

✓ 161.

Ученые записки
ТЕРМИЧЕСКИЙ
ФАКТОР
В
ЖИЗНИ
РАСТЕНИЙ

КК

Министерство высшего и среднего специального образования
Латвийской ССР
Латвийский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет имени Петра Стучки

Ученые записки
Латвийского государственного университета
имени Петра Стучки
том 161

ТЕРМИЧЕСКИЙ ФАКТОР В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ



Редакционно-издательский отдел ЛГУ им. Петра Стучки
Рига 1972

Настоящий сборник является обобщением научно-исследовательской работы сотрудников кафедры физиологии растений и микробиологии и научной лаборатории физиологии растений.

Сборник можно рекомендовать не только биологам, но и агрономам, селекционерам и другим специалистам, которые интересуются жизнью растений.

Ученые записки, том 161
ТЕРМИЧЕСКИЙ ФАКТОР В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

Редактор М. Гауя
Технический редактор С. Зеленко
Корректор С. Зеленко

Редакционно-издательский отдел ЛГУ им. Петра Стучки
Рига 1972

Подписано в печати 20/1 1972. ЯТ I2043. Зак. # 211.
Ф/б 60x84/16. Бумага №1. Физ. п. л. 9,8. Уч.-и. л. 7,3
Тираж 500 экз. Цена 73 коп.

Отпечатано на ротационной машине, Рига-50, ул. Вейлендаума, 5
Латвийский государственный университет им. П. Стучки

Термический фактор является очень мощным фактором окружающей среды, оказывающим большое влияние на жизнедеятельность растительного организма. Не только физиологические процессы в целом, но и каждая ферментативная реакция в живой клетке имеет определенные кардинальные точки в отношении температуры. В то же время термический фактор имеет не равномерное распределение по земному шару. Недостаток тепла в северных районах препятствует интродукции ценных культурных и декоративных растений с южных районов.

Термический фактор значительно изменяется и в одном и том же районе в разные годы. Это приводит к изменению обычных, нормальных темпов роста и развития и оказывает большое влияние на конечную продуктивность растений. Это в своих исследованиях часто наблюдали и авторы статей настоящего сборника. В течение ряда лет сотрудниками кафедры физиологии растений и микробиологии и научной лаборатории физиологии растений ведутся исследования, в которых изучаются особенности развития и роста растений в онтогенезе в зависимости от влияния разных физических и химических факторов, в том числе и температуры. Имеются данные о влиянии температуры (пониженной и повышенной) на сроки сексуализации растений (В. Эгдите), на прохождение ими тех или иных этапов органогенеза (Х. Мауриня), на содержание пигментов в листьях томатов (М. Викмане и др.), на изменение форм свободной и связанной воды в рододендронах (Р. Кондратович), на содержание антоцианов (И. Лапа) и катехинов (В. Эгле, В. Екович).

Данные влияния температуры на развитие куку-

рузы использованы для разработки математической модели, при помощи которой можно определить влияние тех или иных факторов на рост и развитие растений (Х.Мауриня, И.Лиела, Г.Поспелова). Имеется попытка выяснения термогенеза прорастающими семенами (А.Миллер, Б.Клинге). Изучалось также влияние температуры на репарационные процессы облученных радиоактивным излучением растений (А.Миллер, Дж.Фишере и др.) и т.д.

Редакционная коллегия:

Профессор, доктор биологических наук Х. А. Мауриня (отв. ред.),
доцент, кандидат биологических наук М. Ф. Тауя,
и. о. доцента, кандидат биологических наук Дж. Фишере.

МАТЕМАТИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВЛИЯНИЯ
ТЕМПЕРАТУРЫ НА ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ РАЗНЫХ СТАДИЙ
РАЗВИТИЯ КУКУРУЗЫ

Выяснение влияния температуры на развитие и другие физиологические процессы растений уже издавна привлекает внимание исследователей. В 30-х годах 18-го столетия французский исследователь Реомюр предложил суммировать температуру для отражения влияния ее на продолжительность вегетационного периода растений (1). В середине 19-го века другие французские ученые - Рабине и Декандоль - предложили суммировать температуру не от 0° термометрической шкалы, а от более высокого уровня температуры, который совпадает с началом развития растений. Таким образом, эти исследователи рекомендовали учитывать физиологический нуль - температуру, ниже которой уже не происходят физиологические процессы. Температуру выше физиологического нуля стали называть эффективной (2). Сумма эффективных температур показывает действительную потребность растений в тепле. При том в экспериментах З.Д. Баранниковой (2), Н.П. Трифонова (3) и др. установлено, что как уровень физиологического нуля, так и сумма эффективных температур в разные периоды онтогенеза растений значительно изменяется. Особенно увеличивается потребность растений в тепле в те периоды онтогенеза, когда совершаются интенсивные ростовые процессы и др. процессы, связанные с новообразованием (4).

Как показали исследования З.Д. Баранниковой (2), Н.П. Трифонова (3), наши (5) и др. авторов, определение физиологического нуля экспериментальным путем в биологических опытах - дело очень трудоемкое и требует большего внимания и средств. Однако сведения об уровне физиологического нуля на разных стадиях развития растений нужны для решения не только теоретических вопросов развития растений, но и для

практики интродукции растений в новые районы их возделывания.

Мы задлись целью, используя данные биологических экспериментов (см. статью в этом сборнике на стр. 19), разработать математическую модель для определения физиологического нуля разных стадий развития.

При использовании математических методов мы руководствовались еще и тем, что математика даст возможность выяснить влияние на развитие растений таких факторов, которые в биологических экспериментах учесть не удавалось.

Методика

Отыскание нуля физиологического нуля основывается на использовании составленной нами математической модели.

Эта модель имеет вид

$$f_j^{(h)} = \left| \frac{b_j^{(h)} C_{ij}^{(h)} R^{2(h)}}{\sum_j |b_j^{(h)} C_{ij}^{(h)}|} \right|, \quad j = 1, 2, \dots, k; \quad h = 1, 2, \dots, g \dots \quad (1).$$

k - число факториальных признаков множественной регрессии,
 $f_j^{(h)}$ - показатель удельного веса влияния j -го факториального признака множественной регрессии вида

$$X_0 = a + \sum b_j x_j \dots \quad (2).$$

X_0 - результативный признак множественной регрессии (в данном случае продолжительность в днях соответствующей стадии развития),

a - свободный член уравнения множественной регрессии,

R - коэффициент множественной корреляции.

$$R = \frac{\sum b_j^{(h)} C_{ij}^{(h)}}{\sqrt{N \sum x_{j0}^2 - (\sum x_{j0})^2}}, \quad i = 1, 2, \dots, N \dots \quad (3).$$

N - число повторений,

C_{ij} - коэффициент ковариации между результативным и j -ым факториальным признаком.

$$C_{oj}^{(h)} = \frac{N \sum x_{io} x_{ij}^{(h)} - \sum x_{io} \sum x_{ij}^{(h)}}{N^2}$$

(4)

При $h > 0$ вычисляется только C_{oj} для $j = I$,

h - испытываемый уровень температуры над $0^{\circ} C$,

b - j -ый коэффициент множественной регрессии.

Показатель удельного веса заданного факториального признака, в частности температуры воздуха, определяется для уровней $h = I, 2, 3, \dots, d$.

Тот уровень при котором начинается существенное уменьшение этого показателя, т.е. при $f^{(h+1)} < f^{(h)}$ является уровнем физиологического нуля, ниже которого прекращаются или существенно нарушаются те процессы, от которых зависит результирующий признак x_o . Уровень уменьшения удельного

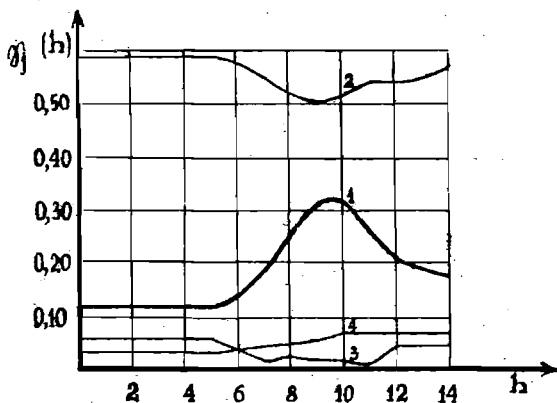


Рис. I.

Изменение удельных весов влияния факториальных признаков f_j на x_o первой стадии в зависимости от уровня h минимальной температуры.

- I - удельный вес влияния температуры воздуха,
- 2 - удельный вес влияния абсолютной влажности,
- 3 - удельный вес влияния температуры почвы,
- 4 - удельный вес влияния дефицита влажности.

веса исследуемого фактора ярко выражается на графике прямоугольной системы координат. По оси абсцисс откладываются числовые значения испытываемых уровней, по оси ординат - значения $\delta_j^{(h)}$ (рис. 1).

Начальная информация для реализации вышеописанного алгоритма отыскания уровня физиологического нуля задается в виде $N \times k$ - мерной основной таблицы результатов наблюдений (таблица 1) и дополнительной таблицы данных о ежедневной минимальной и среднесуточной температуре исследуемого периода всех повторений (таблица 2).

Таблица 1

Основная таблица результатов наблюдений

Результативный признак x_0	Факториальные признаки					
	x_1	x_2	...	x_j	...	x_k
x_{10}		x_{12}	...	x_{1j}	...	x_{1k}
x_{20}		x_{22}	...	x_{2j}	...	x_{2k}
.	
.	
x_{i0}		x_{i2}	...	x_{ij}	...	x_{ik}
.	
.	
x_{N0}		x_{N2}	...	x_{Nj}	...	x_{Nk}

Таблица 1 (кроме второго столбца - x_1) заполняется результатами биологического эксперимента, задаются значения q и Δh (шаг изменения исследуемого факториального признака). Значения $\delta_j^{(h)}$ и показателей множественной регрессии вычисляются на электронно-вычислительной машине (ЭВМ). Второй столбец основной таблицы результатов наблюдений заполняется машиной. В процессе вычислений ЭВМ ав-

Дополнительная таблица наблюдений

Номер повторения	Ежедневная температура воздуха	
	минимальная	среднесуточная
I	t_1 t_2 ⋮ t_n	t_1 t_2 ⋮ t_n
...
i	t_1 t_2 ⋮ t_n	t_1 t_2 ⋮ t_n
...
N	t_1 t_2 ⋮ t_n	t_1 t_2 ⋮ t_n

томатически меняет содержимое этого столбца в соответствии с уровнем h .

Остальные столбцы таблицы I заполняются данными других факториальных признаков. В ходе вычислений числовые значения этих столбцов остаются постоянными при всех уровнях h .

При уровнях $h > 0$ значения факториального признака x_{ij} вычисляются машиной по данным таблицы 2. При этом используется следующая формула:

$$x_{ij} = \frac{\sum_{p=1}^m x_{ijp} - mh}{n} \quad p=1, 2 \dots, m \quad (5)$$

где n - число дней соответствующей изучаемой стадии развития i -го повторения, m - число дней того же периода с минимальной (или соответственно среднесуточной) температурой, превышающей заданный уровень h , $0 < m \leq n$

Из формулы (5) видно, что используется только та часть едесуточной температуры, которая превышает заданный уровень h , а остальная часть отбрасывается. С увеличением уровня h эта часть постепенно возрастает. Показатель удельного веса элиминированного таким образом факториального признака остается без изменений до того уровня, пока не начинается отброс полезной информации, т.е. до уровня, выше которого изменения температуры оказывают существенное влияние на протекание процессов, обеспечивающих развитие растений (проявление результативного признака). На графике этому уровню соответствует резкий спад линии, отражающей показатель удельного веса влияния этого факториального признака.

Реализация алгоритма отыскания уровня физиологического нуля практически возможна только на ЭВМ, так как при увеличении N, k, q и уменьшении Δh быстро возрастает объем вычислительных работ.

Свободные члены и коэффициенты множественной и парной регрессии при уровне $h = 0$ имеют еще особое значение, так как отражают множественную и парную взаимосвязь между результативным и факториальными признаками в естественных условиях изменения температуры. Это позволяет использовать уравнения мнс естественной и парной регрессии в качестве математической модели прогноза продолжительности той или иной стадии развития растений при заданных уровнях факториальных признаков. Это может иметь значение при определении режимов работы фитотронов.

Вышеизложенный алгоритм можно применить для отыскания существенного уровня любого фактора, который может оказать влияние на рост, развитие или другого рода ре-

зультативный признак в жизни растений.

Результаты и их обсуждение.

Этот алгоритм применялся нами для отыскания уровня физиологического нуля первой, второй и третьей стадий развития кукурузы. При этом в качестве результативного признака использовалась продолжительность данной стадии в днях (x_0), а в качестве факториальных признаков температура воздуха (x_1), абсолютная влажность воздуха (x_2), температура почвы на глубине 5 см (x_3) и дефицит влажности (x_4). В качестве x_1 исследовалось влияние минимальной и среднесуточной температур.

На рисунке I видно, что уровнем физиологического нуля первой стадии кукурузы являются 10°C . В зависимости от уровня h меняется удельный вес влияния факториальных признаков. Начиная с уровня $h = 5^{\circ}\text{C}$ резко возрастает влияние температуры воздуха (β_1), но снижается влияние абсолютной влажности (β_2). Значения β_3 и β_4 практически не изменяются. На уровне физиологического нуля ($h = 10^{\circ}\text{C}$) наибольшее влияние на результативный признак имеет абсолютная влажность воздуха ($\beta_2 = 0,52$), затем температура воздуха ($\beta_1 = 0,32$), дефицит влажности ($\beta_4 = 0,07$) и температура почвы ($\beta_3 = 0,02$).

Уровнем физиологического нуля для второй стадии является 7°C (рис. 2). На этой стадии наибольшее влияние имеет температура почвы ($\beta_3 = 0,51$), далее следует температура воздуха ($\beta_1 = 0,19$), абсолютная влажность ($\beta_2 = 0,18$) и дефицит влажности ($\beta_4 = 0,05$).

Уровнем физиологического нуля третьей стадии является 7°C (рис. 3). Показатели удельных весов влияния факториальных признаков на результативный имеют следующую последовательность: $\beta_2 = 0,39$, $\beta_1 = 0,31$, $\beta_3 = 0,30$ и $\beta_4 = 0,00$

На рисунках 4, 5, 6 показаны изменения удельных весов влияния факториальных признаков на результативный признак первой, второй и третьей стадия в зависимости от уровня среднесуточной температуры воздуха. Лимитирующим

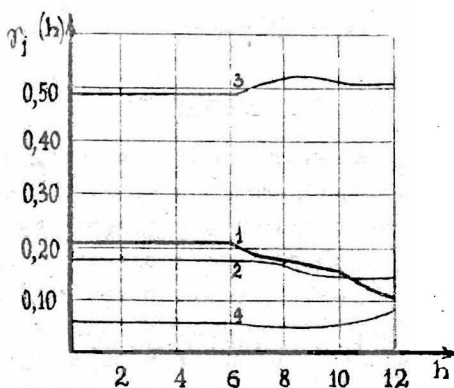


Рис. 2.

Изменение удельных весов влияния γ_j на второй стадии в зависимости от h минимальной температуры.

- 1 - удельный вес влияния температуры воздуха,
- 2 - удельный вес влияния абсолютной влажности,
- 3 - удельный вес влияния температуры почвы,
- 4 - удельный вес влияния дефицита влажности.

минимальным уровнем для развития растений на третьей стадии является 13°C среднесуточной температуры воздуха. Повышение удельного веса влияния среднесуточной температуры в пределах от 10° - 13°C объясняется тем, что начиная с 10°C полностью исключается тормозящее влияние минимальной температуры и развитие кукурузы протекает в зависимости в основном от среднесуточной температуры. Лимитирующие уровни среднесуточной температуры для первой и второй стадии развития не наблюдаются, так как развитие растений на этих стадиях, по-видимому, определяется минимальной температурой.

Результаты, полученные при помощи математической модели на ЭВМ БЭСМ-4, полностью адекватны данным, полученным в биологическом эксперименте (см. стр. 23, 29).

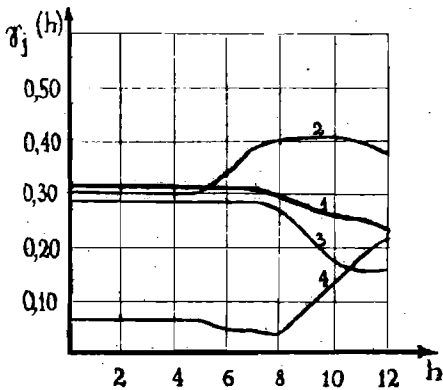


Рис. 3.

Изменение удельных весов влияния δ_j на x_0 третьей стадии в зависимости от h минимальной температуры.

- 1 - удельный вес влияния температуры воздуха,
- 2 - удельный вес влияния абсолютной влажности,
- 3 - удельный вес влияния температуры почвы,
- 4 - удельный вес влияния дефицита влажности.

Уравнение множественной и парной регрессии при уровне $h=0$ являются математическими моделями прогноза продолжительности той или иной стадии развития растений при определенном уровне факторов внешней среды. В нашем случае множественная регрессия имеет линейный характер, т. е.

$$x_0 = \alpha + \sum b_j x_j ; \quad j = 1, 2, \dots, k \quad (6)$$

Числовые значения коэффициентов α и b_j представлены в таблице 3.

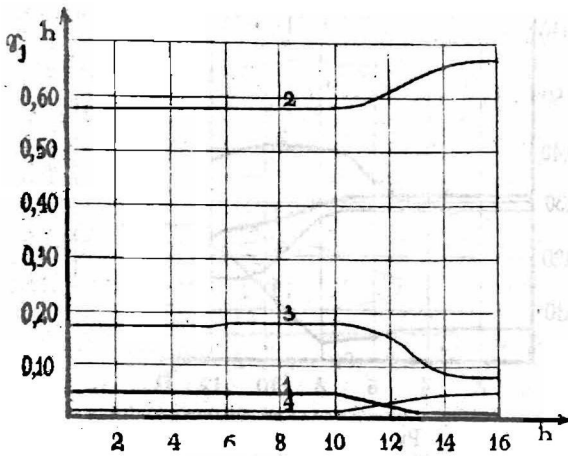


Рис. 4

Изменение удельных весов влияния γ_j на x_0 первой стадии в зависимости от h среднесуточной температуры

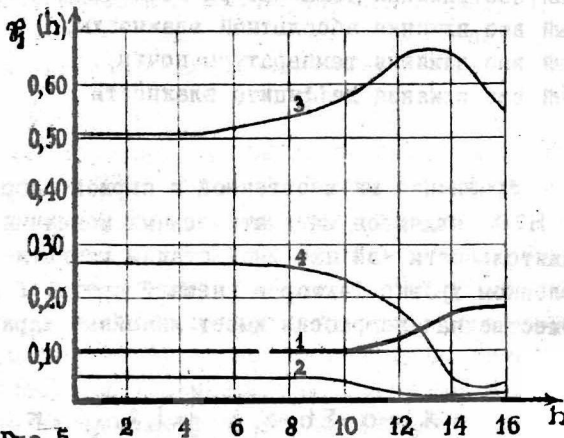


Рис. 5

Изменение удельных весов влияния γ_j на x_0 второй стадии в зависимости от h среднесуточной температуры

- 1—удельный вес влияния температуры воздуха,
- 2—удельный вес влияния абсолютной влажности,
- 3—удельный вес влияния температуры почвы,
- 4—удельный вес влияния дефицита влажности.

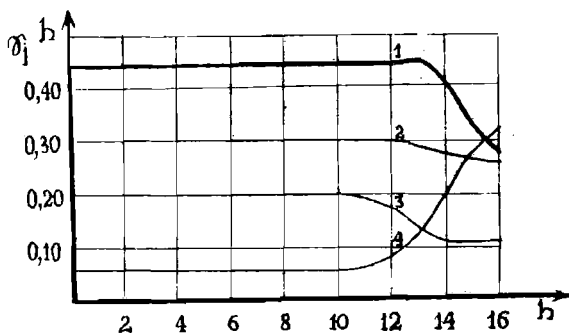


Рис. 6

Изменение удельных весов влияния γ_j на x_0 третьей стадии в зависимости от h среднесуточной температуры

- 1 - удельный вес влияния температуры воздуха,
- 2 - удельный вес влияния абсолютной влажности,
- 3 - удельный вес влияния температуры почвы,
- 4 - удельный вес влияния дефицита влажности.

Таблица 3

Числовые значения коэффициентов α и b_j

Стадия	Температура воздуха t_I	Коэффициенты					Коэффициент множественной корреляции
		α	b_1	b_2	b_3	b_4	
I	t мин.	40,5	0,348	-1,39	-0,180	-0,270	0,90
	t ср.	39,7	0,165	-1,09	-0,198	-0,066	0,90
II	t мин.	37,6	-1,160	1,53	-0,917	-0,539	0,97
	t ср.	29,7	0,859	-0,67	-1,380	3,410	0,97
III	t мин.	38,5	1,60	-1,76	-0,769	0,417	0,98
	t ср.	33,8	3,240	-2,97	-0,889	-0,607	0,98

Парные регрессии между продолжительностью отдельных стадий развития кукурузы и факториальными признаками имеют линейный характер вида $y = a + bx$. Коэффициенты парной регрессии и корреляции показаны в таблице 4.

Таблица 4

Парные коэффициенты регрессии и корреляции

Стадия	Факториальные признаки	Коэффициенты регрессии		Коэфф. корреляции
		a	b	
I	Минимальная температура	37,1	-1,64	-0,79
	Среднесуточная темпер.	38,6	-1,11	-0,79
	Абсолютная влажность	38,6	-1,33	-0,77
	Температура почвы	30,0	-0,33	-0,48
	Дефицит влажности	20,7	-0,40	-0,12
II	Минимальная температура	49,0	-3,00	-0,74
	Среднесуточная темпер.	57,0	-2,50	-0,95
	Абсолютная влажность	80,5	-4,50	-0,83
	Температура почвы	47,8	-1,10	-0,89
	Дефицит влажности	41,1	-3,30	-0,75
III	Минимальная температура	25,5	-1,17	-0,96
	Среднесуточная темпер.	27,1	-0,89	-0,98
	Абсолютная влажность	31,2	-1,25	-0,89
	Температура почвы	27,8	-0,53	-0,94
	Дефицит влажности	21,7	-1,11	-0,95

Выводы

1. Разработанная нами математическая модель (I) дает возможность определить физиологический нуль минимальной и среднесуточной температуры воздуха для любой стадии развития растений.
2. По модели (I) можно определить удельный вес влияния на развитие растений любого учтенного фактора и проследить взаимосвязи и изменения удельных весов влияния этих факторов в зависимости от уровня температуры воздуха.
3. Модель позволяет определить продолжительность определения стадий развития растений при тех или иных значениях факториальных признаков (минимальной и среднесуточной температуры воздуха, абсолютной влажности воздуха, температуры почвы на глубине 5 см и дефицита влажности). Это может быть использовано для определения режима в контролируемых условиях (в фитотронах):
4. При использовании математической модели и электронно-вычислительных машин затрата труда по определению физиологического нуля любой стадии развития небольшая.

Литература

1. БАРАННИКОВА З. Д. Температурные условия прохождения третьей стадии развития сельскохозяйственных растений. Записки ЛСХИ, т. 139, вып. 3, 1969.
2. БАРАННИКОВА З. Д. Температурные условия прохождения онтогенеза у сельскохозяйственных растений. Автореферат докт. диссертации, Ленинград-Пушкин, 1971.
3. ТРИФОНОВ Н. П. Влияние температуры на развитие льна. Автореферат канд. дисс. Ленинград-Пушкин, 1970.
4. МАУРИНЯ Х., РАУДЗЕПА Л., ДРАМА М. Особенности роста и развития сортов и гибридов кукурузы

в Латвийской ССР. "Ученые записки ЛГУ им. П. Стучки", том 71, Изд. Звайгзне, Рига, 1965.

5. МАУРИНЯ Х. А.

Влияние температуры на развитие кукурузы. В настоящем сборнике 19-32 стр.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАЗВИТИЕ КУКУРУЗЫ

В акклиматизации любого интродуцента большое значение имеет температура нового района его возделывания. Термический фактор на Земном шаре распределен очень неравномерно. При интродукции южных растений в северные районы они должны расти и развиваться при температуре ниже температурного оптимума для этих процессов интродуцента. При перенесении северных растений в южные районы, они попадают в условия, где температура выше оптимума для роста и развития данного растения. По-видимому, этим объясняется тот факт, что растения из южных районов в более северных районах акклиматизируются более успешно, чем северные растения в более южных районах.

Интродуцентом с непродолжительной историей интродукции в условиях Латвии является кукуруза. Многие авторы наиболее ответственным фактором за рост и развитие кукурузы в новых районах ее возделывания считают температуру (1-7). Установлено, что температура имеет большое значение во всех периодах развития кукурузы (2, 4, 7-14). В. И. Балюра (8) отмечает, что при $18,9^{\circ}$ средней температуры кукуруза Миннесота-13 выбросила метелку через 58 дней, а при $15,5^{\circ}$ - через 90 дней после прорастания. Созревание семян также зависит от температуры: если в период от выбрасывания метелки до созревания температура была $14,9^{\circ}$ початки достигли фазы восковой спелости, а при $14,1^{\circ}$ - не созревали. Делается вывод, что снижение среднесуточных температур в летние месяцы является основной причиной удлинения вегетационного периода кукурузы. Снижение среднесуточной температуры даже на $1-2^{\circ}$ уже заметно задерживает ход развития кукурузы. По наблюдениям В. С. Шевелухи (14) при температуре $12,5^{\circ}$ и ниже прекращается рост кукурузы на любом этапе развития, кроме этапа образования зерен в початке.

