84/16.  
Бумага №1. 7,0 физ. печ. л. 6,5 усл. печ. л. 3,9 уч.-изд. л.  
Тираж 500 экз. Зак. № 1441. Цена 39 к.

---

Латвийский государственный университет им. П. Стучки  
Рига 226098, в. Райниса, 19  
Отпечатано на роталпринте, Рига 226050, ул. Вейденбаума, 5  
Латвийский государственный университет им. П. Стучки