Для этого этапа температурный минимум оказался от $10,8^{\circ}$ до 12° . Если среднесуточная температура воздуха снижается до 15° в период наиболее интенсивного роста кукурузы, то уменьшается среднесуточный прирост растений в высоту на 1,5-2,5 см.

Е. Джилмор и Дж. Роджерс (15) рекомендуют селекционный материал кукурузы группировать по скороспелости, пользуясь данными о сумме эффективных температур, получаемых растениями до фазы выбрасывания нитей. Эти авторы утверждают, что по метеорологическим данным можно установить дату выбрасывания нитей (зацветания соцветий женских цветков) в любом районе без проведения там широких испытаний кукурузы. Другие авторы (16) указывают, что для роста и развития кукурузы имеется определенный климатический оптимум. По наблюдениям этих авторов наиболее высокая урожайность соответствующих сортов кукурузы наблюдается у северной границы климатического оптимума данного сорта. Это позволяет ожидать более высоких урожаев с тех сортов и гибридов, условия роста для которых в более северных районах являются благоприятными.

Мы поставили перед собой задачу изучить влияние температуры на развитие кукурузы. Температура является фактором роста и развития растений, который трудно поддается регулированию в полевых условиях, однако он значительно отличается в условиях Латвии от его в "кукурузном поясе".

Методика

Опыты проводились в 1956 и 1957 годах в Ботаническом саду АН Латв. ССР в Саласпилс.

В качестве объекта исследований использована кукуруза сорта Миннесота 13, которая выращивалась в вегетационных сосудах типа Митчерлиха, вмещающих 5,48 кг абсолютно сухой, огородной почвы. В почву в сосудах было внесено полное минеральное удобрение. Влажность почвы в сосудах во время роста растений поддерживалась на уровне 60 % от полной влагоемкости.

С целью создания для разных групп (вариантов) растений различных условий температуры, они были посеяны в разные сроки: в 1956 году - 12 У, 29 У, 24 У1 и 14 У11, в 1957 году - 22 У, 25 У1 и 18 У11. В каждом сроке сева было засеяно по 16 сосудов. После появления всходов в каждом сосуде было оставлено по 2 растения. Начиная со II этапа органогенеза и кончая У, растения всех сроков сева получали короткий 12-часовой день - сосуды с растениями ежедневно с 20.00 до 8.00 помещались в фотопериодические камеры.

Температура воздуха определялась непрерывно - термометром и 3 раза в день: в 9.00, в 15.00 и в 21.00. Определялась также максимальная и минимальная температура в течение суток. Ежедневно отмечалось состояние неба, степень облачности и наличие осадков.

Ход развития растений контролировался по состоянию точки роста или развивающихся генеративных органов.

В I-ю стадию входили I и II этапы органогенеза - образование зачатков вегетативных частей;
во 2-ю - III и IV этапы органогенеза - образование цветков,
в 3-ю - У и У1 этапы органогенеза - образование археспориальных тканей и материнских клеток пыльцы,
в 4-ю - У11 и У111 этапы органогенеза - образование микро- и макроспор.

Результаты исследований

Оказалось, что самая большая сумма активных температур необходима для прохождения I-ой и 4-ой стадий развития. Продолжительность I-ой стадии развития значительно не изменилась при средней температуре воздуха от 14° до 19°. Но если среднедневная температура была выше 20°, то прохождение I-ой стадии ускорялось (у растений 2-го сева 1957 г.). Необходимая сумма активных температур для прохождения I-ой стадии оказалась от 300° до 400° (табл. I.). В опытах 1957 года наблюдалось, что при более высокой среднедневной температуре необходимая сумма активных температур уменьшается,

в опытах 1956 года - наоборот: 309° потребовалось при средней температуре 14,7° (4-ый срок сева) и 383° - при 19,1° (1-ый срок сева). По-видимому, для протекания процессов роста и развития во время 1-ой стадии значение имела не только среднедневная температура, но и минимальная, наблюдавшаяся в течение суток. Так, во время 1-ой стадии развития растений первого срока сева минимальная температура 11 суток была ниже 10°, а двое суток даже лишь 3,5°. При том пониженная температура наблюдалась на I этапе органогенеза, который для своего завершения требует большую сумму активных температур, чем II этап (17). Во время же 1-ой стадии развития растений 4-го срока сева 1956 г. с минимальной температурой ниже 10° было 8 суток (1 сутки 4°, 1 были 7,5°, остальные от 8,0° до 9,0°). При том на I этапе органогенеза двое суток было с температурой от 8,0° - 9,0°, все остальные сутки с низкой минимальной температурой были на II этапе органогенеза.

Данные табл. I показывают, что продолжительность 2-ой стадии развития у растений разных сроков сева также значительно различалась. Так, у растений 1-го срока сева 1956 г. продолжительность 2-ой стадии была 13 дней, у растений же 4-го срока сева - в два раза больше: 26 дней. Среднедневная температура воздуха на этих стадиях была соответственно 18,7° и 13,3°. Это свидетельствует о том, что 2-я стадия развития может проходить при сравнительно низкой температуре. Но в таком случае требуется большая сумма активных температур (сумма градусов-дней с температурой выше 10°). Иначе обстоит дело, если учитывать сумму температур выше 10°. Эта сумма, необходимая для прохождения 2-ой стадии развития растениями разных сроков сева, была следующая:

	1956 г.	1957 г.
первый срок сева	120,1°	118,3°
второй срок сева	98,5°	124,0°
третий срок сева	98,8°	99,2°
четвертый срок сева	87,7°	-

Таким образом оказалось, что сумма температур выше

10° лучше характеризует условия для прохождения 2-ой стадии развития, чем сумма активных температур (градусов-дней с температурой выше 10°).

В зависимости от температуры значительно колеблется также продолжительность 3-ей стадии развития. Так, у растений I-го срока сева 1957 г. продолжительность этой стадии была наименьшей - 8 дней, при самой высокой среднедневной температуре воздуха: $22,5^{\circ}$. У растений 2-го срока сева 1956 г. продолжительность 3-ей стадий оказалась 14 дней при среднедневной температуре воздуха $15,8^{\circ}$. У растений 3-го срока сева 1956 г. эта стадия длилась 16 дней. Но можно считать, что в данном случае 3-я стадия не закончилась, так как редуccionное деление материнских клеток пыльцы было нарушено - тетрады пыльцы образовались лишь в наиболее развитых цветках в небольшом количестве. Клетки тетрады имели уродливый вид. Многие из них не имели ядра. В дальнейшем пыльца из них не образовалась и цветение не наступило до самой уборки растений - в течение 35 дней. За период прохождения этой стадии только 1 день температура была выше 15° . Поэтому мы считаем, что в условиях Латвийской ССР для прохождения 3-ей стадии развития кукурузы Минезота 13 физиологически активной можно считать температуру выше 14° . Если средняя температура в течение этой стадии ниже этого, стадия не завершается, несмотря на то, что сумма активных температур (градусов-дней с температурой выше 10°) набирается достаточная (3-й срок сева 1957 таблица I.).

Для прохождения 3-ей стадии развития растений кукурузы очень важной является сумма физиологически активных температур (выше физиологического нуля для данной стадии, т.е. выше 14°). Эта сумма за время прохождения 3-ей стадии развития растениями разных сроков сева была следующая:

	1956 г.	1957 г.
первый срок сева	34,0 ⁰	68,5 ⁰
второй срок сева	27,4 ⁰	48,8 ⁰
третий срок сева	7,2 ⁰	12,0 ⁰

Продолжительность стадий развития
от

Сроки сева	Всходы	I-я стадия			2-я стадия		
		1	2	3	1	2	3
<u>1956 г.</u>							
12 У	25 У	20	19,1	383,1	13	18,7	243,8
29 У	10 УІ	19	18,8	358,0	15	16,5	248,5
24 УІ	3 УІІ	19	17,4	330,3	19	15,1	286,8
14 УІІ	23 УІІ	21	14,7	309,0	26	13,3	347,5
<u>1957 г.</u>							
22 У	5 УІ	24	16,2	390,6	15	18,0	270,3
23 УІ	5 УІІ	16	20,2	324,5	14	18,8	263,6
18 УІІ	23 УІІ	21	17,6	370,9	16	16,2	259,0

Объяснения: 1 - продолжительность стадии в днях,
2 - среднедневная температура воздуха в течение стадии
3 - сумма активных температур (градусов-дней выше 10°) на протяжении соответствующей стадии.

Таблица I

кукурузы Миннесота I3 в зависимости температуры

3-я стадия			4-я стадия			От всходов до цветения метелки (или до уборки растений)		
I	2	3	I	2	3	I	2	3
I3	16,0	208,9	20	16,1	322,2	66	17,6	1158,9
I4	15,8	221,1	25	14,8	369,3	73	14,7	1196,9
I6	14,0	220,5	. . .	10,4	221,5	xxx*	-	1059,1
. . *	8,4	43,6	---*	-	-	xxx	-	700,1
8	22,5	180,5	18	18,0	323,5	65	18,7	1164,9
I3	17,7	230,8	23	15,3	352,5	66	18,0	1161,4
. . .	7,8	266,4	---	-	-	xxx	-	896,3

- . . . - стадия незакончилась до уборки растений после первых заморозков,
- - стадия не начиналась,
- xxx - растения не цвели до уборки.

Следовательно, только при высокой сумме физиологически активной температуры (1-й срок сева 1957 г.), эта стадия проходит в быстром темпе. Для растений 3-их сроков сева обоих лет сумма физиологически активной температуры на протяжении третьей стадии развития составляет только 10^{0+20} . При такой температуре тепла оказалось недостаточно для нормального образования археспория и материнских клеток пыльцы. Так как средняя температура воздуха была ниже физиологического нуля (14^0), то, несмотря на достаточно большую сумму активных температур ($266, 4^0$), растения 3-го срока сева 1957 г. 3-ю стадию не завершили.

В зависимости от температуры колебалась также продолжительность 4-ой стадии развития. Во всех случаях для прохождения этой стадии потребовалось более 320^0 суммы активной температуры (градусов-дней с температурой выше 10^0). При более высокой среднесуточной температуре воздуха (16^0-18^0) эта сумма была меньше (около 320^0), чем при более низкой (при 15^0 - около 350^0).

Таким образом, наиболее чувствительными к температуре оказались растения в период развития археспориальной ткани т.е. на 3-ей стадии развития. Это установлено и в отношении многих других растений - озимой ржи (18), сладкого перца (19), пшеницы (20), овса (21) и др.

В наших опытах на делянках с кукурузой "Ленинградка", проведенных в разные годы, также оказалось, что больше от температуры зависит именно продолжительность 3-ей стадии развития (табл. 2).

В опытах с разными сортами и гибридами как в 1955 так и в 1956 и 1957 годах оказалось, что разные сорта и гибриды кукурузы имеют различную продолжительность этого периода развития (табл. 3).

При одной и той же средней температуре воздуха в течение 3-ей стадии развития растений продолжительность ее у разных образцов кукурузы оказалась различной. Так, для

Таблица 2

Продолжительность стадий развития у кукурузы Ленинградка в зависимости от температуры

Год опытов	I стадия		2 стадия		3 стадия		4 стадия	
	I*	2	I	2	I	2	I	2
1955	10	16,4 ⁰	10	18,3 ⁰	8	21,3 ⁰	16	17,6 ⁰
1957	10	18,2 ⁰	12	14,0 ⁰	13	17,0 ⁰	14	21,7 ⁰

* I - продолжительность стадии в днях,
2 - среднедневная температура.

Таблица 3

Продолжительность 3-ей стадии развития у некоторых сортов и гибридов кукурузы (данные опытов 1955 года)

Сорт или гибрид	Продолжительность 3-ей стадии в днях	Среднедневная температура воздуха в течение 3-ей стадии
Ленинградка	8	21,3 ⁰
Гибрид Саулайнес красносен.	6	21,3 ⁰
Гибрид Североосетинский	8	18,8 ⁰
Гибрид Харбинская белая зубовидная	9	17,8 ⁰
Гибрид Саулайнес светлозерный	12	19,2 ⁰
Гибрид ВНР-42	11	18,5 ⁰
Кремнистая скороспелка	12	17,8 ⁰
Одесский гибрид-I	16	17,7 ⁰

прохождения этой стадии у гибрида Харбинская × белая зубовидная при $17,8^{\circ}$ потребовалось 9 дней, а для гибрида Одесский I при такой же температуре 16 дней. Интересным оказался гибрид ВПР-42, продолжительность 3-ей стадии которого при $18,5^{\circ}$ была 11 дней. Благодаря мощному росту эта кукуруза образовала большую зеленую массу (вес одного растения в среднем был 1,014 кг). В урожае зеленой массы значительную часть составляли початки - было убрано 120,3 ц/га початков в молочной и 20,7 ц/га молочно-восковой спелости. В наших опытах оказалось, что чем интенсивнее на той или другой стадии протекают процессы роста, тем больше зависит продолжительность ее от условий температуры. По-видимому, интенсивный рост является одной из наиболее важных предпосылок развития кукурузы. Этим можно объяснить и установленный некоторыми авторами факт, что богатое минеральное питание, способствующее росту растений, снижает неблагоприятное влияние пониженной температуры на рост и развитие кукурузы (14, 22, 23).

Для того, чтобы кукуруза миннезота 13 достигла фазы цветения метелки, в наших опытах независимо от сроков сева, потребовалось 1150-1200⁰ суммы активных температур. Если эта сумма была меньше, кукуруза не цвела до самой уборки. При том независимо от календарной даты посева период от всходов до цветения метелок был одинаковым - 65-66 дней, при условии, если средняя температура в течение всего этого периода была около 18° . при более низкой среднесуточной температуре период от всходов до цветения удлинялся, а необходимая сумма активных температур (градусов-дней выше 10⁰) увеличивалась.

Выводы

- I. Продолжительность 1-ой стадии развития кукурузы Миннезота 13 при температуре ниже 20° мало изменяется. Если средняя дневная температура воздуха в этот период выше 20° , то эта стадия развития растений проходит значительно быстрее.

2. Более значительно под влиянием температуры изменяется продолжительность 2-ой стадии развития. В замедленном темпе эта стадия проходит при температуре 13° - 15° .
3. Еще больше от температурных условий зависит дифференциация археспориальной ткани и развитие материнских клеток пыльца - 3-я стадия развития. Установлен физиологический нуль ($+14^{\circ}$) для развития растений кукурузы Миннесота 13 на 3-ей стадии.
4. От температуры воздуха зависит также и продолжительность периода от появления тетрад пыльца до цветения метелок, т.е. 4-я стадия развития. Если тетрады пыльца образовались при благоприятном режиме, то цветение может проходить и при температуре около 13° , но в таких условиях период от образования тетрад до цветения увеличивается.
5. От температуры больше зависит прохождение именно тех стадий развития, на которых происходит интенсивный рост растений. Пониженная температура угнетает рост растений, одновременно затормаживается и прохождение соответствующей стадии.
6. Разные сорта и гибриды кукурузы имеют разную продолжительность 3-ей стадии развития - наиболее чувствительного к температуре периода. Это следует учесть при использовании их для селекции.

литература

1. ПОРТЯНКО В.Ф. О световой стадии развития кукурузы. Докл. АН ССР, т. 84, № 5, 1952.
2. КУПЕРМАН Ф.М., ЛУЧШЕВ А.А., ШУЛЬГИН А.М. Некоторые закономерности развития и роста кукурузы в новых районах ее возделывания. Изв. АН СССР, сер. биол., № 4, 1956.
3. БАРБАТ И., ПУЯ И. Влияние света на развитие кукурузы. Междунар. с-х. журнал, № 3, 1957.
4. БАЛЮРА В.И. Вегетационный период кукурузы в нечерноземной полосе. Вестник с-х. науки, № 4, 1959.

5. СЕЛАРВИ М. К. Влияние длины дня на рост и развитие кукурузы. Докл. ТСХА, вып. 46, 1959.
6. СЕЛАРВИ М. К. Изменение некоторых признаков кукурузы при направленном воздействии светом. Докл. ТСХА, вып. 62, 1961.
7. КАПИТАНОВА Т. А. Особенности биологии развития кукурузы в условиях Московской области. Канд. диссертация, МГУ, 1962.
8. БАЛЮРА В. И. Чему учит опыт возделывания кукурузы в нечерноземной полосе в 1955 г. Земледелие, № 12, 1955.
9. РУБИН Б. А., АНДРЕЕНКО С. С. Некоторые вопросы физиологии кукурузы. Вестник с-х науки, № 7, 1958.
10. KOSS W. Beziehungen zwischen einigen wichtigen Witterungsfaktoren und den Erträgen von Silomais (Sorte Schindelmeiser) Dtsch. Landwirtschaft. 10, Nr. 6, 1959.
11. БЕССОНОВА Е. В. Фенологические карты и потребность в тепле некоторых с-х культур. Тр. фенолог. совещания. Гидрометиздат стр. 466-481, 1960.
12. КАЛИНИНА Л. В. Влияние температуры на развитие зародыша. Кукуруза, № 9, 1960.
13. ФЕДИН М. А. О методах определения холодостойкости сортов. Кукуруза № 12, 1961.
14. ШЕВЕЛУХА В. С. Условия внешней среды и урожай. Кукуруза, № 4, 1964.
15. GILMORE F. C. and ROGERS J. S. Heat Units as a Method of Measuring Maturity in Corn. Agronomy Journal, USA, 50, Nr. 10, 1958.
16. JONES D. F. and HUNTINGTON F. The Adaptation of Corn to Climate. Journ. of the American Soc. of Agronomy, 27, Nr. 4, 1935.
17. АНДРЕЕНКО С. С., КУПЕРМАН Ф. М. Физиология кукурузы. Изд. МГУ, 1959.
18. МАУРИНЯ Х. А. О развитии озимой ржи после световой стадии. Зап. Ленинградского с/х ин-та, вып. II, 1956.

19. ФЕДИН П. Е. Температурные и световые условия выращивания сладких перцев в Ленинградской области. Канд. диссертация, ВИР, Л-д, 1953.
20. КОРНИЛОВ А. А. Завершение световой стадии развития пшеницы. Докл. АН СССР, т. 92, № 1, 1953.
21. БАРАННИКОВА З. Д. Температурные условия прохождения третьей стадии развития сельскохозяйственных растений. Зап. Ленинградского с/х ин-та т. 139, вып. 3, стр. 3-25, 1969.
22. ТРЕПАЧЕВ Е. П. Удобрение кукурузы в нечерноземной полосе. Кукуруза, № 9, 1960.
23. ТРЕПАЧЕВ Е. П., ИВЛЕВ М. М. Потребление азота, фосфора и калия на подзолах. Кукуруза, № 1, 1962.

ПРЕДПОСЕВНАЯ ОБРАБОТКА СЕМЯН ПЕРЕМЕННОЙ
ТЕМПЕРАТУРОЙ — СТИМУЛИРУЮЩИЙ АГЕНТ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ПРОЦЕССОВ РАСТЕНИЙ

Предпосевная обработка семян разных культурных растений переменной или низкой температурой в целях повышения их продуктивности — прием уже известный в сельском хозяйстве. Об этом методе повышения продуктивности растений писал русский садовод Е. А. Грачев в 1861 году (1, 2). В работах А. Е. Вроновой этот метод был разработан более детально и использован для обработки семян некоторых овощных культур (3, 4). П. А. Генкель, А. П. Сарычева и О. А. Ситникова (5) наблюдали, что растения, выросшие из обработанных переменной температурой семян, более холодостойки, так как вязкость протоплазмы в их клетках понижена. Такие растения называют "закаленными". Они легче переносят весенние заморозки и являются более продуктивными по сравнению с контрольными. У огурцов, выросших из закаленных семян в опытах В. Ф. Белика, наблюдалось не только понижение вязкости протоплазмы, но также повышение процессов синтеза аскорбиновой кислоты, сахара и хлорофилла. Повышалась также холодостойкость огурцов (6). И. И. Гунар и Е. Е. Крастина указывают, однако, что не во всех случаях предпосевная обработка семян холодом дает положительные результаты, положительные результаты не наблюдаются, если пробужденные семена высеваются в холодную почву, где дальнейший рост их затруднен или вообще не происходит (7, 8).

Интересные факты о влиянии пониженной температуры (+4° до +8°C) на рост и развитие растений имеются также в работах И. П. Трифонова и З. Д. Баранниковой (9, 10).

А. В. Благоевещенский (11, 12) доказал, что в прорастающих семенах в условиях переменной температуры или холода накапливаются органические кислоты, образующиеся в реак-

циях аэробного цикла дыхания. Эти кислоты оказывают стимулирующее действие на физиологические процессы растений. Установлено, что особенно большое влияние на активизацию физиологических процессов оказывает янтарная кислота, которая накапливается в тканях растений в условиях пониженной температуры (13-15). На основании этих данных был разработан прием стимуляции физиологических процессов растений при помощи янтарной кислоты (16-20).

Задача нашей работы была проверить влияние предпосевной обработки семян переменной температурой на активизацию физиологических процессов кукурузы.

Методика

В наших опытах были использованы семена кукурузы Воронежская 76 и Буковинский-3. После набухания семена в течение 3 недель подвергались попеременно то 12-и часовой тепловой обработке (16-20°C), то 12-и часовой холодной (от -1° до -3°C), т.е. они находились в таких условиях, которые по гипотезе А.В. Благовещенского (15), способствуют образованию в семенах биогенных стимуляторов. Для другого варианта опытов за 24 часа до посева семена кукурузы замачивали в растворе янтарной кислоты, концентрация которого была 23 мг/л. Для контроля использовали сухие, ничем не обработанные семена. Опыты проводились в 1962 г. в Риге, в Ботаническом саду Латвийского государственного университета им. П. Стучки на делянках в 25 м² в 3-х повторностях.

В течение вегетационного периода у подопытных растений определяли следующие физиологические и биохимические показатели:

- 1/ высоту растений (измеряли через каждые 10 дней),
- 2/ ход органобразования (21),
- 3/ интенсивность фотосинтеза по методу Тюрина в модификации Бородлиной и др. (22, 23),
- 4/ содержание хлорофилла (24),
- 5/ содержание витамина С по Мурри (25),

- б) после уборки урожая в листьях определялось содержание сахаров по Бертрону (26) и некоторые показатели, характеризующие продуктивность растений.

Результаты и их обсуждение

Обработка семян перед посевом переменной температурой и янтарной кислотой ускорила появление проростков и ход развития: у растений выросших из этих семян, на несколько дней раньше зацвели как мужские, так и женские соцветия.

Неодинаковым был также темп роста растений разных сортов и вариантов. Особенно ярко это проявилось во время удлинения нижних и средних междоузлий. В это время растения, выросшие из семян обработанных перед посевом переменной температурой, были выше контрольных на 7,5 см. Еще больше эта разница (на II см) была у кукурузы Буковинский-3, из семян обработанных янтарной кислотой. К концу вегетативного периода эта разница уменьшилась.

Определение содержания хлорофилла в листьях контрольных и растений из обработанных семян показало, что в течение всего вегетационного периода хлорофилла больше в листьях растений, семена которых перед посевом были обработаны переменной температурой или янтарной кислотой (табл. I). Это свидетельствует о том, что во время всего вегетационного периода в обработанных растениях интенсивнее протекают физиологические процессы. Об этом свидетельствуют также данные, полученные при определении интенсивности фотосинтеза (табл. 2). Интенсивность фотосинтеза была выше у растений, которые выросли из семян, получивших обработку переменной температурой или янтарной кислотой.

В листьях растений из семян, получивших предпосевную обработку, было больше сухого вещества на протяжении всего вегетационного периода. В листьях этих растений больше содержалось также витамина С (табл. 3).

таблица 1

Содержание хлорофилла в листьях кукурузы в зависимости от предпосевной обработки растений (мг/1 г сухого вещества)

Стадия развития растений	Воронежская-76		Буковинский-3				
	Показатели		Контроль	Обработано перем. темп.	Контроль	Обработано перем. темп.	
	абс.	в % к контр.				перем. темп.	янт. кислот.
1-я стадия (использов. 2-ой лист)	9,15	100	9,85	108	9,61	13,10	14,55
					100	136	151
2-я стадия (использов. 4-ый лист снизу)	10,56	100	14,80	140	9,74	9,97	10,48
					100	102	108
3-я стадия (использов. 6-ой лист снизу)	9,45	100	10,63	112	9,42	9,65	9,63
					100	102	102
4-я стадия (использов. 6-ой лист снизу)	9,20	100	9,76	106	9,19	9,29	9,83
					100	101	107
Цветение (использов. 5-ой лист снизу)	11,37	100	14,20	125	7,72	9,51	10,13
					100	123	132
Образование зерна (использов. 6-ой лист снизу)	7,95	100	8,97	113	-	-	-
					-	-	-

Таблица 2

Интенсивность фотосинтеза кукурузы в зависимости от предпосевной обработки семян (в мг $\text{CO}_2/\text{100 см}^2$ в час)

Стадия развития растений	Показатели	Воронежская-76		Буковинский-3			
		Контроль	Обработано перем. темп.	Контроль	Обработано перем. темп.	янтарной кислотой	
1-я стадия (2-ой лист снизу)	абс. в % к контр.	4,60 100	4,76 103	7,60 100	7,20 95	11,80 155	
2-я стадия (2-ой лист снизу)	абс. в % к контр.	7,45 100	7,60 102	7,90 100	8,60 109	8,84 113	
3-я стадия (6-ой лист снизу)	абс. в % к контр.	6,90 100	7,50 109	7,85 100	7,90 101	8,30 106	
4-я стадия (6-ой лист снизу)	абс. в % к контр.	7,45 100	7,90 106	5,71 100	7,29 128	8,21 144	
Цветение (6-ой лист снизу)	абс. в % к контр.	6,45 100	8,14 117	8,70 100	9,65 111	11,80 135	
Образование зерна (6-ой лист снизу)	абс. в % к контр.	6,25 100	8,75 140	- -	- -	- -	

Таблица 3

Содержание витамина С в листьях кукурузы во время цветения в зависимости от предпосевной обработки семян

Дата опред.	Сорт или гибрид	Вариант	мг % на сырой вес	в % к контролю
19 VII	Воронежская 76	Контроль	93,28	100
		Обраб. перем. темп.	110,88	119
	Буковинский 3	Контроль	107,38	100
		Обраб. перем. темп.	118,21	110
		Обраб. янт. кислотой	118,20	110

Вторая половина лета 1962 г. была прохладная и дождливая, поэтому Воронежская-76 достигла лишь фазу ранне-молочной спелости, а гибрид Буковинский-3 - завершил фазу цветения. В связи с этим вес свежесобранных початков одного растения был очень низким. Из данных табл. 4 видно, что влияние предпосевной обработки семян переменной температурой и янтарной кислотой отражается и на продуктивности растений (на общий вес зеленой массы). Однако разница в продуктивности растений между контролем и растениями из обработанных семян у гибрида Буковинский-3 незначительная. По-видимому, в неблагоприятных условиях погоды лета 1962 г. эта кукуруза не смогла реализовать даже своих естественных потенциальных возможностей роста и образования урожая. Известно, что стимуляция роста и развития растений лучше всего проявляется при оптимальном сочетании всех факторов внешней среды.

Определение содержания сахаров в листьях растений показало, что сумма сахаров у контроля Воронежской-76 составляет 3,87 %, а у растений из семян, обработанных переменной температурой 3,98 % от сухого вещества. Соответствующие цифры у Буковинского-3 были 4,40 % и 4,91 %.

Таблица 4

Влияние предпосевной обработки семян кукурузы
на ее продуктивность

Показатели	Воронежская-76		Буковинский-3		
	Контроль	Обраб. перем. темп.	Контроль	Обработано перем. темп.	янтарной кислотой
Высота рас- тений см	138,9 ± 2,93	154,6 ± 5,74	217,2 ± 4,11	219,1 ± 4,83	226,5 ± 4,54
в % к контр.	100	111	100	101	104
Общий вес зе- леной массы г.	508,0 ± 53,94	650,0 ± 48,98	950,0 ± 45,16	973,3 ± 80,31	1016,5 ± 13,71
в % к контр.	100	126	100	103	107
Вес листьев в г.	55,5	74,0	162,4	144,9	138,3
в % к контр.	100	133	100	89	85
Сырой вес почат- ков I-го расте- ния в г.	114,5 ± 9,81	123,7 ± 8,51	88,3 ± 9,52	72,4 ± 11,09	86,6 ± 10,53
в % к контр.	100	108	100	82	98

Выводы

1. Обработка семян кукурузы перед посевом переменной температурой также как и раствором янтарной кислоты стимулирует рост и другие физиологические процессы растений, приводящие к повышению продуктивности растений.
2. Обработка янтарной кислотой семян перед посевом является более простым и дешевым приемом по сравнению с продолжительным выдерживанием семян в условиях переменной температуры, поэтому предпосевную обработку семян янтарной кислотой можно рекомендовать для применения в практике сельского хозяйства Латвийской ССР.

Литература

1. ГРАЧЕВ Е. А. Разведение кукурузы в С-Петербурге в кн. Акклиматизация, 2, С-Петербург, 1861.
2. ГРАЧЕВ Е. А. О выращивании кукурузы. Тр. Вольного экон. общества. С-Петербург, 1, 1875, 2.
3. ВОРОНОВА А. Е. Закалка семян и рассады оводных культур - В кн. Достижения науки и передового опыта в сельском хозяйстве, 14, 1953.
4. ВОРОНОВА А. Е. Закалка семян переменными температурами. Сб. научных трудов Курганского с/х института, 2, Курган, 1954.
5. ГЕНКЕЛЬ П. А., САРЫЧЕВА А. П., СИТНИКОВА О. А. Влияние обработки семян переменной температурой на развитие и созревание кукурузы. Физиол. раст. 2, 5, 1955.
6. БЕЛИК В. Ф. Влияние закалки семян переменными температурами на физиологические особенности и холодостойкость огурцов. Физиол. раст. 10, 3, 1963.
7. ГУНАР И. И., КРАСТИНА Е. Е. Реакция кукурузы на температурный режим. В кн. Культура кукурузы в СССР. М., 1957.
8. ГУНАР И. И., КРАСТИНА Е. Е. Влияние предпосевной обработки семян на развитие кукурузы. Кукуруза, 1, 1957.
9. ТРИФОНОВ Н. П. Влияние температуры на развитие льна. Автореферат канд. диссертации, Ленинград-Пушкин, 1970.
10. БАРАННИКОВА З. Д. Температурные условия прохождения онтогенеза у сельскохозяйственных растений. Автореферат докторской диссертации. Ленинград-Пушкин, 1971.
11. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А. В. Биогенные стимуляторы и биохимическая природа их действия. Бюлл. Главного бот. сада, 25, 1956.

12. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А. В., ПЕТРОЧЕНКО У. А. Влияние обработки семян янтарной и фумаровой кислотами на некоторые процессы у растений. Физиол. раст. 6, 1, 1959.
13. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А. В. Биогенные стимуляторы в сельском хозяйстве. Природа, 7, 1955.
14. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А. В. Биогенные стимуляторы и урожай. М., 1962.
15. БЛАГОВЕЩЕНСКИЙ А. В. Действие янтарной кислоты на растение. Булл. Моск. о-ва испытателей природы, отд. биол. 72(5), 1967.
16. ДРОЗДОВ Н. А., КОРНЕЕВ П. К. Предпосевное смачивание семян кукурузы янтарной кислотой. Кукуруза, 5, 1960.
17. БУШИНСКАЯ И. С. Влияние обработки семян кукурузы янтарной кислотой на рост и развитие растений. Докл. Великолукск. с/х ин-та. Великие Луки, 1961.
18. КОРНЕЕВ П. К. Влияние обработки семян биогенными стимуляторами на некоторые физиологические процессы и химический состав кукурузы. Записки Ленинград. с/х ин-та, 84, 1962.
19. ЦЕЛИГАНЕ А. Наши заботы, наши успехи. Кукуруза, 1, 1964.
20. МАУРИНЯ Л., ЭЗЕРНИЦЕ Л., ГАУЯ Б. Влияние янтарной кислоты на физиологические процессы кукурузы. Уч. записки Латв. госуниверситета им. П. Стучки, том 71, Рига, 1965.
21. МАУРИНЯ Х. А. Развитие генеративных органов кукурузы. Тр. Латв. с-х академии вып. 6, Рига, 1957.
22. БОРОДУЛИНА Ф. В., КОЛОБАЕВА Л. Г. Учет фотосинтеза по накоплению углерода в листьях. Докл. АН СССР, 90, 5, 1953.

23. БОРОДУЛИНА Ф.З., КОЛОБАЕВА Л.Г., ЗВЕРЕВА Г.А. К вопросу об определении фотосинтеза в полевых условиях. Тр.ИФР им.Тимирязева АН СССР, 10, М., 1955.
24. ГОДНЕВ Т.Н., ТЕРЕНТЬЕВ В.М. О количественном определении хлорофилла и некоторых каротиноидов. Тр.ИФР им.Тимирязева АН СССР, 7, I, М., 1950.
25. ПЕТЕРБУРГСКИЙ А.В. Практикум по агрономической химии. М., 1959.
26. ЕРМАКОВ А.М., АРАСИМОВИЧ В.В., СМЕРНОВА-ИКОНИКОВА М.И., МУРРИ И.К. Методы биохимического исследования растений. М., 1952.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОР-
ГАНОВ ОСОБЕЙ РАЗНОГО ПОЛА ОСИНЫ И ЯСЕНЯ ПЕНСИЛЬ-
ВАНСКОГО В ВЕСЕННИЙ ПЕРИОД

Изучение различных сторон влияния температурного ре-
жима на рост и развитие растений уже давно привлекает вни-
мание исследователей многих стран. Однако как указывает
Радченко /18/, ещё нет научной теории температурного режи-
ма высших растений. Необходимо раскрыть физиологическую
сущность и практическое значение колебаний температуры
воздуха и почвы в суточном и сезонном разрезе, так как они
представляют собой могучую силу природы. Особенно большое
внимание уделяется изучению физиологических и биохимичес-
ких процессов у растений в период зимнего покоя и при вы-
ходе из него. В данном периоде ответная реакция растений
на воздействие внешних факторов строго зависит от состо-
яния самого растения.

Генкель и Окнина /4/ предлагают различать три фазы
в состоянии покоя у растений -1/ глубокий, 2/ органический
и 3/ вынужденный. Сергеев /20/ различает у растений глубо-
кий и вынужденный покой. Он считает, что во время периода
глубокого покоя происходят процессы, формирующие "механизм"
устойчивости древесных растений к неблагоприятным услови-
ям и он совпадает с месяцами, в течение которых наблюдаются
резкие колебания температуры, кроме этого, период глубо-
кого покоя имеет большое значение и для последующего го-
дичного цикла развития генеративных органов растений.

Для большинства видов период глубокого покоя заверша-
ется в декабре или в начале января /17, 20/.

Вынужденный покой у растений наблюдается только зимой. К началу этого периода древесные растения уже располагают возможностями для распускания почек и роста побегов, но для этого нужен переход среднесуточной температуры воздуха через 0°C /20/.

После выхода из вынужденного покоя начинается изменение в метаболизме растений. Об этом свидетельствует в первую очередь резкая активизация одних и подавление активности других ферментов /21/. Они указывают, что в генеративных органах древесных растений после выхода из зимнего покоя повышается содержание аскорбиновой кислоты и глутатиона. В это же время снижается активность полифенолоксидазы и пероксидазы.

Несмотря на широкое изучение вопросов о физиологических и биохимических изменениях в органах и тканях растений в период зимнего покоя и выхода из него, нам не удалось найти в литературе данных о том, как изменяется характер физиологических и биохимических процессов в генеративных органах растений разного пола в течение VI по IX этапов органогенеза в зависимости от температурных условий при выходе из зимнего покоя древесных пород.

С целью изучения влияния температурного режима на развитие генеративных органов осины и ясеня пенсильванского, задача нашей работы была установить сроки наступления и продолжительность VI по IX этапов органогенеза и изучение активности дыхательных ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы.

Материал и методика

Генеративные органы осины и ясеня пенсильванского исследовались весной 1968, 1969 и 1970 годов в период с VI по IX этапы органогенеза. Для эксперимента были отобраны по 6 деревьев каждого пола, приблизительно одинакового возраста и здоровые /не наблюдалось внешних повреждений и признаков болезни/. Пробы для анализов брались по утрам с 8^{30} до 10^{30} . Собранный с 3 до 6 деревьев материал анализировали раздель-

но для каждого растения. Пробы брались по возможности с ветвей одинакового яруса и одинаковой ориентации. Анализы проводили не позже, чем через 2 - 4 часа после взятия проб.

Для изучения степени развития генеративных почек, их отпрепарировали, удаляя покровные чешуи и волоски. Размятые на предметном стекле, и окрашенные нейтральным красным пыльники, просматривались под микроскопом МБИ-3 при 140X увеличении. Этапы органогенеза определяли по Куперман /8/.

Абсолютно сухой вес определяли по методике описанной Баславской и Трубецковой /1/. Содержание воды выражено в % от сырого веса.

Активность пероксидазы и полифенолоксидазы определяли по методике Бояркина /2,3/. Температурные условия охарактеризованы средней температурой по декадам /рис. 1/.

Результаты и их обсуждение

С целью выяснения физиологических особенностей развития генеративных органов осины и ясеня пенсильванского во время спорогенеза в зависимости от температурных условий, отмечались сроки наступления отдельных /VI по IX/ этапов органогенеза.

Сравнительное изучение сроков наступления отдельных этапов развития генеративных органов осины и ясеня пенсильванского по годам показало, что они могут значительно изменяться. Основной причиной этих изменений являются погодные условия и особенно температура воздуха. Это отмечено в работах многих авторов /5, 12, 15/.

Генеративные органы осины зимуют на У этапе органогенеза. В начале марта генеративные почки сильно набухают, увеличиваются размеры археспориальных клеток, но переход к VI этапу развития наблюдается только после повышения среднесуточной температуры выше 0°C.

У ясеня пенсильванского набухание цветочных почек наблюдается значительно позже. В наших опытах начало VI этапа органогенеза отмечалось в середине апреля /табл. I/.

Изучая влияние погодных условий на сроки наступления

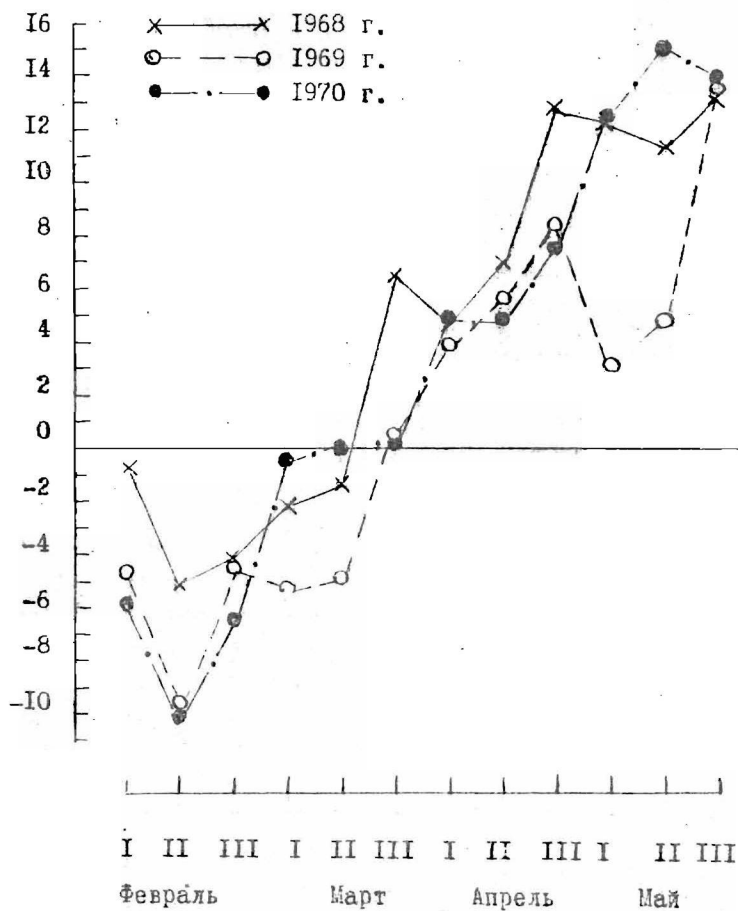


Рис. I. Температурные условия весной 1968, 1969 и 1970 годов.

отдельных этапов органогенеза мы наблюдали, что под влиянием температурных условий они могут значительно изменяться /табл. I/.

Таблица I
Сроки наступления VI по IX этапов органогенеза
у осины и ясеня пенсильванского

Год исследования	Исследуемые растения	Этапы органогенеза		
		VI	VII-VIII	IX
1968	осина	28 III	4 IV	18 IV
	ясень пенс.	13 IV	21 IV	6 V
1969	осина	8 IV	14 IV	1 V
	ясень пенс.	20 IV	29 IV	16 V
1970	осина	8 IV	14 IV	30 IV
	ясень пенс.	18 IV	28 IV	13 V

Резкое повышение температуры на последней декаде марта в 1968 году вызвало интенсивное развитие генеративных органов осины и уже 28 марта отмечалось образование пыльцевых тетрад. В последующих 1969 и 1970 годах, начало этого этапа отмечалось на 10-12 дней позже. Отставание в развитии сохранилось до начала цветения. Сходные результаты, изучая развитие генеративных органов сосны, получили Козубов и Ганюшкина /6/. Они установили, что определённые этапы микроспорогенеза сосны могут значительно сдвигаться под влиянием погодных условий.

Продолжительность различных этапов органогенеза генеративных органов у осины и ясеня пенсильванского по годам различались незначительно.

Проследя за развитием генеративных органов ясеня пенсильванского, установлена такая же закономерность как у осины, но прохождению отдельных этапов отмечалось в более поздние сроки. Это объясняется тем, что ясень пенсильванский является интродуцированным видом южного происхождения и проходит свой развитие при более высокой температуре, чем осина. Это подтверждается данными Николаевой /12/.

В условиях Ташкента в 1960 году VI по IX этапы органогенеза у ясеня пенсильванского проходили с 15 III по 31 III. Николаева указывает, что сроки микроспорогенеза могут меняться в зависимости от условий различных лет, например, в 1960 году продолжительность мейоза была 15 дней, а в 1961 году всего 5 дней.

В условиях наших исследований /табл.2/ столь значительные сдвиги не наблюдались. По-видимому, это объясняется сходными условиями в периоде прохождения соответствующих этапов органогенеза.

Таблица 2

Продолжительность VI, VII-VIII и IX этапов органогенеза в днях у осины и ясеня пенсильванского в 1968, 1969 и 1970 годах

Год исследований	Исследуемое растение	Продолжительность этапов органогенеза в днях		
		VI	VII-VIII	IX
1968	осина	7	14	2-3
	ясень пенсильв.	8	15	3-4
1969	осина	7	15	2-3
	ясень пенсильв.	9	17	3-4
1970	осина	8	14	2-3
	ясень пенсильв.	10	14	3-4

Из наших данных вытекает вывод, что для более полного понимания влияния температуры на продолжительность отдельных этапов органогенеза у осины и ясеня пенсильванского следует учитывать не только средние температуры по декадам, но и среднесуточные, так как продолжительность отдельных этапов небольшая и кратковременное потепление может значительно повлиять на продолжительность определённого этапа.

Этапы развития женского гаметофита нами не изучались. По литературным данным /Ю, II, I3, I6/ известно, что отставание их от развития мужского гаметофита, в зависимости от вида растений составляет 4-10 дней.

Выход растений из зимнего покоя характеризуется увеличением содержания воды в тканях /7/. Это подтверждается данными о содержании воды в тканях генеративных органов /табл.3,4/.

Таблица 3

Содержание воды в генеративных органах осины
/в % от общего веса/

Год исследования	Пол растения	Содержание воды в % от общего веса		
		10-14 III	3-5 IV	15-20 IV
1968	мужск.	55,9	81,6	83,9
	женск.	50,4	78,8	79,2
1969	мужск.	50,3	73,8	76,7
	женск.	44,5	71,6	74,0
1970	мужск.	67,2	73,2	82,3
	женск.	62,9	69,9	76,9

В генеративных органах осины и ясеня пенсильванского на определённых этапах органогенеза характерно определённое количество воды /табл.4/. Небольшие колебания содержания

Таблица 4

Содержание воды в тканях генеративных органов осины
в зависимости от этапа органогенеза /в % от общего веса/

Год исследования	Пол растения	Содержание воды в % от общего веса		
		VI	VII-VIII	IX
1968	мужск.	72,6	79,6	83,9
	женск.	71,2	74,1	79,2
1969	мужск.	73,8	76,7	84,3
	женск.	71,6	74,0	80,1
1970	мужск.	75,3	82,3	87,1
	женск.	69,4	76,9	83,9

ния воды на отдельных этапах органогенеза по годам, по-ви-

димому, зависят не только от температурных условий, но также от количества осадков в период спорогенеза /табл.5//.

Таблица 5

Количество осадков в 1968 по 1970 годах в период спорогенеза осины и ясеня пенсильванского

Месяц	Декада	Количество осадков в мм		
		1968 год	1969 год	1970 год
март	II	24,7	-	-
	III	6,5	1,4	14,1
апрель	I	16,3	8,3	13,3
	II	10,4	18,7	13,6
	III	-	42,2	34,0
Сумма осадков		57,9	70,6	75,0

При выходе растений из зимнего покоя происходят глубокие изменения в их метаболизме. Об этом свидетельствует изменение активности ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы. Семихатова /18/, обобщая результаты различных авторов, указывает, что в процессе развития растений активность различных дыхательных ферментов изменяется неодинаково. Повышение активности одного фермента часто происходит одновременно с понижением активности другого. Наблюдается замена одних дыхательных систем другими. Это зависит не только от степени развития самого растения, но также от воздействия внешних факторов.

Изучая активность ферментов пероксидазы и полифенолоксидазы в генеративных органах осины и ясеня пенсильванского мы наблюдали, что она значительно изменяется по годам и не одинакова для растений разного пола /табл.6,7//.

Завершение V этапа органогенеза у осины и у ясеня пенсильванского сопровождается повышением активности пероксидазы, при том для растений мужского и женского пола не в одинаковой степени. На VI этапе активность пероксидазы значительно выше у мужских особей. К началу цветения активность пероксидазы понижается и разница между мужскими и женскими

особыми выравнивается. В отдельных случаях к началу цветения она оказывается выше у женских особей. В 1969 году в генеративных органах осины и ясеня пенсильванского активность пероксидазы была значительно выше по сравнению с 1968 годом. При том разница активности этого фермента у мужских и женских особей в 1969 году была больше. Объяснить

Таблица 6

Активность пероксидазы и полифенолоксидазы в генеративных органах осины /в условных единицах на 1 г. абс. сухого веса/

Сроки исследования	Этапы органогенеза	Активность ферментов			
		Пероксидаза		Полифенолоксидаза	
		мужск.	женск.	мужск.	женск.
25 III 68г.	У	17,2	4,0	1,64	3,00
28 III 68г.	УI	30,0	4,5	1,37	3,93
4 IV 68г.	VII-VIII	17,6	1,7	4,62	0,47
18 IV 68г.	IX	8,2	8,1	0,99	0,89
10 III 69г.	У	18,2	12,2	0,50	0,54
5 IV 69г.	УI	30,8	14,2	1,95	2,76
14 IV 69г.	VII-VIII	40,4	16,4	1,84	0,99
29 IV 69г.	IX	7,4	6,0	1,85	1,76

это, по-видимому, можно различными температурными условиями /рис. 1/. Леопольд /9/ указывает, что влияние низких температур на клеточные системы заключается в изменении скорости ферментативных реакций в клетке.

В работах Сергеевых /21/, Полищук с соавторами /14/ и других указано, что активность окислительных ферментов изменяется в зависимости от температурных условий и является показателем зимостойкости растений.

В генеративных органах мужских особей осины и ясеня пенсильванского на УI по IX этапах более высокая активность пероксидазы по сравнению с женскими особями. Особенно отчетливо это наблюдалось в 1969 году. Таким образом в 1969 году более низкая температура способствовала мужскую сек-

суальность.

Наши предположения не совпадают с выводами Галуна /23/ и Яника и Стивенсона /24/. Галун нашёл, что обработка семян огурца пониженными температурами вызывает женскую сексуализацию. Такую же закономерность у шпината наблюдали Яник и Стивенсон. Такое расхождение результатов, по-видимому, объясняется различными условиями эксперимента и биологическими особенностями исследуемого объекта.

Таблица 7

Активность пероксидазы и полифенолоксидазы в генеративных органах ясеня пенсильванского /в условных единицах на 1 г. абс. сухого веса/.

Сроки исследований	Этапы органогенеза	Активность ферментов			
		Пероксидаза		Полифенолоксидаза	
		мужск.	женск.	мужск.	женск.
16 III 68г.	VI	3,48	0,87	0,35	0,42
30 III 68г.	VII-VIII	2,70	1,65	0,16	0,41
6 V 68г.	IX	0,81	0,83	1,72	1,55
3 IV 69г.	VI	11,00	3,93	7,49	8,12
23 IV 69г.	VII-VIII	13,90	5,15	33,00	23,20
15 V 69г.	IX	7,60	4,01	26,20	29,60

Сложным изменениям в весеннем периоде в генеративных органах осины и ясеня пенсильванского подвергается активность полифенолоксидазы. В конце V этапа органогенеза активность полифенолоксидазы в мужских генеративных органах ниже, чем в женских. На VI этапе органогенеза активность её у мужских особей резко повышается, а у женских особей понижается. На данном этапе активность полифенолоксидазы значительно выше у мужских особей. В течение дальнейшего развития генеративных органов, активность полифенолоксидазы понижается у мужских особей и повышается у женских. К началу цветения активность полифенолоксидазы обычно выше у женских особей.

В 1969 году, когда в период спорогенеза отмечалось бо-

лее низкая температура, чем в 1968 году, активность полифенолоксидазы была выше. Это отмечалось особенно у женских растений. Следовательно более низкая температура в период спорогенеза вызвала изменение активности полифенолоксидазы у ясеня пенсильванского в сторону, характерную для женской сексуализации. В условиях наших опытов полифенолоксидазная система у ясеня пенсильванского оказалась более чувствительной к воздействию внешних условий /температура/, чем у осины, которая является местной породой Латвийской ССР.

Высокая активность процессов роста и развития генеративных органов в период спорогенеза с одной стороны и понижающаяся активность пероксидазы и в отдельных случаях полифенолоксидазы с другой стороны, позволяет предположить, что в данном периоде происходит замена дыхательных систем. Это предположение подтверждается данными о содержании аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот.

Эд-Фоудл/22/ установил, что существует прямая связь между активностью аскорбатоксидазы /АО/ и соотношением аскорбиновой /АК/ и дегидроаскорбиновой /ДАК/ кислот.

В периоде с VI по IX этапы развития генеративных органов осины и ясеня пенсильванского наблюдается значительное повышение в них количества аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот. Это свидетельствует о приросте роли системы АО-АК/ДАК в периоде спорогенеза. Увеличение доли ДАК из общего количества витамина "С" /табл.8/ свидетельствует о повышении активности аскорбатоксидазы. Отношение АК/ДАК значительно выше у женских растений. Это значит, что аскорбатоксидазная система, по-видимому, является одной из тех, которые заменяют систему полифенолоксидазы в данный период развития. У женских растений полифенолоксидазная активность сохраняется на более высоком уровне и аскорбатоксидазная система не имеет такого значения как у мужских особей.

Таблица 8

Соотношение АК/ДАК в репродуктивных органах осины
и ясеня пенсильванского в 1969 году

Осина				Ясень пенсильванский			
Сроки исследования	Этап органогенеза	Пол растений	АК/ДАК	Сроки исследования	Этап органогенеза	Пол растений	АК/ДАК
8 IV	VI	мужск. женск.	17,2 41,5	3 IV	VI	мужск. женск.	
23 IV	VII	мужск. женск.	7,8 15,4	10 V	VII	мужск. женск.	10,5 50,0
29 IV	IX	мужск. женск.	7,6 11,8	15 V	IX	мужск. женск.	6,5 8,4

Выводы

В развитии генеративных органов осины и ясеня пенсильванского можно различить два этапа: I, Осенне-летний, когда развитие генеративных органов достигает V этапа органогенеза. II Весенний, который наступает весной, после выхода растений из зимнего покоя и охватывает последующие этапы органогенеза.

После выхода из вынужденного покоя, генеративные почки осины и ясеня пенсильванского сильно набухают. В этот период в пыльниках происходит развитие археспориальной ткани /первичный и вторичный археспорий/. Генеративные органы несколько раз увеличиваются в размерах. Через 3-4 недели после выхода из вынужденного покоя, растения переходят к VI этапу органогенеза.

Сроки, определяющие выход растений из зимнего покоя, в большой мере зависят от погодных условий. Более высокая температура в 1968 году способствовала более раннему завершению отдельных этапов развития генеративных органов. В 1968 году завершение каждого этапа органогенеза происходило на 10-15 дней раньше, чем это было в 1969 и 1970 годах. Так как продолжительность каждого отдельного этапа в разные годы изменяется незначительно, продолжительность

всего периода с VI по IX этапы изменялась всего на несколько дней,

Критерием выхода растений осины и ясеня пенсильванского из зимнего покоя можно считать повышение содержания воды в тканях. Эта величина может изменяться в зависимости от количества осадков.

В условиях более низкой температуры наблюдается повышение активности пероксидазы у осины и ясеня пенсильванского и полифенолоксидазы у ясеня пенсильванского.

Более интенсивное возрастание активности пероксидаз в условиях пониженной температуры характерно для растений мужского пола. У растений женского пола более чувствительной к понижению температуры является полифенолоксидаза.

В ходе развития генеративных органов одни ферментные системы могут быть заменены другими. В генеративных органах осины и ясеня пенсильванского одной из систем, заменяющей полифенолоксидазную систему, является система аскорбатоксидаза-аскорбиновая кислота/дегидроаскорбиновая кислота.

Литература

1. БАСЛАВСКАЯ С.С., ТРУБИЦКОВА О.М., Практикум по физиологии растений. М., 1964, 294.
2. БОЯРКИН А.Н., Биохимия, 1951, т. 16, вып. 4, 352-357.
3. БОЯРКИН А.Н., Труды Института физиологии растений АН СССР, 1954, т. 8, вып. 2, 398-342.
4. ГЕНКЕЛЬ П.А., ОЖНИНА Е.З. Состояние покоя и морозостойчивость растений, М., 1964.
5. ДАНИЛОВ И.Д., КРЕЙЕР В.А. Доклады АН СССР, 1950, т. 74, №1, 135-139.
6. КОЗУБОВ Г.М., ГАНДИКИНА Л.Г. Сб. Физиология и экология древесных растений. II. Материалы II Уральского совещания /Тр. Ин-та экол. раст. и животных. Уральский филиал АН СССР, вып. 62/. Свердловск, 1968, 175-179.
7. КУЗИНА Л.В., КОРОЛЕВА Н.В. Уч. зап. Пермск. ун-т, 1967, № 175, 121-126.
8. КУШЕРМАН Ф.Н. Морфофизиология растений, М., 1967.

- ЛЕОПОЛЬД А. Рост и развитие растений, Изд. "Мир" М., 1968.
- МИНИНА Е. Г. Ботан. журнал, 1962, т. 47, № 7.
- НЕСТЕРОВИЧ Н. Д., НОВИКОВА А. А. Геоботанические исследования, Минск, 73-82.
- НИКОЛАЕВА З. В. Научн. тр. Ташкентского госуниверситета, 1962, т. 204, сер. биол., 75-91.
- НИКОЛАЕВА З. В. Научн. тр. Ташкентского ун-та, 1966, вып. 301, 15-18.
- ПОЛИЩУК Л. К., ДУБРОВА Л. С., ЗАБЛОЦКАЯ К. М., ЛАПЧИК В. Ф. Рост и устойчивость раст. Респ. межвед. сб., 1968, вып. 4, 122-129.
- ПОДЖАРОВ В. К., ПОДЖАРОВА З. С. Ботаника, Исследов., вып. 8, Минск, "Наука и техника", 1966, 181-189.
- ПОЛЯКОВА А. И. Сборник н.-и. работ Всесоюзного н.-и. ин-та агролесомелиор., 1962, № 39, 105-109.
- РАДЧЕНКО С. И. Температурные градиенты среды и растения, Изд. "Наука", М.-Л., 1966.
- РАДЧЕНКО В. И. Температура и растение, Восточно-Сибирское книжное издательство, 1967.
- СЕМИХАТОВА О. А. Смена дыхательных систем у растений. М., 1969.
- СЕРГЕЕВ Л. И. Сб. Физиология и экология древесных растений. II. Материалы II Уральского совещания /Тр. Ин-та экол. раст. и животных. Уральский филиал АН СССР, вып. 62/. Свердловск, 1968, 9-15.
- СЕРГЕЕВ Л. И., СЕРГЕЕВА К. А. Сб. Физиологические основы приемов повышения продуктивности растений в Сибири. Новосибирск, АН СССР, Сиб. отд. 1963, 22-39.
- BL-FOULY M. M. Ber. Deut. Botan. Ges., 1965, 78, No 11, 75-82.
- GAINN E. *Experientia*, 1956, 12, 218-219.
- JANICK J., STEVENSON E. C. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., 1955, 65, No. 3, 416-422.

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СОДЕРЖАНИЕ АНТОЦИАНОВ В ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНАХ МУЖСКИХ И ЖЕНСКИХ ОСОБЕЙ ОСИНЫ В ПЕРИОД СПОРОГЕНЕЗА

Развитие генеративных органов осины сопровождается определёнными изменениями в их обмене веществ. Весной после выхода из зимнего покоя, в них накапливаются большие количества антоцианов. Это явление было отмечено в работах Бендз и Хоглунд /10/ и Старовой /6/.

Имеются различные предположения относительно биологической роли антоцианов в растениях. Арнолд и Олстон / 9 / считают, что образование антоцианов является индикатором процессов обмена, сопровождающих дифференциацию тканей.

Возможную взаимосвязь синтеза антоцианов с общим обменом веществ отмечают также Маргна и Оттер /13/.

Некоторые авторы /5/ считают, что биологическая роль антоцианов в растениях заключается в их участии в процессах биологического окисления.

Появлению в цветках антоциана по мнению Гесса / 12 / предшествует синтез соответствующей информационной РНК.

Бендз и Хоглунд /10/, изучая весной соцветия осины, идентифицировали в мужских соцветиях два антоциана / 3-глюкози- и 3-рамноглюкозид цианидина /, а в женских три антоциана /3-глюкозид, 3-рамноглюкозид и 3-ксилозилглюкозид цианидина/. Эти исследователи при анализе своих результатов не обращают внимания на этапы органогенеза растений в момент взятия проб. Поэтому вопрос о том, с каким определённым этапом органогенеза осины сопряжен синтез антоцианов, остаётся не решённым. Установить взаимосвязь между синтезом и превра-

лением антоцианов с одной стороны и обменом веществ, характерным для особой осины разной сексуализации с другой стороны, можно лишь при комплексном исследовании этих явлений на тех или иных этапах органогенеза.

Цель нашей работы была изучить изменения качественного и количественного состава антоцианов в процессе развития генеративных органов осины, начиная с У и до IX этапов органогенеза в зависимости от погодных условий.

Материал и методика

Антоцианы изучались в генеративных органах осины /форма зеленокорая, в возрасте от 30 до 40 лет/ весной 1969 и 1970 годов. Свежий материал фиксировали в кипящем этаноле /50 мл этанола на 5г свежей навески/. Фиксация материала одновременно служит началом экстракции антоцианов. Полная экстракция осуществлялась трёхкратной обработкой материала кипящим 80% этанолом. Продолжительность каждой экстракции 30 мин. К объединённым экстрактам после фильтрации добавляют насыщенный раствор нейтрального уксуснокислого свинца, из расчёта 1 мл на 1г сырой навески и 25% NH_4OH до рН 8-8,5. Осадок отделяли центрифугированием, промывали горячей водой и снова центрифугировали. Осадок обрабатывали с небольшим количеством 0,2N HCl и 1,0N HCOOH в 80% этаноле и центрифугировали. Центрифугат в дальнейшем анализировали хроматографически. Антоцианы разделяли на круговых хроматограммах, применяя систему растворителей вода- HCl - HCOOH /8:4:1/. Бумага бистра 1Г12. Для характеристики антоцианов определены их R_f на круговых хроматограммах, величина и интенсивность пятен /относительно в баллах/. Сумму антоцианов определяли относительно, сравнивая колориметрически интенсивность окраски растворов /7/. Этапы органогенеза определяли по методу Куперман /3/.

Результаты и их обсуждение

Проведённые исследования показали, что синтез антоцианов в генеративных органах осины у мужских и женских особей начинается на У этапе органогенеза. Об этом свидетель-

ствуется лёгкое окрашивание зачатков пыльников в красный цвет, наблюдаемое даже визуально. Количество антоцианов на У этапе небольшое и хроматографически разделить их не удалось. Интенсивное накопление антоцианов начинается на VI этапе органогенеза т.е. во время образования материнских клеток пыльцы и начала их редукционного деления. Максимум в количественном содержании антоцианов наступает к началу цветения. В мужских соцветиях антоцианы синтезируются только в пыльниках, а в женских в рыльце.

Сумма антоцианов к началу цветения в мужских соцветиях больше, чем в женских /табл. I/.

Таблица I

Количественное содержание антоцианов в мужских и женских соцветиях на VI по VIII этапах органогенеза

Этап органогенеза	Сроки исследований	Количество антоцианов в соцветиях*	
		мужские	женские
VIII	28 IV	1969 год.	
		0,470	0,065
VI	8 IV	0,120	0,010
VII	20 IV	0,322	0,040
VIII	27 IV	0,410	0,051

* Антоцианы количественно расценивались по величине экстинкции, определённой колориметрически на ФЖе-56П при зелёном светофильтре № 6.

В мужских соцветиях удалось обнаружить пять, а в женских четыре антоциана /табл. 2/.

Полученные нами данные свидетельствует о том, что метеорологические условия /освещение и температура/, в большей мере влияют на количественный, чем качественный состав антоцианов. В 1969 году на VI этапе органогенеза биосинтез антоцианов в соцветиях осины протекал в более благоприятных

условиях нежели в 1970 году. В 1969 году пониженная температура сочеталась с большим количеством солнечных дней, чем в 1970 году /табл.3/.

Таблица 2

Качественный состав антоцианов в мужских и женских соцветиях на VIII этапе органогенеза осины

№ антоциана	Rf *)		Количество в баллах	
	мужск.	женск.	мужск.	женск.
I	0,21	-	I	0
2	0,34	0,34	Ю	3
3	0,54	0,54	Ю	I
4	0,68	0,68	следы	I
5	0,88	0,88	следы	I

*) Rf в системе растворителей вода-НСI-НСООН /8:4:1/.

Качественный состав антоцианов на VI по IX этапам органогенеза не изменялся. Установить, протекает ли синтез всех антоцианов с одинаковой скоростью - задача последующих исследований.

Таблица 3

Условия температуры и освещения в течение интенсивного биосинтеза антоцианов в соцветиях осины в 1969 и 1970 годах

Месяц	Декады	Средняя температура		Количество солн. дней в месяце	
		1969 г.	1970 г.	1969 г.	1970 г.
март	I	-4,6	-0,4	15	2
	II	-4,9	0,1		
	III	0,5	0,3		
апрель	I	3,9	4,8	6	7
	II	5,7	4,9		
	III	8,5	7,8		

Штернберг/8/ отмечает, что синтез антоцианов приурочен к определенным этапам органогенеза растений и протекает

под действием света, но их накопление зависит не от длительности фотопериода, а от интенсивности света /16/.

Интенсивное накопление антоцианов совпадает с глубокими переменами обмена веществ в соцветиях. На VI этапе органогенеза, когда начинается интенсивное накопление антоцианов, резко понижается уровень растворимых углеводов /особенно сахарозы/. Это согласуется с предположением Эбергардта /II/ о том, что антоцианы образуются в условиях усиленного обмена веществ, сопровождаемого накоплением богатых энергией соединений в процессе окислительного фосфорилирования.

Мы наблюдали, что одновременно с понижением содержания углеводов и возрастанием активности окислительных ферментов — пероксидазы, полифенолоксидазы и цитохромоксидазы, повышается содержание воды в тканях. В то же время возрастает количество общего азота с 24,4 мг/г абс. сухого веса до 40,0 мг/г абс. сухого веса /4/. Больше чем вдвое увеличивается количество индольных производных β -индолилуксусная кислота, триптофан, триптамин/. Значительно изменяется уровень окислительно-восстановительного потенциала тканей.

Многие авторы указывают, что спорогенез сопровождается накоплением в пыльце пролина /1/.

В наших исследованиях было установлено, что интенсивное накопление пролина в мужских соцветиях совпадает с интенсивным накоплением антоцианов. Можно предположить, что существует связь между биосинтезом пролина и антоцианов. В пользу этого говорят наблюдения Фирмана /14/, в которых установлено, что у растений *Nagelvis Tulipa* в период микроспорогенеза происходят значительные изменения в содержании флавонолов и антоцианов. Заключительная фаза развития цветка характеризуется интенсивным накоплением флавонолов, особенно после распада пыльцевых тетрад.

На VI этапе органогенеза наблюдается сильное оводнение тканей. Покрывающие чешуи раскрываются и быстро увеличивается размер соцветий. Вследствие этого пыльники и рыльца подвергаются ещё большему воздействию внешних условий

/температура, освещение/ и усиленный синтез антоцианов можно рассматривать как реакцию направленную на увеличение защиты против неблагоприятных условий.

Имеются наблюдения, что повышенное содержание антоцианов помогает растениям лучше переносить пониженные температуры /2/. По другим данным /16/, непосредственной взаимосвязи между накоплением антоцианов и закаливанием растений не имеется, хотя в естественных условиях направленность этих процессов совпадает.

Защитная роль антоцианов к пониженным температурам по-видимому, заключается не только в повышении активности окислительно-восстановительных реакций, как это считает Колесников и Зоре /2/, но также повышением или сохранением постоянного осмотического давления клеточного сока после расходования сахаров в интенсивно протекающем процессе спорогенеза. По-видимому, за счёт антоцианов создаётся большее осмотическое давление, что обуславливает сохранение тургесцентности клеток лепестков цветков.

Сходный качественный состав антоцианов в пыльниках и в рыльце /за исключением одного лишнего у мужских/ указывает, на наш взгляд, на возможную роль антоцианов в процессе оплодотворения.

Выводы

В генеративных органах осины спорогенез характеризуется интенсивным накоплением антоцианов в пыльниках и в рыльце.

В женских соцветиях обнаружено четыре антоциана, а в мужских пять.

Максимальное количество антоцианов наблюдается перед цветением.

Качественный состав антоцианов в период спорогенеза не меняется.

Усиленный синтез антоцианов совпадает с уменьшением содержания растворимых углеводов и понижением активности ферментов пероксидазы, полифенолоксидазы и цитохромоксидазы с одновременным повышением количества индольных соединений,

общего азота, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислот и аминокислот, в особенности пролина.

Литература

- I. БРЯТИКОВ Е.А., МУСАТОВА Н.А. Физиол. растений, 1965, 12, № 6, 953-957.
2. КОЛЕСНИКОВ П.А., ЗОРЕ С.В. Физиол. растений, 1964, 11, № 6, 522-529.
3. КУПЕРМАН Ф.Н. Морфофизиология растений, М., "Наука", 1967.
4. ЛАПА И.К. Уч. записки Латвийского Гос. ун.-та. Вопросы физиологии растений, т. 109, Рига, 1969, 25-32.
5. ЛЕБЕДЕВ С.И., ЛИТВИНЕНКО Л.Г., НАГОРНА Р.В. В сб. Фотосинтез як фактор підвищення врожаю сільськогосподарських рослин. Київ, 1968, вып. 4, 55-59.
6. СТАРОВА Н. Наука и жизнь, 1969, № 9, 144-145.
7. ТОХВЕР А.К., ВОСКРЕСЕНСКАЯ Н.П. Физиол. растений, 1969, 16, № 2, 187-196.
8. ШТЕРНБЕРГ М.Б. В сб. Регуляторы роста растений и нуклеиновый обмен. Изд. "Наука", 1965, 65-102.
9. ARNOLD A.W., ALSTON R.E. Plant Physiol., 1961, 36, 5, 650-656.
10. BENDZ G., HOGELUND A. Acta chemica Scand. 1968, 22, 4, 1365.
11. EBERHARDT F. Planta, 1954, 45, 4, 253-287.
12. HESS D. Planta, 1963, 59, 6, 567-586.
13. MARGNA П., ОТТЕР М., ENSV Tead. Akad-toimetised. Biologia, 1968, 17, 2, 147-153.
14. VIERMANN R. Planta, 1969, 88, 4, 311-320.
15. SMILGA J. Apse, Riga, 1968.
16. STEPONKUS L., LANPHEAR F.O. Hort. Science, 1969, 4, 1, 55-56.

ВЛИЯНИЕ МЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ НА СОДЕРЖАНИЕ Р-ВИТАМИННЫХ ВЕЩЕСТВ В ЯБЛОКАХ

Катехины и лейкоантоцианы по химической структуре являются полифенолами и обладают Р-витаминной активностью (1-5).

Определение содержания катехинов и лейкоантоцианов в различных сортах яблок имеет большое значение, потому что фрукты и ягоды являются для нас главными поставщиками витамина Р. Овощи же содержат Р-витаминные вещества в ничтожных количествах.

Наличие в молекулах катехинов двух асимметрических атомов углерода, а также их способность образовывать эфиры с галловой кислотой, объясняет многообразие встречающихся в природе отдельных представителей этого класса соединений. Известно, что мономерные катехины, а особенно эпиформы катехинов обладают более высокой биологической активностью, чем более сложные конденсированные соединения, построенные на основе катехинов (6). Их природа в большинстве случаев до сих пор не выяснена.

Обмен полифенолов, в частности катехинов, в яблоках связан с действием полифенолоксидазы и пероксидазы. Ещё в начале нашего века В.И. Палладин (7) высказал предположение, что фенольные соединения в растениях выполняют функции переноса водорода с субстратов дыхания на молекулярный кислород.

Подводя итоги многих исследований в области биологической функции фенольных соединений, М.Н. Запромётов (6) и П.А. Колесников (8) указывают, что обратимое окисление фенольных веществ лежит в основе процессов жизнедеятельности растений, а также в основе их фармакологического действия. В настоящее время известно несколько окислительно-восстановительных систем, в которых фенольные вещества могут быть компонентами (9-12).

Установлено, что интенсивность газообмена яблок зависит от содержания полифенолов(13).

Развитие яблок сопровождается изменениями температурных оптимумов дыхания. Ткани яблок обладают набором оксидоредуктаз, каждая из которых имеет свой диапазон действия в отношении температуры(14). Этим обеспечивается способность плода поддерживать нормальный дыхательный газообмен в широких пределах колебаний факторов внешней среды.

По данным ряда авторов(15-19), метеорологические условия во время вегетационного периода оказывают большое влияние на изменение химического состава плодов и ягод, особенно на содержание витаминов.

В литературе имеются указания, что содержание катехинов и лейкоантоцианов в плодах и ягодах в разные годы изменяется в значительных пределах(20-21). Однако, данных о влиянии метеорологических условий на содержание катехинов и лейкоантоцианов в яблоках мы не встречали.

Исследования, проводившиеся нами, имели целью изучить содержание катехинов и лейкоантоцианов и определить активность окислительно-восстановительных ферментов - пероксидазы и полифенолоксидазы в некоторых сортах яблок, сопоставляя температурный режим лета и количество осадков с содержанием катехинов и активностью изученных ферментов.

Материал и методика

Опыты проводились с 1966-1968гг. и каждый год в одних и тех же сортах яблок определяли содержание общих катехинов и лейкоантоцианов по методике Л.И. Вигорова(22). Качественный и количественный состав отдельных катехинов-мономеров изучался методом распределительной хроматографии на бумаге(23). Активность полифенолоксидазы и пероксидазы определяли по методу А.Н. Бояркина(24,25).

Были исследованы летние, осенние и зимние сорта яблок. Образцы получали из опытной станции "Огре". Этим гарантировалась чистота сорта, примерно одинаковые микроклиматические и агротехнические условия.

В лабораторию яблоки доставлялись в день анализа. Все анализы проводились по возможности в одинаковой фазе созревания

плодов - по только что наступившему побурению семян.

Образцы плодов яблок отобраны как средняя проба из всей площади хозяйства в количестве 5-6 кг. Из каждой средней пробы брались три навески, которые исследовались параллельно.

Если отклонение результатов параллельно проб было больше допустимого методом, то анализы проводились вторично. Из полученных данных вычислены средние результаты.

Результаты и их обсуждение

Полученные данные приведены в табл. I-2. В рисунках I-3 показаны метеорологические условия за шесть месяцев (май - октябрь), в течение которых происходило формирование, рост и созревание яблок.

Из данных таблиц I, 2 видно, что содержание катехинов и лейкоантоцианов, а также содержание отдельных мономерных катехинов в плодах зимних сортов яблок по годам изменяется в меньшей степени, чем у осенних и летних.

Обследованные сорта яблок можно отнести, в основном, к двум группам: стабильно витаминные и нестабильно витаминные. К первым относятся те, у которых содержание Р-активных веществ в различные годы изменяется сравнительно мало. К таким сортам относится Осеннее полосатое, Джойс, Серинка, Бойкенс, Луковичное. К нестабильным, с двухкратным отличиями содержания катехинов и лейкоантоцианов в различные годы, могут относиться Дессертное, Сеянец Требу, Белый налив, Грушовка ревельская, Лошицкое.

Рассмотрим далее зависимость Р-витаминности яблок от климатических условий. Привлекает внимание то, что в 1966 году Р-витаминность яблок многих сортов оказалась высокой, тогда как в другие годы (1967, 1968 гг.) содержание катехинов и лейкоантоцианов, а также содержание отдельных катехинов-изомеров было понижено.

Из данных рис. 2 следует, что в целом вегетационный период 1967 года отличался повышенной температурой и засухой. В мае, июне, августе и сентябре температура воздуха была выше средних многолетних (табл. 3).

Изменение содержания катехинов и лейкоантоцианов
по годам в летних и осенних сортах яблок
(данные на сырое вещество)

Таблица I

Сорт	Сухие вещества (в %)			Общие катехины и лейкоантоци- аны (в %)			Стереизомеры катехинов(в мг %)					
							1966 г		1967 г		1968 г	
	1966 г	1967 г	1968 г	1966 г	1967 г	1968 г	(+)-ка- техин	(-)-ка- техин	(+)-эпи- техин	(-)-эпи- катехин	(+)-ка- техин	(-)-эпи- катехин
Белый налив	13,4	13,9	13,6	0,21	0,10	0,15	2,93	3,11	1,62	2,69	2,28	3,06
Сумслепское	12,2	12,5	12,7	0,27	0,15	0,18	2,29	7,43	1,28	3,11	1,96	5,29
Грушовка ревел- ская	12,4	12,8	13,1	0,28	0,11	0,18	2,61	4,10	1,50	2,30	2,86	3,71
Коробовка	12,1	12,3	12,6	0,30	0,16	0,27	2,76	5,42	1,86	4,12	2,59	4,96
Дессертное	14,9	15,1	14,8	0,15	0,08	0,10	1,53	3,02	1,62	2,54	1,49	2,51
Джойс	14,6	14,4	14,9	0,16	0,18	0,12	1,84	5,16	1,52	4,53	1,63	4,12
Осеннее поло- сатое	13,9	13,2	13,8	0,18	0,17	0,19	1,86	5,20	1,51	5,26	2,34	4,83
Октябрьенок	14,5	14,5	14,8	0,16	0,12	0,09	1,91	4,15	1,84	3,96	1,76	3,07
Пайдский	15,7	15,6	15,8	0,12	0,09	0,07	1,91	3,15	1,76	2,96	1,81	3,03
Сеянец Требу	15,6	15,1	15,4	0,19	0,12	0,10	2,49	4,29	2,58	3,41	2,14	3,93
Серинка	14,8	14,5	14,4	0,18	0,19	0,14	2,47	5,34	2,44	4,51	2,49	5,11
Титовка	15,7	15,3	15,2	0,21	0,19	0,28	2,19	4,93	2,38	4,11	1,98	5,16

Изменение содержания катехинов и лейкоантоцианов
по годам в зимних сортах яблок
(данные на сырое вещество)

Таблица 2

Сорт	Сухие вещества (в %)			Общие катехины и лейкоантоци- аны (в %)			Стереизомеры катехинов(в мг %)					
							1966 г		1967 г		1968 г	
	1966г	1967г	1968г	1966г	1967г	1968г	(+)-ка- техин	(-)-эпи- катехин	(+)-ка- техин	(-)-эпи- катехин	(+)-ка- техин	(-)-эпи- катехин
Антоновка	13,4	13,2	13,1	0,23	0,18	0,16	2,21	4,16	2,64	3,81	2,56	4,11
Антоновка новая	14,3	14,5	14,1	0,13	0,20	0,17	2,15	3,16	1,93	3,62	2,15	3,96
Белорусский синап	16,7	16,9	16,4	0,19	0,14	0,22	4,06	3,11	4,54	3,47	4,34	5,11
Бойкен	13,5	13,2	13,1	0,15	0,18	0,17	3,11	4,63	2,99	4,25	2,63	3,98
Щ- 92	14,1	14,0	13,8	0,13	0,17	0,16	3,25	4,16	2,95	4,96	2,86	4,63
Луковичное Земляничный	13,1	13,4	13,1	0,15	0,13	0,15	1,36	4,82	1,21	4,89	1,56	4,95
Ничпера	15,1	15,6	15,3	0,18	0,20	0,21	2,93	6,84	2,56	6,11	3,11	5,96
Ломикое	13,6	13,8	13,5	0,26	0,11	0,18	3,84	4,91	2,96	5,14	3,63	5,11
Пепинка ли- товское	14,2	14,7	14,8	0,14	0,18	0,16	2,11	5,86	2,95	5,61	1,95	5,86
Пепин шаф- раинный	13,3	13,2	13,0	0,24	0,16	0,22	7,26	14,18	6,32	12,63	6,21	15,16

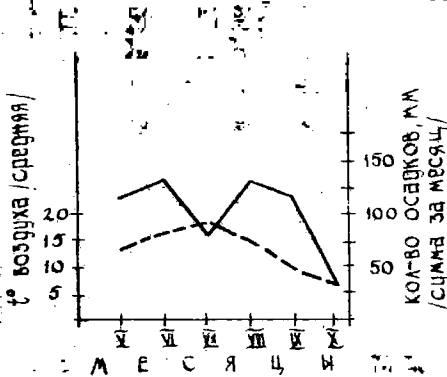


Рис. 1 Метеорологические условия в период роста и созревания яблок 1966г.

— кол-во осадков
 --- t° воздуха

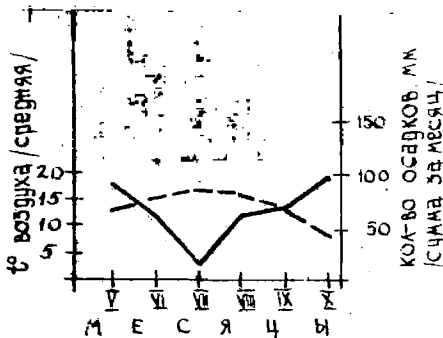


Рис. 2 Метеорологические условия в период роста и созревания яблок 1967г.

— кол-во осадков
 --- t° воздуха

Количество осадков в июне, июле, августе и сентябре было ниже средних многолетних. Следовательно, в периоды формирования, роста и созревания плодов была сухая и жаркая погода.

Если рассмотреть условия для отдельных месяцев 1968г (рис. 3), то видно, что в июле и августе было мало осадков. Температура в эти месяцы была выше средних данных.

Данные, представленные в настоящем сообщении доказывают, что содержание катехинов и лейкоантоцианов в яблоках является не только сортовыми признаками, но и зависит от метеорологических условий в период формирования, роста и созревания яблок. Яблоки, формируясь при высокой температуре и низкой влажности, быстро перезревают и в то же время меньше накапливают веществ, обладающих Р-витаминной активностью. Однако, отдельные сорта не подчиняются этому правилу и в годы с жарким, сухим летом сохраняют такую же Р-витаминность, как и в годы с благоприятным вегетационным периодом.

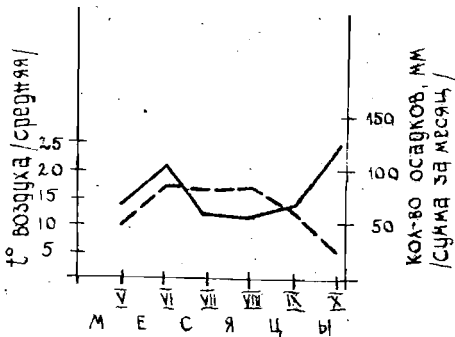


Рис.3 Метеорологические условия в период роста и созревания яблок 1968г.

— кол-во осадков
 - - - т° воздуха

Таблица 3

Средняя многолетняя т° воздуха и среднее многолетнее количество осадок (данные Рижской гидромет. обс.)

Месяц	т° воздуха	Количество осадков, мм
Май	11,3	56
Июнь	14,8	77
Июль	17,1	97
Август	15,7	88
Сентябрь	11,2	78
Октябрь	5,6	71

Сходные результаты были получены при научении содержания витамина С в яблоках (17,26).

Самые благоприятные условия для накопления катехинов и лейкоантоцианов были в 1966 году (рис. 1). В этом году количество осадков с мая по октябрь месяца было больше средних многолетних данных (исключение - июль и октябрь). Первая половина лета была жаркой. Во второй половине лета температура была умеренной (август и сентябрь - ниже средней многолетней).

Обилие осадков, низкие температуры, задерживая развитие яблок, приводят к повышению содержания катехинов и лейкоантоцианов.

В опытах мы пытались также выяснить, как изменяется активность пероксидазы и полифенолоксидазы по годам в летних, осенних и зимних сортах яблок.

**Изменение активности некоторых
оксидоредуктаз по годам у летних и осенних
сортов яблок**

Сорт	Полифенолоксидаза (ед. акт.)			Пероксидаза (ед. акт.)		
	1966 г	1967 г	1968 г	1966 г	1967 г	1968 г
Белый налив	3,15	3,11	4,62	0,46	0,72	0,94
Сумслепское	1,45	1,25	2,02	1,16	1,33	1,42
Грушовка ревельская	0,96	1,21	1,15	0,31	0,79	0,74
Коробовка	2,02	1,71	1,96	1,08	1,31	1,45
Алинас бер- женинский	0,19	0,36	0,20	0,01	0,03	0,02
Дессертное	0,30	0,41	0,26	0,06	0,08	0,09
Джойс	0,49	0,81	0,62	0,24	0,39	0,26
Осеннее по- лосатое	0,15	0,38	0,22	0,07	0,37	0,17
Октябрьенок	0,95	0,85	1,42	0,15	0,38	0,23
Пайдский	0,22	0,18	0,26	0,14	0,07	0,26
Саянец Требу	0,17	0,26	0,18	0,09	0,08	0,11
Серинка	0,30	0,56	0,38	0,36	0,40	0,38
Титовна	0,86	1,46	0,90	0,31	0,43	0,54

Полученные результаты приведены в табл.4-5.

Из данных видно, что во всех исследованных сортах яблок имеется активная полифенолоксидаза и пероксидаза, однако активность пероксидазы значительно меньше активности полифенолоксидазы. Очевидно, основная роль в процессе обмена полифенолов принадлежит полифенолоксидазе. В литературе встречаются как аналогичные(27), так и противоположные данные(28).

В работе Е.П.Ляшенко показано, что уровень активности окислительно-восстановительных ферментов у яблок летних сортов более высокий, чем у осенне-зимних(28). Такие же

Изменение активности некоторых оксидоредуктаз
по годам у зимних сортов яблок

Сорт	Полифенолоксидаза (ед. акт.)			Пероксидаза (ед. акт.)		
	1966	1967	1968	1966	1967	1968
	г	г	г	г	г	г
Антоновка	1,15	2,03	1,01	0,24	0,23	0,30
Антоновка новая	0,92	0,40	0,56	0,36	0,23	0,12
Белорусский синоп	1,14	0,90	1,11	0,45	0,75	0,66
Бойкен	0,93	1,02	1,13	0,32	0,45	0,41
Земляничный Ничнера	0,65	0,93	0,43	0,42	0,70	0,34
Луковичное	0,86	0,56	0,59	0,19	0,23	0,34
Лошицкое	1,10	1,31	1,12	0,11	0,24	0,46
Пепинка литовское	0,50	0,56	0,83	0,39	0,41	0,32
Пепин шафранный	1,12	1,31	1,15	0,25	0,36	0,43
ЦЦ- 92	1,30	1,23	1,06	0,46	0,48	0,38

различия в активности полифенолоксидазы и пероксидазы наблюдались и в наших исследованиях.

Оказалось, что активность пероксидазы летних сортов яблок закономерно изменяется по годам. Оно зависит от метеорологических условий года. Так, в 1966 году, когда август и сентябрь были холодные (средняя температура в августе на $0,6^{\circ}$ ниже и в сентябре на 1° ниже средней многолетней), наблюдалась наименьшая активность пероксидазы. У осенних и зимних сортов яблок такая закономерность не установлена.

Активность полифенолоксидазы яблок в это же время практически не изменялась.

Интересные данные о влиянии температуры на активность полифенолоксидазы яблок имеются в работах Б.А.Рубина (29)

и Е.В. Арциховской (30). Они наблюдали, что полифенолоксидаза может находиться в живых клетках яблока в двух состояниях: адсорбированной на структурных элементах клетки и растворенной в клеточном соке. Активность полифенолоксидазы, адсорбированной на структурных элементах клетки, при повышении температуры не увеличивается, а несколько снижается. Будучи переведена в раствор, полифенолоксидаза реагирует на повышение температуры определенным повышением активности. Созревание яблок сопровождается переходом фермента из пластид в цитоплазменную жидкость.

Указания на подобные свойства полифенолоксидазы имеются также в работе М.Томашевского (31).

Эти указания свидетельствуют о том, что в приспособлении дыхания к температурным условиям помимо смены ферментных систем, может играть роль и изменение внутриклеточной локализации ферментов.

Выводы

1. Содержание катехинов и лейкоантоцианов в яблоках выше, если вегетационный период влажный, с умеренными температурами.
2. Содержание катехинов и лейкоантоцианов в плодах зимних сортов яблок по годам изменяется в меньшей степени, чем у осенних и летних сортов.
3. Во всех исследованных сортах яблок имеется активная полифенолоксидаза и пероксидаза. Активность пероксидазы значительно ниже активности полифенолоксидазы.
4. Уровень активности пероксидазы и полифенолоксидазы у яблок летних сортов более высокий, чем у осенних и зимних сортов.
5. У летних сортов яблок в годы с засушливым и жарким летом активность пероксидазы повышена. Активность полифенолоксидазы этих сортов яблок в тех же условиях практически не изменяется.

Литература

1. Курсанов А.Д., Запроматов М.Н., Ерофеева Н.Н. - Биохимия, 17, 1952, 6, 729.

2. Березовская Н.Н.- В сб.: Витаминные ресурсы и их использование. М., 1959, 4, 85.
3. Сондак В.А., Рудерман А.И.-В сб.: Витаминные ресурсы и их использование. М., 1959, 4, 245.
4. Букин В.Н., Ерофеева Н.Н.- ДАН СССР, 98, 1954, 6, 1011.
5. Шамрай Е.Ф., Веремеенко К.Н., Хмелевский Ю.В.-Врачебное дело, 2, 1959, 129.
6. Запрометов М.Н. Биохимия катехинов. М., 1964.
7. Палладин В.И.-Вег. bot. Gaz., 26, 1908, 125.
8. Колесников П.А. Фенольные соединения и их биологические функции. М., 1968, 139.
9. Колесников П.А.-ДАН СССР, 85, 1952, 847.
10. Колесников П.А., Петроченко Е.И.-ДАН СССР, 127, 1959, 1297.
11. Петроченко Е.И., П.А.Колесников-ДАН СССР, 165, 1965, 940.
12. Петроченко Е.И., Колесников П.А.-Биохимия, 31, 1966, III7.
13. Азизов И.М., Бабайцева Н.А.-Тр. II Всесоюзн. семинара по биологически активным веществам плодов и ягод. Свердловск, 1964, 51.
14. Арциховская Е.В., Рубин Б.А.-Биохимия плодов и овощей, 3, 1955, 5.
15. Егоров А.Д. Витамин С и каротин в растительности Якутии. М., 1954.
16. Илларионов В.П., Уцепов М.П. Проблема витаминов. Л., 1937.
17. Вигоров Л.И.- Тр. III Всесоюзн. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Свердловск, 1968, 76.
18. Никитина Н.С.-Тр. III Всесоюзн. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Свердловск, 1968, 91.
19. Контримас Ю.К., Бичкаускаене С.Б.-Тр. II Всесоюзн. семинара по биологически активным веществам плодов и ягод. Свердловск, 1964, 68.
20. Седова З.А.-Тр. Всесоюзн. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Свердловск, 1968, 64.
21. Жаренова К.М., Пышкина О.Л.-Тр. III Всесоюзн. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Свердловск, 1968, 133.

22. Вигоров Л.Н.-Тр. II Всесоюзн. семинара по биологически активным веществам плодов и ягод. Свердловск, 1964, 310.
23. Запорожцев М.Н. Биохимия катехинов. М., 1964.
24. Бояркин А.Н.- Биохимия, 16, 1951, 352.
25. Бояркин А.Н.- Тр. ин-та физиологии растений им. К.А. Тимирязева, 8, 1954, 398.
26. Гавришова И.Ф., Малыченко В.В., Киселева В.А., Глухова В.И.-Тр. III Всесоюзн. семинара по биологически активным (лечебным) веществам плодов и ягод. Свердловск, 1968, 68.
27. Колесник А.А., Черевитинов О.Б.-Тр. II Всесоюзн. семинара по биологически активным веществам плодов и ягод. Свердловск, 1964, 240.
28. Ляленко Е.П.-Тр. III Всесоюзн. семинара по биологически активным веществам плодов и ягод. Свердловск, 1968, 55.
29. Рубин Б.А.- Сб.: Физиология сельскохозяйственных растений, I, 1967, 431.
30. Арциховская Е.В.- Автореферат докт. диссертации. М., 195
31. Tomaszewski M.-Flora, 1957, 1-2, 145.

5.

МИЛЛЕР А., ФИШЕРЕ ДЖ., ЛАПА И., БРЕМЖЕ С.

ИЗМЕНЕНИЕ РАДИАЦИОННОГО ЭФФЕКТА У САЛАТА (LACTUCA SATIVA) ПОД ДЕЙСТВИЕМ ТЕМПЕРАТУРЫ

Среди многочисленных факторов, влияющих на биологический эффект ионизирующей радиации, одно из ведущих мест занимает температура. Особенно много исследований в этом направлении проделано с растениями. Сравнительно низкий уровень процессов обмена веществ у растений значительно облегчает изучение модифицирующего действия температуры на облученные организмы.

В литературе имеются указания, что под действием различных климатических условий, отличающихся в основном температурой, радиочувствительность сельскохозяйственных растений может изменяться более чем в десять раз /1/. В многочисленных исследованиях в лабораторных условиях получены менее определённые результаты. Одни авторы /2/ установили, что повышенная температура не влияет на величину радиационного эффекта ячменя, или усиливает отрицательное действие радиации /3/. Другие /4, 5/ считают, что повышенная температура в пострadiационном периоде положительно влияет на обмен веществ облученного организма и поэтому отрицательное действие радиации быстрее исчезает. Возможно, что действие какого-то фактора на радиационный эффект зависит от количества питательных веществ в эндосперме. Наши исследования /6/ показывают, что действительно радиационный эффект изменяется у растений зависимо от количества запасных веществ. Можно предполагать, что более чёткие результаты будут получены с семенами, имеющими небольшой эндосперм. Хорошим объектом в этом отношении являются сравнительно мелкие семена салата, которые являются очень чувствительными на изменение температуры /7, 8/.

Задача нашей работы - определение модифицирующего действия температуры на рост облученных семян салата.

Методика исследований

Исследования проводились с салатом сорта "Берлинский". Прежде всего необходимо было определить действие пониженных температур на всхожесть и дальнейший рост облучённых γ -лучами семян салата. Для этого воздушно сухие семена /6-7 % влажности/ инкубировались в рулонах фильтровальной бумаги 15 дней в темноте при температуре 0° , $+5^{\circ}$ и $+10^{\circ}\text{C}$. После инкубации рулоны с семенами перенесены в лабораторию с температурой в 20°C . Через 5 дней проростки всех трех вариантов высаживались в полиэтиленовые сосуды ёмкостью 1,0 л, содержащие 0,7 л чёрных полиэтиленовых гранул и 0,5 л питательной смеси Кнопа и смеси микроэлементов по Ниче /9/. Для освещения использовались люминесцентные лампы. Интенсивность освещения около 10000 люксов. Температура около $+20^{\circ}\text{C}$.

В опыте в каждом варианте использовались необлучённые семена - контроль; и облучённые γ -лучами 2, 5, 8 и 10 крэд. Повторность каждого варианта пятикратная. Данный опыт поставлен в двух сериях.

Во-вторых, нужно было выяснить влияние температуры на рост облучённых и необлучённых растений салата. Для решения этой задачи одна серия семян поставлена на проращивание в рулонах при температуре $+20^{\circ}\text{C}$, а другая серия - при $+30^{\circ}\text{C}$.

Результаты

Биологический эффект ионизирующего излучения во многом зависит от дозы облучения. В зависимости от дозы меняется не только величина, но и направление ответной реакции. Поэтому в наших опытах модифицирующее действие температуры было определено при весьма широком диапазоне доз облучения.

В условиях роста, близких к нормальным $/+10^{\circ}\text{C}/$, проявляется характерная для растений дозовая зависимость радиационного эффекта. Низкие дозы облучения порядка 2 крэд

стимулирует ростовые процессы салата, при этом закономерно увеличивается вес растений. Большие дозы облучения порядка 10 крад резко задерживают образование органической массы. Длина листьев при этой дозе изменяется меньше, чем вес надземной части.

Полученные нами данные показывают, что при более низкой температуре радиационный эффект выражен больше чем при + 10°C. Более наглядно влияние температуры проявляется сразу после периода инкубации /I, табл./.

I таблица

Изменения надземной части салата после инкубации облученных семян при различных температурах
/I серия опыта/

Варианты	Длина надземной части в см			Вес надземной части в г		
	0°C	+ 5°C	+ 10°C	0°C	+ 5°C	+ 10°C
Контроль	8,42	8,80	13,00	2,58	2,44	2,03
2 крад	9,02	9,00	9,72 ^x	2,91	2,96 ^x	3,59 ^x
5 крад	8,69	8,52	8,41 ^x	3,08	2,96 ^x	2,94 ^x
8 крад	8,59	8,33	7,52 ^x	1,11 ^x	2,05	2,31
10 крад	5,75 ^x	7,62 ^x	8,14 ^x	0,91 ^x	1,75 ^x	1,89 ^x

$x/p \geq 0,01$

Судя по изменению длины корней за период 15 дней после высаживания (2 табл.), низкая температура во время инкубации значительно улучшает дальнейший рост корней и достоверно уменьшает отрицательное действие радиации. Таким образом инкубация семян, облученных дозой 10 крад, при 0°C дает прирост 125 % по сравнению с контролем, а при температуре + 10°C - только 82 % от контроля. С повышением доз облучения больше выражается и эффект температуры. Так разница в приросте корней между вариантами, которые инкубировались при температуре 0°C и + 10°C для необлученных семян составила 4,8 см, при дозе 5 крад - 5,9 см, а при дозе 10 крад - 6,8 см.

2 таблица

Длина корней /в см/ в зависимости от температуры и дозы облучения /I серия опыта/

Варианты	20 дневные корни			35 дневные корни			Прирост корней за 15 дней		
	0°C	+5°C	+10°C	0°C	+5°C	+10°C	0°C	+5°C	+10°C
Контроль	6,34	10,40	10,72	13,02	14,18	12,60	6,68	3,78	1,88
2 крад	4,02 ^x	9,46 ^x	12,83	12,62	13,92	13,44	8,60	4,46	0,61
5 крад	3,59 ^x	10,12 ^x	10,54	12,87	13,13 ^x	13,91	9,28	3,01	3,37
8 крад	2,74 ^x	5,70 ^x	11,20 ^x	9,89 ^x	12,87 ^x	13,60	7,15	7,27	2,40
10 крад	2,20 ^x	5,75 ^x	10,38	10,57 ^x	10,93 ^x	11,93	8,37	5,17	1,55

^xp ≤ 0,01

Дисперсионный анализ полученных данных показывает, что измерения через 5 дней после 15-дневной инкубации при пониженных температурах почти у всех вариантов статистически достоверно отличаются от контроля, но в конце опыта достоверное отличие отмечено только между вариантами при 0°C и +5°C, а при температуре +10°C облучение не дало достоверного отличия от контроля.

Во второй серии опыта /табл. 3/ процессы роста протекают по такой же закономерности, как в первой серии, т.е. инкубация облученных семян при низких температурах уменьшает отрицательное действие радиации как в диапазоне стимулирующих, так и угнетающих доз.

3 таблица

Длина корней и вес растений в конце второй серии опыта

Показатели	0°C			+10°C		
	Конт- троль	2 крад	10 крад	Конт- троль	2 крад	10 крад
Прирост корней за 15 дней до уборки в см	7,8	9,7	8,3	8,0	6,6	6,0
Свежий вес раст. в г	1,59	2,06	1,37	1,37	1,55	1,34

В третьей серии опыта растения были выращены сразу при температурах +20° и +30°C без инкубации семян при низких температурах. Оказалось, что температура в пределах от +20° до +30°C не повлияла на радиационный эффект /табл. 4/.

4 таблица

Значение температуры для роста растений салата

Показатели	+20°C			+30°C		
	Конт- троль	2 крад	10 крад	Конт- троль	2 крад	10 крад
Длина корней в см	15,5	14,0	12,2	13,2	14,8	13,0
Длина надз. част. см	6,4	8,3	9,2	14,0	17,0	13,8
Вес растений в г	12,3	14,5	10,2	17,8	17,6	15,8

Обсуждение результатов

Температура является важным фактором в радиобиологических исследованиях. Известно, что радиобиологический эффект определяется интенсивностью физиолого-биохимических процессов, которые во многом зависят от условий температуры. Это относится и к облученным семенам. Первичным источником питания нового растения является запасные вещества эндосперма. Различия в температуре среды прорастания могут вызвать двоякую реакцию. Пониженная температура задерживает процессы радиационного восстановления, а высокая температура - повышает требования организма к питательным веществам и приводит к быстрому истощению и подавлению процессов восстановления. Данные нашего опыта показывают, что даже незначительные отличия в инкубации увлажненных семян приводят к изменению радиационного эффекта. По существу в первых двух сериях нашего опыта мы имеем дело с хранением облученных семян. В течение 15 суток в семенах накапливаются такие соединения, которые оказывают влияние на дальнейший рост и развитие растений.

По-видимому в основе радиационного эффекта в данном случае лежат реакции свободных радикалов, которые в сухих системах вызывают значительные радиационные повреждения /10/.

Однако во влажных системах происходит рекомбинация свободных радикалов и радиационный эффект сглаживается /11/. Особенно четко процессы восстановления проходят в тех случаях, когда облучались сухие семена и в дальнейшем хранились при повышенной влажности /12, 13/. Известно, что рекомбинация радикалов проходит быстрее при повышенных температурах, и тем самым уменьшается и отрицательное действие радиации. В нашем опыте мы этого не наблюдали. Мы объясняем это тем, что, по-видимому, свободные радикалы в увлажненных семенах действительно очень быстро рекомбинируются, или в инкубированных семенах образуются защитные вещества. Образование таких веществ в растущих растениях было ранее установлено . 7

/14, 15/. Как показали шведские ученые, увлажненные семена при низкой температуре и низкой интенсивности дыхания накапливают радиозащитные вещества типа антиоксидантов /16/ и несмотря на то, что при высоких температурах лучше протекают процессы восстановления, все же при низких температурах растения поражаются меньше /17/. Обязательным условием образования таких радиозащитных веществ является сочетание низкой температуры и влажности /18, 19/.

Выводы

1. Во время инкубации облученных семян салата в течение 15 дней при температуре 0° , радиационный эффект на рост корней выражается сильнее, чем при температуре 10°C .
2. В период после инкубации рост корней восстанавливается сильнее у вариантов инкубированных при 0°C , но эта закономерность меньше отражается на рост надземной части растений.
3. Судя по накоплению общей органической массы, инкубация семян салата при 0°C больше повышает радиочувствительность салата, чем инкубация семян при 10°C .

Литература

1. ЯНУШКЕВИЧ С.М. В сб. Предпосевное облучение семян сельскохозяйственных культур. М., 1963.
2. CALDECOTT R.S. SMITH L. *Genetics* 37, 1952, 136.-157.
3. KONZAK C.F., CURTIS H.J., DELIHAS N., NILAN R.A. *Can. J. Genet. Cytol.*, 2, 1960, 129.-141.
4. EHRENBERG L. *botan. Notiser*, 1955, 108, 184.-215.
5. WEBB R.V., POWER E.L., EHRET C.F. *Radiation Res.* 12, 1960, 682.-693.
6. МИЛЛЕР А.Т. Модификация радиационного эффекта у растений. Изд. "Зинатне", 1971 г. 72 - 83.
7. WORTHWICK H.A., HENGRICKS S.B., TOOLE E.H., TOOLE V.K. *Botan. Gaz.* 115, 1954, 204.-225.

8. IKUMA H., THILMANN K.V. *Plant Physiol.* v.39, N 5, 1964, 756.-767.
9. ГРОДЗИНСКИЙ А.М., ГРОДЗИНСКИЙ Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Изд. "Наукова Думка", Киев, 1964, 36-39.
10. CURTIS H.J., DELINAS N., CALDECOTT R.S. *Rad. Research.*, V. 8, 1958., 526.-534.
11. CONGER A.D., RANDOLPH M.L. *Rad. Research.*, v.11, 1961, 54.-66.
12. WOLFF S., SIGARD A.M. *Effects of Ionizing radiation on seeds, voinera*, 1961, 171.-179.
13. JOSHI R.K., GAUN B.L., MOTANI H.K. *Rad. Botany*, v.9, N 2, 1969, 141.-147.
14. МЛЛЕР А.Т., КИШТЕЙНЕ Б.Э. В сб.: "Растения, используемые в народном хозяйстве", г. Рига, 1963, 150-163.
15. МЛЛЕР А.Т. Действие ионизирующих излучений на физиологические и биохимические процессы в растениях, г. Рига, 1964, Автореферат канд. диссерт.
16. EHRENBERG L., NYBOM N. *Acta Agr. Scand.* 4, 1954, 396.-418.
17. BERGLUSH V.L., CALDECOTT R.S. *Rad. Research*, v.20, 1963, 207.-220.
18. DAVIDSON D. In *Nolleande. Radiation protection and recovery*, Oxford, 1960, 175.-211.
19. KLINGEMULLER W., *Nature*, V. 189, N.4762, 1961, 97.-98.

ФОТОАКТИВАЦИЯ СЕМЯН САЛАТА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ
ТЕМПЕРАТУРЫ И ГАММА ЛУЧЕЙ

Семена ряда культурных и диких видов растений при прорастании чувствительны к свету. Фотореакцию имеет и обменная овощная культура - салат. Однако прорастание семян салата определяется двумя факторами - светом и температурой. При температуре 25 - 35°C салат трудно прорастает, но после облучения семян красным светом (длина волны 630 мкм<) тормозящее действие высокой температуры снимается. В последнее время этому весьма интересному факту посвящены многие научные работы /1,3,5,9./ Установлено, что процесс прорастания разделяется на несколько этапов, причем семена реагируют на красный свет только от 1,5 до 5 часов после замачивания, а весь период набухания семян длится около 9 часов. Первый - температурный этап начинается непосредственно после замачивания семян и длится около 3^х часов. Затем следует световой этап, в течение которого биологическое действие оказывает красный свет. Третий этап проходит в темноте, в этот период семена подготавливаются к четвертому этапу - видимому прорастанию. Основным периодом термо- и фотоактивации семян является конец первого и начало второго этапа (6.). В этот период окончательно определяются дальнейшие процессы прорастания семян.

Таким образом семена салата являются удобным объектом для всестороннего научения реакции термо- и фотоактивации в растениях. В целях выяснения термоэффекта ученые применяют различные химические и физические агенты. Так установлено, что кинетин, гуминовые кислоты в среде кислорода усиливает, а гибберелиновая кислота и атмосфера азота уменьшают тормозящее действие высокой температуры (4.). Подобно высокой температуре действует и манитол,

а тиомочевина оказалась антагонистом (7.). Красный свет длиной волны 630 мкм снимает, а длиной волны 720 мкм усиливает температурный шок семян салата / 6. /. Научные исследования, проводимые в этом направлении, помогают вскрыть механизм действия температуры и света на процесс прорастания салата. Сильное влияние на процессы прорастания семян оказывает и ионизирующая радиация (8.). В связи с этим целью нашей работы было выяснить, как изменяется тепловой шок у семян салата под воздействием ионизирующего облучения и красного света.

Методы исследования

Семена салата сорта "Берлинский" облучались гамма-лучами в пределах доз от 100 до 1500 рад. Облученные и контрольные семена высевались на увлажненной фильтральной бумаге в 6 повторностях (по 20 семян в каждой повторности) и немедленно помещались в термостат при константной температуре (20°C или 4°C). Через 3 часа после замачивания часть семян в течение 5 минут освещалась красным светом длиной волны 630 мкм, излучаемой лампой 100 W со специальным фильтром. Затем все варианты помещались в термостат при + 25°C и через 24 часа проводились определения интенсивности прорастания семян.

Результаты исследования

Задержка прорастания семян салата, вызванная высокой температурой, является обратным процессом и со временем исчезает. Поэтому в первых опытах процесс прорастания семян рассмотрен нами в динамике. Как показывают данные I табл. через 5 суток после замачивания разница между стандартными вариантами сглаживается и наиболее выражена в первый срок определения. Так из контрольных семян без освещения на 27 час проросло 4 %, а после освещения красным светом 18% т.е. красный свет снимает тормозящее действие температуры. В отношении ионизирующего излучения можно отметить, что появляется синергизм между действием красного света и ионизирующего излучения, что особенно выражено в дозе 100 рад. При дозе 300 рад в вариантах без освещения наблюдается некоторое угнетение прорастания, которое меньше выражено в вариантах с красным светом.

Таблица I
Интенсивность прорастания семян салата (в %) с инкубацией при температуре 30°C.

часы после замачивания	Без освещения			С освещением		
	К	100 рад.	300 рад.	К	100 рад.	300 рад.
27	4	18	10	18	30	24
51	20	38	22	40	40	38
75	20	40	26	54	42	42
123	32	42	28	54	80	82
147	92	86	84	88	86	88

Следующая серия опытов была проведена со сравнительно низкой температурой активаций.

Таблица 2
Прорастание семян салата (в среднем из 20 семян) с инкубацией при температуре 4°C.

Часы после замачивания	Без освещения			С освещением		
	К	600 рад.	% от К	К	600 рад.	% от К
27	0,5±0,22	0,7±0,21	I40	0,8±0,28	1,8±0,36	225
30	0,9±0,14	1,0±0,36	110	1,3±0,33	2,2±0,43	170
36	5,6±0,29	6,3±0,72	111	10,6±0,68	10,6±1,1	100

Как показывают данные 2 табл., и в этом случае наблюдается стимулирующее действие как красного света, так и ионизирующего излучения. Это относится именно к тому периоду прорастания, который в таблице I отмечался наиболее яркими изменениями. Рассматривая эффект ионизирующего излучения в широком пределе доз (табл. 3), необходимо отметить, что в вариантах без освещения наблюдается угнетение прорастания семян, для возрастающих доз ионизирующего излучения. Однако в вариантах с освещением этот эффект выражен очень слабо.

Таблица 3

Действие гамма-лучей и красного света на прорастание семян салата, инкубированных при температуре 4°C (число прорастающих семян через 27 часов после замачивания)

Варианты	Количество прорастания семян		Осв. % от темн. варианта
	Без освещения	Осв. кр. светом	
Контроль	5,3 ± 0,97	17,2 ± 0,56	320
300 рад.	5,5 ± 0,56	15,1 ± 0,82	273
600 рад.	4,1 ± 0,66	15,0 ± 0,44	365
1000 рад.	2,6 ± 0,87	13,4 ± 0,76	515
1500 рад.	1,7 ± 0,49	13,4 ± 0,83	790

Между вариантами без света и с красным светом во всех случаях наблюдается статистически достоверное разли-

чие, а эффект освещения увеличивается с повышением дозы облучения.

Обсуждение результатов

Причина задержка прорастания семян салата при высокой температуре большинством исследователей объясняется аномальным накоплением метаболитов, в результате чего прорастание семян может начинаться только после выделения или дальнейшего превращения этих веществ (1, 3, 9).

Можно было ожидать, что ионизирующее излучение, как угнетающее действующий агент задержит обмен веществ и тем самым будет способствовать прорастанию семян, что и наблюдалось в наших опытах (табл. I). Однако такой же эффект наблюдается и при низкой температуре активации семян, где усиленное накопление метаболитов, по-видимому, не происходит. Кроме того в этих условиях сохраняется синергизм с ионизирующим излучением.

В литературе отмечен факт, что красный свет воздействует на температурный шок только в аэробных условиях (2, 6). Поэтому следует считать, что и ионизирующая радиация, как сильно окисляющий фактор может способствовать протеканию окислительных реакций в эндосперме салата, чем и объясняется ее стимулирующее действие. Кроме того можно отметить, что в освещенном варианте семена меньше страдают от возрастающих доз γ облучения, чем в темноте. По-видимому красный свет и низкая температура способствует образованию радиозащитных веществ в семенах салата.

Выводы

1. Фотоактивация семян салата установлена, как при температуре 30°C так и 4°C .
2. Коротковолновой красный свет (длина волны 630 м μ) и гамма излучение оказывает синергическое действие на процесс прорастания семян салата.
3. При температуре 4°C дозовая зависимость гамма-лучей сильнее выражена в темноте, чем при кратковременном освещении семян красным светом.

Литература

1. Berrien A.M., *Physiol. plantarum* 1966, 19, 429-436.
2. Black M., Wareing P.F., *Can. J. Bot.* 1959, 37, 393-402.
3. Butler W.L., Lane N.O., *Plant. Physiol.* 1965, 40, 13-17.
4. Gawronski E., *Ann. Univ. M. Curie-Sklodowski* 1969, c-24, 407-419.
5. Ikuma H., Thimann K.V., *Plant Physiol.* 1960, 35, 557-566.
6. Ikuma H., Thimann K.V., *Plant Physiol.* 1964, 39, 756-767.
7. Haber A., *Plant Physiol.* 1960, 35, 486-491.
8. Millers A.T. *Latvijas PSR Zinātņu Akadēmijas Vēstis*, 1959, 7.
9. Wareing P.F., Foda H.A., *Nature* 1956, 178, 908-910.

ВЛИЯНИЕ ТЕРМИЧЕСКОГО РАЗДРАЖЕНИЯ И
НЕЙТРОННОГО ОБЛУЧЕНИЯ НА ГЕНЕРАЦИЮ
И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛА
ДЕЙСТВИЯ В ГОРОХЕ

Ионизирующая радиация вызывает сложные изменения в биологических системах, отражающихся на различных биохимических процессах. В отношении растительных объектов радиационный эффект обычно определяется суммарно по накоплению общей биомассы /2/, урожайности /1/ и формированию растений /4 ; 11/. У зерновых культур радиационный эффект отражается на росте первых листьев /9 ; 14/ и активности узлов кушения /12/.

В основе ростовых процессов лежат физиологические реакции, которые чувствительны к ионизирующей радиации значительно больше, чем рост растений. Так, по мнению Франка /6/, в начальных процессах лучевого поражения важное место занимает окислительные реакции. Под действием облучения у растений меняется окислительно-восстановительный режим /5 ; 7/, что связано с изменениями биопотенциалов в определенных частях растительного организма /8 ; 10/. Наши первые опыты показали, что под действием бета-лучей биопотенциал в растениях уменьшается /13/. Можно предположить, что другие раздражающие агенты усилят изменения в биопотенциалах, поэтому цель данной работы изучить влияние термического воздействия и нейтронного облучения на генерацию и распространение потенциалов действия.

Методика исследования

Измерения потенциалов проводили на корнях и проводящей системе стебля гороха сорта "Капитал" при помощи электрометрического усилителя постоянного тока /3/.

Потенциал измеряли в различных зонах первичного корня и надземной части проростков гороха. При постановке опытов особое внимание уделяли созданию вокруг корешков высокой влажности. Каломельные и хлорсеребряные электроды подводи-ли **осторожно** без механических раздражений корешков. Био-потенциалы изучали у гороха, выращенного из необлученных и облученных нейтронами семян. Доза нейтронного облучения $8 \cdot 10^{12}$ н/см², примесь гамма лучей составляла около 25% от общей дозы облучения.

Температурное воздействие в пределах 60⁰С нагретого воздуха в течение 2 минут наносилось локально.

Неполяризующиеся электроды **Ag-AgCl** готовили из боро-силикатного стекла. Они имели диаметр 1 мм и длину 70 мм. Электроды использовали в двух вариантах. Первый - стеклян-ный стерженек с серебряным покрытием без изоляции. Диаметр кончика 1 мкм. Второй - электрод, изолированный смолой с кончиком без изоляции, выступающим на 20 мкм. Электроды покрыты тонкой пленкой напыленного серебра. Электроды име-ли хорошую реакцию на **изменения** уровня постоянного тока и на сигналы переменного тока очень низкой частоты. Электро-ды свободны от значительных напряжений смещения и поляри-зационных эффектов. Сопротивление электрода составляли 1 Мом на частоте 1 кГц.

Результаты опытов

Биоэлектрические потенциалы тесно связаны со многими физиологическими процессами, которые реагируют на воздей-ствия факторов внешней среды. В нормальных условиях роста подопытные растения характеризуются постоянной ответной реакцией на тепловое раздражение. При температурном разд-

разнении листа гороха первого яруса потенциал действия /ПД/ распространяется в апикальном направлении и заканчивается постепенно затухающим ритмическим колебанием потенциалов. При раздражении листьев второго яруса в проводящей системе стебля гороха возникали аналогичные ПД. При температурном раздражении листьев верхнего яруса ПД распространяются в базальном направлении. В этом случае ритмической активности ПД не наблюдается. Скорость ПД распространяется в базальном направлении и равняется 5-6 см/мин., а в апикальном - 10-12 см/мин. После возвращения потенциала в исходное состояние было нанесено вторичное раздражение этого или близлежащего листа, но ПД в течение 10 минут не возникал. В возбужденной ткани наступал рефрактерный период и они не были способны генерировать ПД. При температурном воздействии у гороха этот период длится около 10 минут.

У растений, выращенных из облученных нейтронами семян, электрофизиологическая характеристика носила другой характер. После прохождения первой волны ПД, вызванного кратковременным температурным раздражением, незатухающие колебания продолжались в течение 10 минут и характеризовались четко выраженной аритмией. При этом меняется скорость распространения и амплитуда первого потенциала воздействия, проходящего в апикальном направлении / табл. I/.

Таблица I

Изменение характеристик потенциала действия у гороха в зависимости от физиологического состояния растений

Показатели ПД	Контрольные растения	Облученные растения
Скорость ПД, см/мин	11-12	3-4
Амплитуда ПД, мВ	20 \pm 3	8 \pm 2

Полученные результаты показывают, что нейтронное облучение нарушает способность клеток проводящего пучка генерировать и распространять ИЦ, вызванные температурным раздражением. Аналогичные изменения наблюдались в других физиологических реакциях, что в конечном счете отражается на ростовых процессах первичных корней гороха. При температуре среды 27°C корни гороха контрольного варианта за 12 часов дали **прирост в два раза больший, чем при 17°C .**

1-01 Повышение температуры на 10°C не отразилось на растяжении клеток корней, выросших из облученных семян. Наблюдения за маркированными зонами корней показали, что отставание в росте происходит в основном **вследствие** угнетения митотической активности. На графике / рис. 1/ представлены данные по приросту каждого миллиметра корешка, выраженных при 20°C . Измерения биопотенциалов показало, что локализация максимума разности потенциалов не совпадает с зоной максимума прироста. У контрольных растений наибольшее значение разности потенциалов, равное 35-45 мв, имеет зона около 5-6 мм, считая от кончика корня. Основной прирост корня в данном случае идет за счет зоны, расположенной около второго миллиметра.

У опытных растений максимум разности потенциалов наблюдается на 2-4 миллиметрах, считая от кончика корня, и он составляет около 25-30 мв. Максимум роста корня и максимум разности потенциалов близко сдвинуты, **что** не наблюдается у контрольных растений. Максимум кривых у опытных растений в 1,3 раза меньше, чем у контрольных.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о том, что наибольшая разность потенциалов отмечается для зоны растяжения и начала внутренней дифференциации тканей. Вместе с тем, у корешков, выросших из облученных семян,

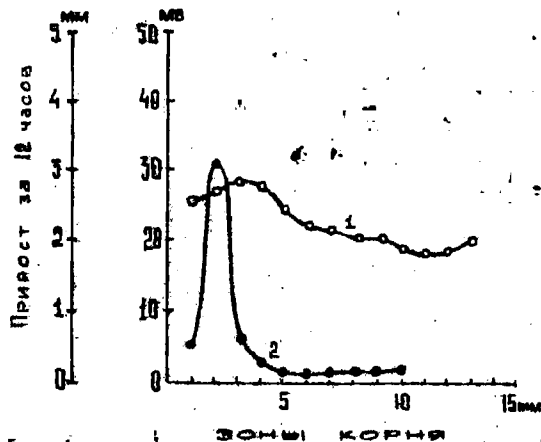
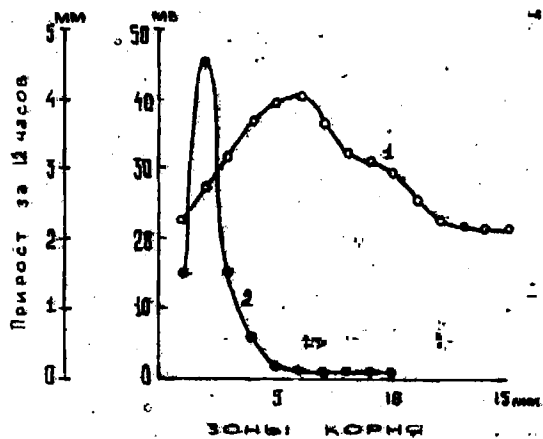


Рис. I Величина биопотенциала (1) и прирост корня в мм (2).

- а - Контрольные семена
- б - Облученные семена

общий уровень электрополярности тканей значительно снижен. Уменьшение градиента электрополярности наступает раньше, чем возникает различия в приросте тканей корня.

Биоэлектрические потенциалы чувствительны к изменениям внешних условий роста растений. В литературе неоднократно отмечалась тесная связь между интенсивностью роста и биоэлектрической активностью / 15/. В некоторой степени это наблюдается в наших опытах: при нейтронном облучении угнетается рост и величина биопотенциалов. Однако более детальные исследования показали, что зона максимального прироста корня не совпадает с зоной максимальной разности потенциалов. Это явление требует дальнейшего изучения.

Выводы

1. В проростках гороха, выращенных из облученных нейтронами семян, генерация и распространение потенциалов действия угнетается.

2. Термическое раздражение растений после нейтронного облучения вызывает реакции растений, отличающихся от реакции контрольных растений.

3. По биоэлектрической реакции растений можно регистрировать степень первичных повреждений растений термическим фактором внешней среды.

Литература

1. Березица Н.М., Корнева Е.И.
Радиобиология, т.2, в 4, 1962, 629-633.
2. Бреславец Л.П., Березица Н.М.
Биофизика т.1 в 7, 1956, 629-633.
3. Мистерский Р.М. Методика микроэлектродного исследования, Медгиз, М.1960.

4. Миллер А.Т., Навац Г.С., Шарковский П.А.
Монизирующие излучения в биологии. Рига, 1965.
5. Миллер А.Т., Спека Р.Н.
Уч. записки ЛГУ т. 109, Рига, 1968г.
6. Франк Г.М.
"Физико-химические и структурные основы биологических явлений". М., 1960.
7. Снежко А.Д.
"Исследование ранних реакций организма на радиационное воздействие". М., 1960.
8. Синюхин. А.И.
Биофизика, № 2, 1957г.
9. Caldecott R.S.
Effects of ionizing radiations on seeds.
Vienna, 1961.
10. Lund E.J.
Bioelektric fields and growth. Teksas, 1947.
11. Micke A.
Effects of ionizing radiations on seeds.
Vienna, 1961.
12. Millers A.
Augane un raža, Nr. 7, 1958.
13. Millers A.
Leuks.Min. Informativais biļetens Nr. 2, 1958.
14. Millers A.
ZA Vēstis II, Nr. 7, 1959.
15. Umarth K.
Handbuch der Pflanzenphysiologie, Nr. 2, 1956

4

КАЛИНИН Д.О., КАЛИНИН Э., ИСЛЕЕР А.Т.

НОВЫЙ МЕТОД ОЦЕНКИ РАДИАЦИОННОГО ПОРАЖЕНИЯ В ОБЛУЧЕННЫХ СЕМЕНАХ РАСТЕНИЙ

Непрерывное превращение химической энергии в другие виды энергии происходит в любом организме. Одно из главных мест в энергетическом балансе живых существ занимает тепловая энергия. Выделение теплоты характерно не только для теплокровных организмов, но и для растений. Так, более 90% химической энергии растений, образующейся в процессе дыхания, рассеивается в виде тепла /1/. Однако, вопросы термогенеза у растений еще не полностью изучены. Очень редко тепловыделение применяется как показатель оценки биологического эффекта различных внешних факторов воздействия, так как точное определение динамики термогенеза представляло большие методические трудности /3/.

Цель нашей работы была изучить термогенез семян растений с помощью нового специального микрометода и определить изменения этого показателя под действием ионизирующей радиации.

Методика

Первые исследования по выявлению влияния ионизирующих излучений на термогенез семян растений были проведены с радиоактивным изотопом P^{32} . Сосуды Драга заполнялись 200г. воздушно сухих семян овса / *Avena sativa* / и заливались водным раствором P^{32} . Радиоактивность в первом варианте была 100 μCi P^{32} / л и во втором 1000 μCi P^{32} / л. Контрольные сосуды заливались водой. Через 5 часов раствор сливался и в каждый сосуд **вставлялся** высокочувствительный термометер. Повторность опыта трехкратная. В основных исследованиях подопытным объектом служили семена гороха / *Pisum sativum* / сорт **Petit Revencol**. Семена облучались гамма-лучами в дозе 1000 рад. Изучение термогенеза было начато

спустя 24 часа после облучения семян, с помощью специально созданного микрокалориметра типа Кальве /2/. В патрон микрокалориметра помещались семена гороха общим весом 1,8 г. и опускались в микрокалориметр. Контрольные и облученные семена исследовались при $25,0 \pm 0,05^{\circ}\text{C}$, в трех биологических повторностях. После установления термического равновесия подопытные семена погружались в дистиллированную воду. Начиная с этого момента осуществляется автоматическая запись показаний калориметра. В качестве чувствительного элемента микрокалориметр имеет два термостолбика хромель-константан из 84 и 42 термопар соответственно на каждую измерительную камеру /см. рис. 1, 2/. Дифференциальная схема калориметра применялась для максимального снятия внешнего температурного влияния. Измерительным является термостолбик, содержащий 84 термопары. 42 термопарные батареи нами применялись исключительно только для ускоренного приведения калориметра в температурно-равновесное состояние, перед началом измерений, используя эффект Пельтье. Регистрирующим прибором является самопишущий микроамперметр Н-373. Конструкция микрокалориметра показана на рис. 1. Конструкция измерительной камеры приведена на рис. 2. Таких камер две. Градуировка микрокалориметра, приведенная согласно формуле 1, позволяет проведение измерений интенсивности тепловыделения W в измерительном патроне

$$W = \frac{P}{q} \Delta \pm \frac{M}{q} \cdot \frac{dq}{dt} \dots \dots \dots 1/$$

где $\frac{P}{q} = 174,2 \pm 0,07\%$, $\frac{\text{кал/сек}}{\text{ампер}}$;

$$\frac{M}{q} = 91000 \pm 6\%, \frac{\text{кал}}{\text{ампер}}$$

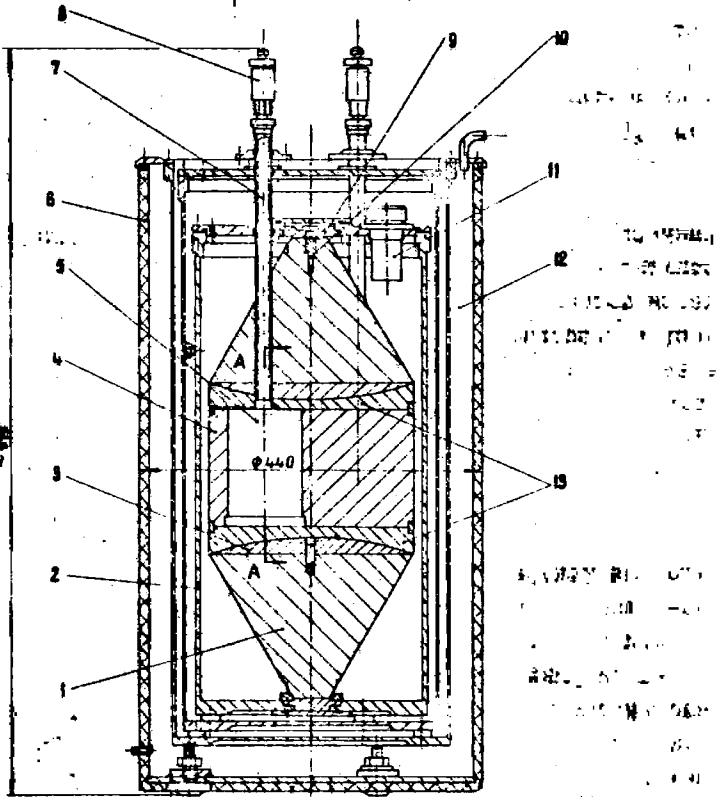


Рис. I Медный корпус 1 и стальная линза 3, обеспечивающие равномерное распределение внешнего теплового возмущения по измерительным камерам 5, расположенным в медном массиве 4, закрепленного между двумя медными линзами 13. Измерительный блок размещен внутри трех тепловых экранов 2, изолированных от помещения термостатов 6, 12. Образцы в измерительную камеру попадают при помощи держателя 7 и 8. Сушильщик II.

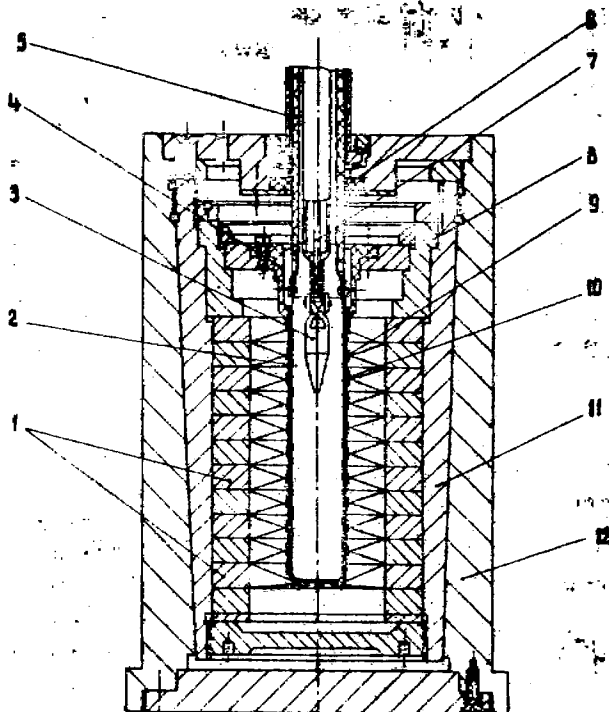


Рис.2 Измерительная камера микрокалориметра. Медный патрон 9 закреплен на изоляторе 4, к нему приклеены 126 термопар 10, холодные спаи которых зажаты между медными шайбами I при помощи держателя 3. Шайбы имеют хороший тепловой контакт с медным блоком калориметра через медные стаканы II и I2. Держатель образцов 3 можно открывать, нажав на штангу 7. Патрон образцов 2 крепится к эбонитовой штанге 5. Уплотнение 6.

Δ = показание прибора Н-373 в данный момент времени измерения, амперы; и $\frac{d\Delta}{dt}$ = скорость изменения показаний прибора в тот же момент времени измерения, $\frac{\text{амперы}}{\text{сек}}$.

Микрокалориметр данной конструкции позволяет определить разность температур, между "горячими" и "холодными" спаями термопар, равную 0,0005°C, что соответствует мощности тепловыделения в 17,42 микрокалорий в секунду.

Определение суммарного тепловыделения за какой-то промежуток времени между t_1 и t_2 производится согласно формуле:

$$Q = \int_{t_1}^{t_2} W dt = \int_{t_1}^{t_2} \left(\frac{P}{q} \Delta \pm \frac{M}{q} \frac{d\Delta}{dt} \right) dt \dots\dots\dots /2/$$

Если проинтегрировать это выражение, мы получим суммарное тепловыделение Q , кал :

$$Q = \frac{P}{q} A \pm \frac{M}{q} / \Delta_1 - \Delta_2 / \dots\dots\dots /3/$$

где A = площадь под кривой изменений показаний прибора между моментом времени t_1 и t_2 .

Δ_1 и Δ_2 = показания прибора в моменты времени t_1 и t_2 соответственно.

Так, если мы соответствующим образом обработаем кривую $\Delta = \Delta / t /$ показаний измерительного прибора микрокалориметра, то мы получим сведения об интенсивности тепловыделения в любой момент времени $W = W / t /$, о скоростях изменения тепловыделения или направлениях процесса тепловыделения в любой момент времени

$$\frac{M d\Delta}{q dt} = / t / \text{ и сведения о суммарном тепловыделении в}$$

исследуемом процессе в зависимости от времени, прошедшем от начала эксперимента $Q = Q/t$.

Результаты и обсуждение

Биологический нагрев прорастающих семян — сравнительно хорошо изученное явление. Образование тепловой энергии в эндосперме зерна связано главным образом с двумя процессами: образованием тепла в результате физико-химических процессов насухания белковых молекул и физиологическими реакциями роста первичного эмбриона.

Методика наших предварительных экспериментов не дала возможности изучать начальный физико-химический этап термогенеза. Но были получены вполне определенные результаты по влиянию ионизирующего бета-излучения P^{32} на процессы физиологического термогенеза. Судя по динамике температуры /рис. 3/, уже в первые часы прорастания семян температура подопытных вариантов резко отличается от контроля. Под влиянием бета-лучей термогенез семян овса в начале прорастания задерживается и разница между контролем достигает $1,7 - 1,9^{\circ}C$. Начиная с десятого часа эксперимента температурное отклонение подопытных семян начинает снижаться и через 30 часов уже несколько превышает температуру контроля. Впоследствии это явление постепенно сглаживается и проходит на уровне контроля. Характерно, что эти измерения не показывают дозозависимости, хотя и активность P^{32} в обоих вариантах отличалась в 10 раз. Эти опыты также показывают, что основные изменения в термогенезе наблюдаются в начале прорастания.

Примерно такие же закономерности были установлены и в последующих исследованиях с семенами гороха. Однако, в этом случае, благодаря применению современной техники измерения, была вскрыта более детальная динамика процесса выделения тепловой энергии в облученных семенах. Как видно из рис. 4, основные отличия в термогенезе меж-

Отклонение
от конт.

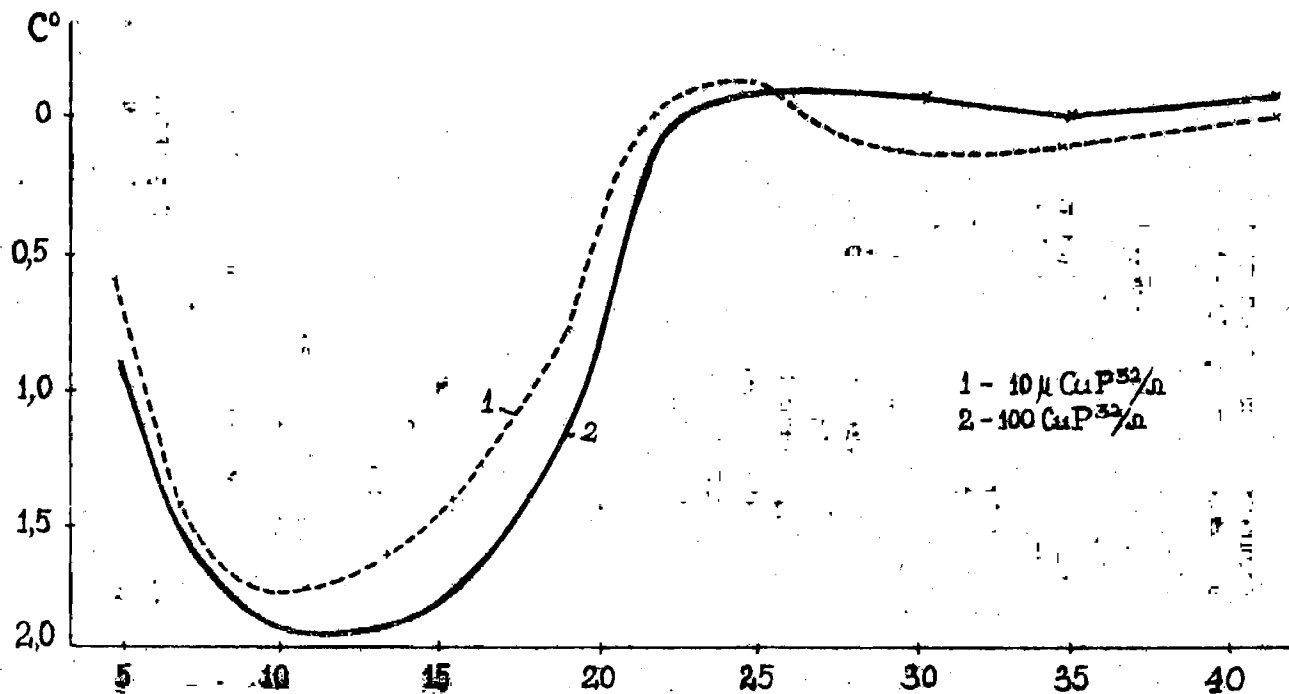


Рис. 3. Действие раствора P³² на термогенез семян овса. Часы после замачивания

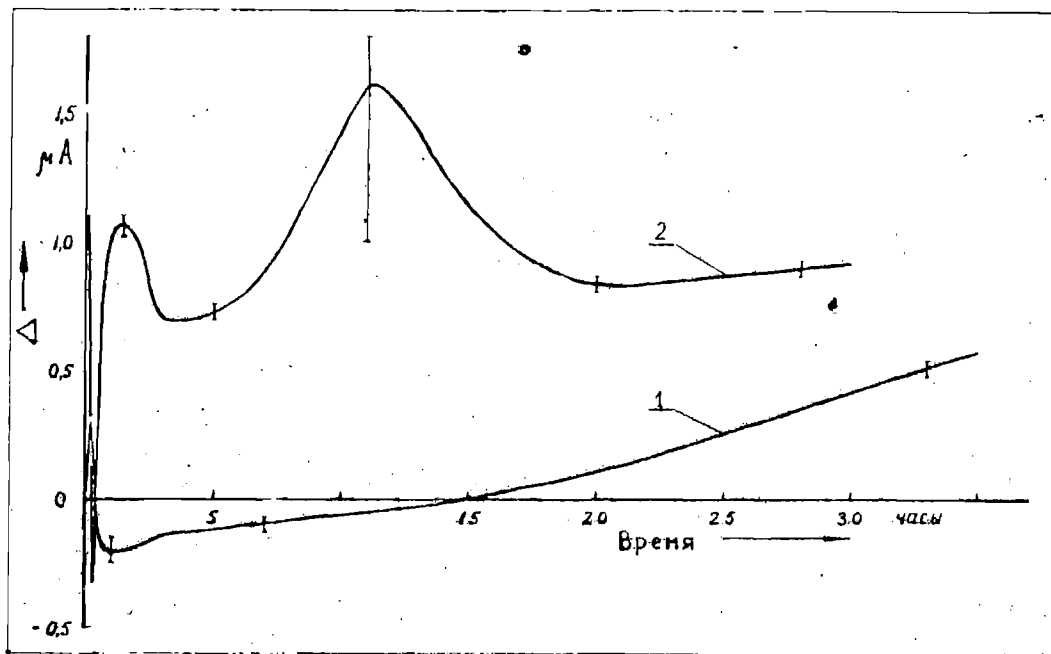


Рис. 4 Динамика тепловыделения прорастающих семян гороха по показаниям прибора I - контрольные семена, 2 - семена, облученные - лучами дозой 7000 рад.

ду контрольными и γ -облученными семенами гороха проявляются в течение 30-ти часов после соответствующей обработки семян. Облучение в данной дозе вызывает в начале значительное повышение тепловыделения семян, которое с течением времени уменьшается. Такое стимулирующее действие ионизирующего излучения особенно наглядно проявляется в первые минуты замачивания семян. Так, из 5 рис. видно, что облученные семена уже в течение 10 минут скачкообразно выделяют повышенное количество теплоты, после чего начинаются процессы поглощения тепловой энергии. В контроле эти явления менее выражены и отстают во времени.

В целях более подробного изучения направления и скорости процесса тепловыделения семян гороха в первые два часа после их замачивания, полученные данные были проверены соответствующей математической обработкой.

Рис. 6 показывает производную кривую тепловыделения семян гороха, выраженную в μ кал/сек. Направление теплообмена в первые 50 минут как в контрольных так и в облученных семенах значительно отличается. Максимальное отклонение отмечено в период первых 10 минут набухания, достигая 600 μ кал/сек. Также и суммарное тепловыделение оказывается крайне различным в контрольных и облученных семенах гороха /рис. 7/. Это отличие начинает возрастать после часа замачивания и по истечении 30 часов превышает контроль в десять раз.

Результаты наших опытов показывают, что β - и γ -лучи вызывают достоверные изменения в процессе образования тепловой энергии. Однако в специальной литературе мы не встречали работ, в которых показателем радиационного поражения использовалось бы термогенез семян. Причиной этого по-видимому - методические трудности достаточно точно определить термические изменения.

Сравнивая оба вышеиспользованные нами метода, наглядно выделяется преимущество микрокалориметрического

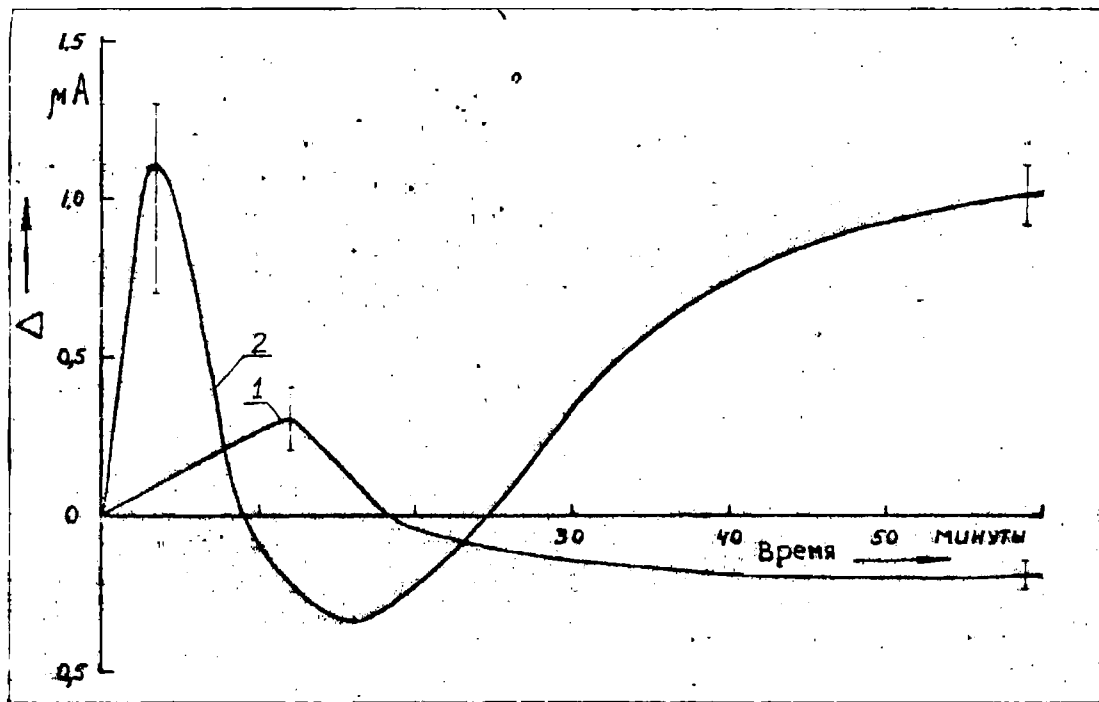


Рис. 5 Тепловыделение прорастающих семян гороха в течение первого часа замачивания. 1 - контроль, 2 - облученные.

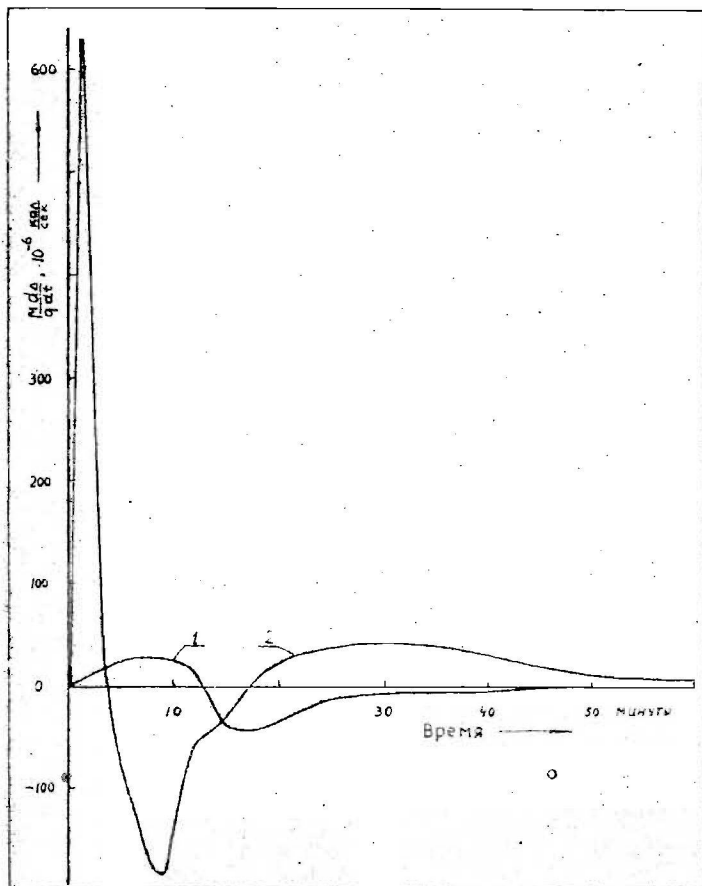


Рис.6 Производная кривой тепловыделения прорастающих семян гороха в течение первого часа замачивания. 1 - контроль, 2 - облученные.

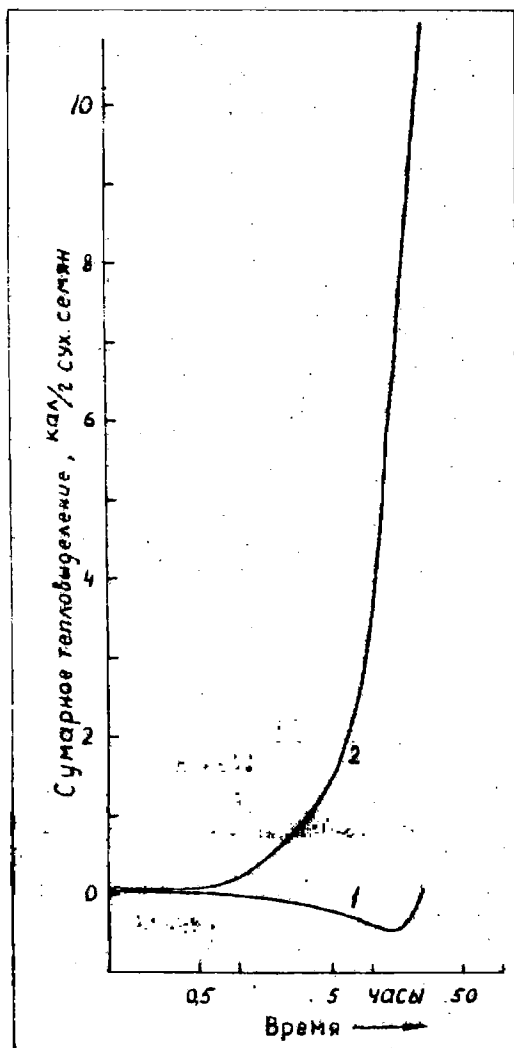


Рис. 7 Суммарное тепловыделение прорастающих семян гороха. 1 - контроль, 2 - облучение.

метода. В качестве основных его преимуществ можно отметить сравнительно небольшое количество подопытного материала, обеспечивающего нормальную газовую среду, хорошую систему снятия теплоты и очень высокую чувствительность. Небольшая инерционность измерительного устройства позволяет регистрировать небольшие быстрые изменения энергетического уровня семян.

Не менее важным преимуществом данного метода является и возможность путем несложной математической обработки выявить не только интенсивность процесса, но и суммарное выделение теплоты.

Как показывают полученные нами данные, особенно ярко выделяется радиационный эффект в период физико-химических превращений эндосперма, что другим методом трудно практически удавливать,

Выводы

1. Создан специальный микрокалориметр для измерения малых интенсивностей тепловыделения прорастающих семян.
2. С помощью данного прибора установлено, что ионизирующая радиация значительно изменяет термогенез прорастающих семян.
3. Малая инерционность измерения разрешает вскрыть резкие и кратковременные изменения в физико-химических процессах термогенеза облученных семян, а также регистрировать динамику, термообразования во время их первичного роста.

Литература

1. ГРЕБИНСКИЙ С. О. Успехи современной биологии, Т 22, вып. I, 1946.
2. КАЛЬВЕ Э., ПРАТ А. Микрокалориметрия, М. 1963.
3. ДБЕРА Ф. Биофизические методы исследования, М. 1956.

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА
СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ РОДИТЕЛЬСКИХ
РАСТЕНИЙ ТОМАТОВ И ИХ РЕЦИПРОКНЫХ ГИБРИДОВ

Важным физиологическим показателем жизнедеятельности растений является содержание пигментов, в том числе хлорофиллов и каротиноидов. Установлено, что (наряду с фотосинтетическими функциями) роль их заключается и в связывании части ферментов на свету и придании им синтетической направленности (13).

На содержание пигментов и интенсивности всех физиологических процессов растения значительное влияние оказывает температурный фактор. При этом растительные организмы имеют вполне определенный оптимум протекания физиологических процессов, специфичных для представителей различных видов и зависящих от условий произрастания (15).

Изучению роли температуры в жизнедеятельности растений уделяется значительное внимание. В многочисленных работах исследованы пороги температурной устойчивости растений и ее взаимосвязь с температурными условиями местобитания. Но данных о реакциях растений на низкие положительные температурные воздействия в литературе мало и они часто противоречивы (5, 8, 11, 16).

Изучая влияние температурного режима на рост и развитие растений томата, установлено, что температура ниже $+25^{\circ}\text{C}$ значительно замедляет ростовые процессы и образование репродуктивных органов (2, 5). В литературе не имеется данных о влиянии низких положительных температур на содержание пигментов в листьях томатов.

Так как для климатических условий Латвийской ССР в летнее время характерны часто наблюдающиеся низкие положительные температуры, то целью нашей работы явилось изучение влияния таких температур на содержание пигментов в листьях томатов.

Материал и методика

В опытах были использованы сорта томатов Маяк, Перемога, Пушкинский, Плановый и их межсортовые гибриды.

I опыт по изучению влияния низких положительных температур на общее содержание хлорофиллов и каротиноидов проведен в 1967, 1968 и 1970 гг. Растения выращивались в полевых условиях на экспериментальной базе Латвийской сельскохозяйственной академии "Элгава". Растения исходных сортов и гибридов выращивались квадратно-гнездовым способом с площадью питания 60 x 60 см. Повторность 4 - 6 кратная. Почва - суглинок.

Содержание пигментов определялось в листьях, в пазухах, которых наблюдалось интенсивное цветение. Пигменты извлекались ацетоном. Концентрация хлорофиллов а и в и сумма каротиноидов в ацетоновом экстракте измерялись на спектрофотометре СФ-4. Расчет произведен по формулам на единицу площади (19). Все данные обработаны статистически (14).

Для характеристики климатических условий в период исследований были использованы данные Гидрометслужбы Латвийской ССР.

II опыт - изучение влияния низких положительных температур на общее содержание хлорофиллов и на связь хлорофилла с белково - липоидным комплексом проведен в 1971 г. Семидневные проростки, росшие на водопроводной воде, высаживались на питательном растворе Кнопа (0,5 нормы). Питательный раствор аэрировался и регулировалось рН среды на 5,5-6. Во время опыта через 6-7 дней менялся питательный раствор. В каждом варианте по 6-12 вегетационных сосудов (в сосуд по 15 растений). Несколько сосудов с растениями во время 4-ого этапа органогенеза в течение трех дней подвергались следующему температурному режиму - днем температура колебалась от 10° до 12° С, ночью от 5° до 7° С, падая на несколько часов до 3°С. Вторая группа растений этих же вариантов была выдержана при 23-26°С (контроль). Растения

всех вариантов опыта находились при люминесцентном освещении 13 часов в сутки.

На второй день после температурного воздействия было определено содержание пигментов в листьях 3-го яруса томатов контрольного и температурного вариантов. Определение общего содержания хлорофилла и прочности связи хлорофилла с белково-липидным комплексом проводилось по методу Т.Н. Годнева (3, II). Определение суммарного содержания хлорофиллов производилось на электрофотоколориметре (ФЭК-М). Общее содержание хлорофилла рассчитано суммированием количеств хлорофилла, извлеченного 60° и 95 %-ми растворами этилового спирта. Количество хлорофилла, прочно связанного белковым комплексом, рассчитывалось по разнице между общим количеством извлеченного хлорофилла и количеством его, извлеченным за 15 минут 60 %-м спиртом.

Результаты и их обсуждение

I опыт

Результаты по содержанию хлорофиллов и каротиноидов во время цветения в листьях томатов приведены в таблице I. Из данных таблицы I видно, что в 1968 году, когда температура воздуха ночью иногда снижалась до +7,1°С, содержание хлорофиллов а и в значительно ниже, чем в 1967 и 1970 гг., и в это же время общее содержание каротиноидов в листьях родительских растений и их реципрокных гибридов в 1968 г. было выше, чем в 1967 и 1970 гг. Поскольку другие величины, характеризующие климатические условия, больших различий не имели (число солнечных дней по декадам: 1967 г. - 14,5; 1968 г. - 14; 1970 г. - 12,3; водный режим регулировался искусственным поливом), очевидно причиной снижения содержания хлорофиллов и повышения общего количества каротиноидов была более низкая температура ночью. Кроме того, предшествующая взятию анализов декада 1968 г. характеризовалась более низкой положительной температурой (в 1968 г. 7,0°С; в 1967 г. 9,0°С а в 1970 г. 12,3°С).

Содержание пигментов в вегетативных

Сорт, гибрид	Температура среднесуточная по декадам			Хлорофилл а	
	Средн.	Мин.	Макс.	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$S \pm S_s$
1967 г. 28 VII					
Маяк	18,0	12,3	23,7	2,30 \pm 0,021	0,182 \pm 0,0856
Перемога				2,02 \pm 0,031	0,158 \pm 0,0682
Пушкинский				2,45 \pm 0,095	0,192 \pm 0,0282
Плановый				2,09 \pm 0,098	0,174 \pm 0,0182
Маяк х Перемога				2,80 \pm 0,025	0,282 \pm 0,0943
Перемога х Маяк				1,90 \pm 0,018	0,154 \pm 0,0147
1968 г. 6 VII					
Маяк	15,8	7,1	23,2	1,78 \pm 0,015	0,148 \pm 0,0091
Перемога				1,43 \pm 0,058	0,298 \pm 0,0341
Пушкинский				1,82 \pm 0,028	0,318 \pm 0,0132
Плановый				1,58 \pm 0,097	0,304 \pm 0,0641
Пушкинский х Плановый				1,97 \pm 0,018	0,218 \pm 0,0120
Плановый х Пушкинский				1,64 \pm 0,011	0,158 \pm 0,0080
1970 г. 13 VII					
Маяк	16,0	12,3	21,7	2,24 \pm 0,026	0,108 \pm 0,0443
перемога				1,83 \pm 0,037	0,155 \pm 0,0636
Пушкинский				2,34 \pm 0,035	0,287 \pm 0,0244
Плановый				2,11 \pm 0,011	0,044 \pm 0,0181
Маяк х Перемога				1,71 \pm 0,038	0,159 \pm 0,0651
Перемога х Маяк				1,82 \pm 0,042	0,172 \pm 0,0708
Пушкинский х Плановый				1,70 \pm 0,021	0,086 \pm 0,0353
Плановый х Пушкинский				2,27 \pm 0,068	0,281 \pm 0,1150

\bar{x} - средняя арифметическая величина

$S_{\bar{x}}$ - ошибка средней арифметической

органах томатов в фазе цветения (мг/100 см²),

Хлорофилл b		Каротиноиды	
$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$S \pm S_s$	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	$S \pm S_s$
1,05±0,029	0,047±0,0212	1,51±0,034	0,058±0,0214
1,96±0,016	0,023±0,0157	1,06±0,048	0,035±0,0220
1,11±0,014	0,019±0,0181	1,33±0,058	0,015±0,0320
0,94±0,012	0,057±0,0386	1,47±0,082	0,022±0,0420
1,16±0,045	0,064±0,0247	2,02±0,045	0,034±0,0210
0,63±0,058	0,048±0,0171	0,92±0,012	0,019±0,0100
0,98±0,005	0,063±0,0022	0,94±0,029	0,148±0,0384
0,86±0,012	0,061±0,0110	0,89±0,034	0,098±0,0092
0,78±0,023	0,018±0,0235	0,63±0,022	0,087±0,0281
0,52±0,042	0,056±0,0344	0,74±0,033	0,128±0,0378
0,82±0,007	0,028±0,0071	1,21±0,045	0,234±0,0682
0,54±0,004	0,019±0,0092	0,98±0,010	0,198±0,0724
1,80±0,023	0,094±0,0386	1,13±0,027	0,090±0,0451
1,61±0,015	0,064±0,0262	1,46±0,025	0,086±0,0432
1,64±0,028	0,018±0,0048	1,48±0,031	0,106±0,0530
1,60±0,013	0,053±0,0218	1,09±0,021	0,071±0,0354
1,44±0,004	0,017±0,0070	0,62±0,028	0,097±0,0486
1,74±0,054	0,023±0,0926	1,92±0,036	0,121±0,0605
1,69±0,017	0,071±0,0292	0,88±0,034	0,117±0,0585
1,59±0,045	0,018±0,0765	0,90±0,024	0,082±0,0413

S - среднее квадратическое отклонение

S_s - средняя ошибка квадратического отклонения

В опытах некоторых авторов установлено, что на заключительной стадии образования хлорофилла (протохлорофилл - хлорофилл а - хлорофилл б) существует только одна фотохимическая реакция - при превращении протохлорофиллида в хлорофиллид (17). По их мнению большое влияние на возникновение новых молекул хлорофилла должна оказывать температура. Доказано, что как переход хлорофиллида в хлорофилл а, так и превращение хлорофилла а в хлорофилл б, имеет ярко выраженный температурный максимум, типичный для ферментативных процессов (11). Увеличение общего содержания каротиноидов в листьях томатов во время цветения можно рассматривать как защитную реакцию растений к воздействию пониженных температур.

II опыт

В опытах с теплолюбивыми растениями (огурец, томат, фасоль, георгин) непосредственное действие низкой температуры (0- +7°C) приводило к деполимеризации белковых веществ, вплоть до распада части белков до аминокислот, к разрушению хлорофилл - белково - липоидного комплекса (11, 16).

В наших опытах трехдневное воздействие низких положительных температур (+3°C - +7°C) вызвало повышение общего содержания хлорофиллов в листьях томатов в 4-ое время 4-ого этапа органогенеза как у родительских растений, так и у их реципрокных гибридов (таблица 2).

В работах с различными видами установлено, что у растений, более приспособленных к воздействию пониженных температур, не обнаруживается сильного угнетения биосинтеза пигментов, иногда отмечается даже стимуляция этого процесса (5, 6, 10, 15).

При сравнении содержания хлорофилла, прочно связанного с белково-липидным комплексом у растений в условиях различных температур, было обнаружено, что при низких положительных температурах оно значительно выше, как по

Содержание хлорофиллов в листьях томатов во время 4-ого этапа органогенеза
(в мг % на сухое вещество)

Сорт, гибрид	Т° суточная			Вари- ант	Хлорофилл а + б	Хлорофилл, прочно сви- занный с бел- ково-липид- ным комплек- сом	Прочно связан- ный хлорофилл к общему содер- жанию (%)
	Средн.	Мин.	Мак.				
Маяк	24,5	23	26	К	586,7	358,8	61,02
	7,5	3	12	Т°	689,6	479,6	69,55
Перемога				К	314,7	168,0	53,38
				Т°	545,5	377,2	69,15
Пушкинский				К	325,1	169,1	52,01
				Т°	401,0	262,3	63,91
Плановый				К	300,0	144,0	48,00
				Т°	483,2	343,2	71,05
Маяк х Перемога				К	861,2	239,3	66,24
				Т°	500,5	330,4	66,01
Перемога х Маяк				К	385,7	192,9	50,01
				Т°	400,3	216,3	54,05
Пушкинский х Плановый				К	429,4	372,9	86,85
				Т°	524,4	341,0	65,03
Плановый х Пушкинский				К	964,4	222,7	43,29
				Т°	587,9	386,6	65,76

абсолютной величине, так и по отношению к общему его содержанию, за исключением гибридов прямого скрещивания Маяк х Перемога и Пушкинский х Плановый (табл. 2).

Установлено, что молекулы хлорофилла, находясь в белково - липоидном комплексе, повышают гидратационную и вододерживающую способность пластид и клеток в целом (13, 7). В наших опытах наблюдаемое увеличение прочно связанного хлорофилла при охлаждении до 3-7°C ночью в течение 3 суток, по-видимому, является защитной реакцией растений к понижению температуры. Холодостойкость гибридов прямого скрещивания Маяк х Перемога и Пушкинский х Плановый более высокая, чем их исходных форм (табл. 3).

Таблица 3.

Содержание сухого вещества (г) на 1000 г
сырого веса листьев томатов

Сорт, гибрид	Вариант		в % к контр.
	Контроль	T ^o воздействие	
Маяк	103,6 [±] 1,1	100,0 [±] 2,3	96,5
Перемога	180,0 [±] 0,8	85,6 [±] 1,4	47,5
Пушкинский	182,4 [±] 0,7	96,0 [±] 0,6	52,6
Плановый	137,2 [±] 0,9	105,8 [±] 0,8	77,8
Маяк х Перемога	164,0 [±] 1,4	81,6 [±] 0,5	49,7
Перемога х Маяк	146,0 [±] 1,6	106,4 [±] 0,8	72,8
Пушкинский х Плановый	146,8 [±] 0,4	96,8 [±] 2,1	65,9
Плановый х Пушкинский	168,0 [±] 0,5	81,6 [±] 3,4	48,6

Увеличение общего содержания хлорофиллов после воздействия низких положительных температур наводит на мысль ожидать повышения содержания сухого вещества в листьях томатов. Из данных таблицы 3 видно противоположное - при воздействии низких положительных температур уменьшается содержание сухого вещества как в листьях родительских растений, так и их реципрокных гибридов. Очевидно это

связано с тем, что температура влияет не только на фотосинтетический аппарат, но и на реакции фотосинтеза и другие процессы, происходящие в растениях (19, 9, 12, 4).

Выводы

1. Воздействие низких положительных температур (7-7, 1°C) в условиях открытого грунта вызывает понижение содержания хлорофиллов а и б и повышение содержания каротиноидов в вегетативных органах томатов в фазе цветения.
2. Трехдневное охлаждение растений при температуре, колебавшейся от 10-12°C (днем) до 3°C (ночью), вызывает повышение общего содержания хлорофилла в листьях томатов. После охлаждения растений содержание прочно связанного хлорофилла выше как у родительских растений, так и у гибридов.
3. После воздействия низких положительных температур (3-7°C) понижается содержание сухого вещества в листьях томатов.

Литература

1. Александрава А. С. Сб. тр. Агробиол. н-и ин-та ВАСХНИЛ, вып. 21, 1970, стр. 5-14.
2. Арасямович В. В., Шиврина А. Н., Васильева Н. А. В сб. Биохимия овощных культур. Л. М. 1961.
3. Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М. 1951.
4. Генкель П. А., Крушняремко С. В. и др. Физиология растений. т. 6, вып. 4, стр. 446-450, 1959.
5. Геднев Т. Н., Осипова О. П. Докл. АН СССР, т. 57, №2, 1947.
6. Геднев Т. Н. и др. и др. Физиология растений, т. 16, вып. 5, стр. 102-105, 1969.
7. Захман Т. Н. и др. В сб. Природа и х-во Севера, вып. 2, ч. 1, стр. 166-170, Апатиты, 1970.

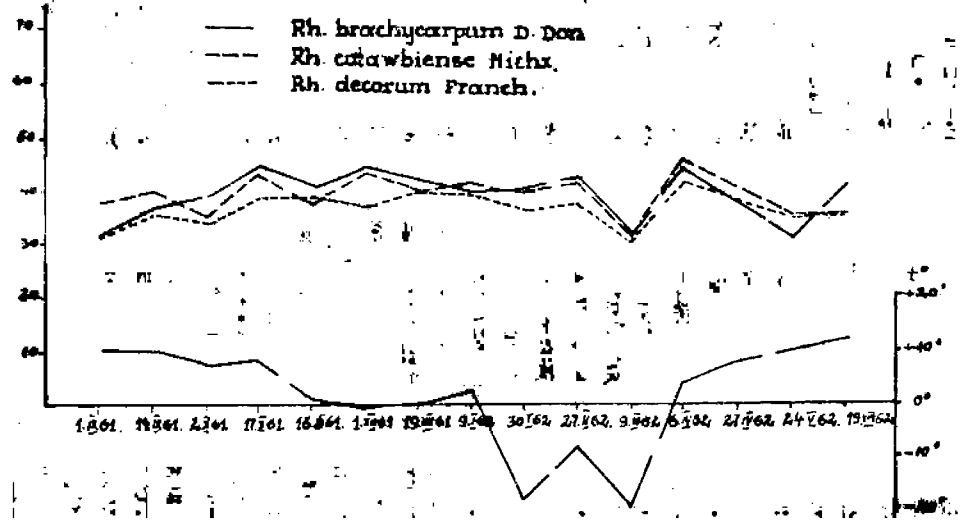
8. Землянухин А.А., Артемова Э.К. Научн. докл. высшей школы, Бел. науки, М3, стр.91-96, 1970.
9. Волкович В.Н. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, т9, 1955.
10. Иванов А.Г. к. Физиология растений. т.16, вып.1, стр.139-140, 1969.
11. Круширенко С.В., Мрозова Р.С. Ботанический журнал АН СССР т. XLVIII, вып. 5, стр.720-724. 1963.
12. Незгезоров А.А. и. Физиология растений. т.3, вып.6. 1956.
13. Радченко С.И., Яковлева Н.Д. Ботанический журнал. т.46, №6, стр. 790-802, 1961.
14. Рокитский П.Ф. Биологическая статистика. Минск, 1967.
15. Смаков В.С., Коневалов И.И., Сондов А.С. Тр. Ботан. ин-та им. В.И.Комарова АН СССР. Экспериментальная ботаника. Серия IV, вып. 19, стр.81-93. 1970.
16. Соломеневский Л.Я. Сб. Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции. Новосибирск, 1969.
17. Елик А.А. и др. к. Физиология растений. т.16, вып.5, стр. 773-779, 1969.
18. Ewart A.J. Journ of the Linnean Soc. of London Botany, 31: 364, 1896.
19. Wettstein D. Exptl. Cell. Res., 12, 427, 1957.

РЕАКЦИЯ ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ РОДОДЕНДРОНОВ НА РЕЗКИЕ
ИЗМЕНЕНИЯ ТЕМПЕРАТУРЫ ЗИМОЙ

Одним из интереснейших объектов для изучения зимостойкости растений являются вечнозеленые рододендроны (зимуют с листьями). Во время зимовки на них оказывает воздействие целый комплекс внешних условий, поэтому ряд физиологических процессов идет иначе, чем у древесных и кустарников пород, сбрасывающих листья. Особенно интересным является водный режим вечнозеленых растений. Подготавливаясь к зиме, древесные растения более или менее обезвоживаются (Перк, 1961.), увеличивается проницаемость клеток. Особенно большие изменения происходят во время закаливания растений, когда значительно уменьшается содержание воды в протопласте и увеличивается количество связанной воды (Гирник, 1955). Кроме того к концу вегетационного периода меняется соотношение между свободной и связанной водой. При подготовке к зиме в растениях сильно уменьшается количество свободной и увеличивается содержание связанной воды (Проценко, 1958). Аналогичную картину мы наблюдали и во время зимовки вечнозеленых рододендронов (Кондратович, Якобссон 1965), изучая динамику связанной воды (по методике Маринчика А. Ф., 1957) у трех видов интродуцированных вечнозеленых рододендронов: *Rhododendron brachycarpum* D. Don, *Rh. catawbiense* Michx. и у *Rh. decorum* Franch. нами установлено, что в начале сентября количество связанной воды в листьях упомянутых рододендронов колеблется от 30,6 % до 37 % (I график). Особенно при понижении температуры содержание связанной воды постепенно возрастает до окончания вегетационного периода, затем примерно на таком уровне остается до весны следующего года. Однако в течение зимы мы наблюдали несколько максимумов и минимумов содержания связанной воды. При сопоставлении содержания связанной воды с температурой воздуха получился парадокс, в то время, как теоретически связанной воды должно быть больше, её оказалось меньше и наоборот.

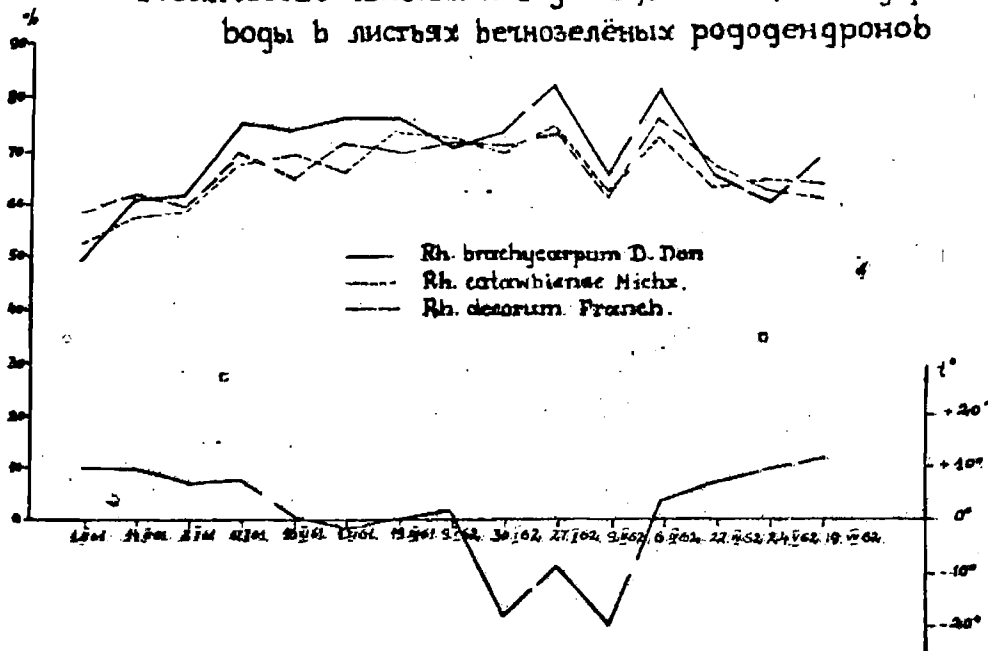
I график

Изменение содержания связанной воды в листьях ветнозеленых рододендронов зимой



2 график

Количество связанной воды в % от общего содержания воды в листьях вечнозелёных рододендронов



Так, 9 марта при температуре -20°C количество связанной воды было от 30,0 до 31,6 %, а 6 апреля при температуре $+4^{\circ}\text{C}$ от 41,1 % до 45,5 % т.е. на II, I-13,9 % больше. Как объяснить такое явление? По нашему мнению при резких температурных колебаниях вечнозеленые рододендроны не в состоянии мгновенно реагировать на такие изменения температуры. Здесь хорошо видно замедление растений с ответной реакцией на изменение условий внешней среды. Так, повышенное содержание связанной воды 6 апреля можно объяснить запоздавшей ответной реакцией на пониженные температуры в марте месяце. В конце апреля наблюдали, что с повышением температуры до $+8^{\circ}\text{C}$ снижилось содержание связанной воды до 37,7 - 40,3 %. Повышение содержания связанной воды при понижении температуры наблюдалось в начале зимы. Так, у *Rh. brachycarpum* D. Don 16 XI содержание связанной воды было 40,8 %, 1 XII - 42,5 % и 9 I - 39,0 %, а температура воздуха в это время соответственно: $+1^{\circ}\text{C}$, -1°C , 0°C , $+2^{\circ}\text{C}$. Это показывает, что при низких температурах превращение состояния воды может переориентироваться согласно изменениям температуры во внешней среде. При резких температурных колебаниях эта перестройка по нашим данным запаздывает примерно на две недели. Это хорошо видно по соотношению связанной воды к количеству общей воды (2. график).

Выводы

- 1) Вечнозеленые рододендроны во время зимовки находятся в активном физиологическом состоянии, поэтому в зависимости от температуры окружающей среды меняется состояние воды в листьях;
- 2) При постепенном снижении температуры перестройка форм воды происходит параллельно с изменением температуры, т.е. ответная реакция растений совпадает с постепенным изменением условий окружающей среды;

- 3) При резких температурных колебаниях перестройка физиологических процессов идет замедленно, ответная реакция наступает примерно через 2 недели;
- 4) Для окончательного выяснения скорости реакции зимующих вечнозеленых рододендронов на резкие колебания температуры, необходимы дальнейшие исследования и других физиологических процессов.

Литература

1. Гирник Д. В. Водный режим древесных пород зимой и зимняя засуха. Автореферат канд. диссертации, Москва, 1963 г.
2. Кондратович Р. Я., Якобсон Л. Я. Некоторые вопросы водного режима вечнозеленых рододендронов. Уч. зап. ЛГУ им. П. Стучки, т. 71, 1965. Биол. науки, Физиология растений I.
3. Маринчик А. Ф. Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивности сортов сахарной свеклы. Сб. Биол. основы орошаемого земледелия, М., 1957.
4. Перк А. Особенности водного режима древесных пород в связи с их морозостойкостью. Уч. зап. Тартуского Госуниверситета, вып. 101, 1961.
5. Проценко Д. Ф. Морозостойкость плодовых культур СССР. Киев, 1958.

ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ АСКОРБИНОВОЙ КИСЛОТЫ У ОБЛУЧЕННОЙ ГРЕЧИХИ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ РАЗНОЙ ОБЕСПЕЧЕННОСТИ ЕЕ МАГНИЕМ

Аскорбиновая кислота или витамин С в растительном мире широко распространена. Практически она находится почти во всех тканях. Аскорбиновая кислота по своей химической структуре представляет собой лактон 2,3-диенол-Г-гулоновой кислоты. Подобно другим диенолам она легко окисляется. Благодаря этому аскорбиновая кислота имеет большое значение в окислительно-восстановительных процессах в клетке. Отдавая 2 атома водорода, ϵ -аскорбиновая кислота переходит в дегидроформу. Окисление аскорбиновой кислоты проходит или прямо через аскорбинатоксидазу, или косвенным путем через хиноны и другие окисленные продукты, которые появляются в клетке в результате действия разных оксидаз /30/. Хиноны в таком случае восстанавливаются, а аскорбиновая кислота - окисляется, переходя в дегидроформу, которая снова может служить акцептором водорода от дегидрогеназ /22/.

В природе можно встретить две формы аскорбиновой кислоты: свободную и связанную /18, 24/. К свободной принадлежит две формы - восстановленная и окисленная. Восстановленная форма аскорбиновой кислоты легко окисляется и переходит в дегидроаскорбиновую кислоту - окисленную форму. В нормальных условиях в растениях имеется больше восстановленной формы, чем окисленной.

Аскорбиновая кислота - важное соединение, которое имеет большое значение в обмене веществ у растений. Многие авторы указывают на участие аскорбиновой кислоты в дыхании и на связь между её количеством в растениях и интенсивностью дыхания (21, 15). С помощью окисленного и восстановленного глутатиона и соответствующих ферментов аскорбиновая кислота в дыхательном процессе переносит водород /13, 32/. Присутствие аскорбиновой кислоты необходимо также в биосинтезе нуклеиновых кислот, для поддержания определённого окислительно-восстановительного уровня /4, 5/.

Многие исследователи связывают содержание витамина С

в растениях с их ростом /31, 3^а 23/, потому что аскорбиновая кислота стимулирует синтез веществ типа ауксинов /25/ и ускоряет восстановление хинонов в полифенолы /26/, а последние подавляют активность ауксиноксидазы /29/. Несмотря на это всё-таки между содержанием аскорбиновой кислоты и интенсивностью роста не всегда бывает прямая зависимость /27/. В течение всего вегетационного периода растение не содержит одинаковое количество аскорбиновой кислоты. В конце онтогенеза растений содержание аскорбиновой кислоты обычно снижается /12/. Листья верхнего яруса содержат больше аскорбиновой кислоты, чем нижние /9/.

Содержание аскорбиновой кислоты в растениях зависит также от воздействия внешних факторов среды. При низкой температуре растение содержит больше витамина С /8/. Радиация ультрафиолетовых лучей тоже усиливает синтез витамина С, поэтому в горных районах растения содержат его больше /2, 6/.

Увеличение дозы азотного питания тормозит синтез витамина С, но фосфор и увеличение влажности усиливает этот процесс /1/. Медленный синтез аскорбиновой кислоты в этих условиях объясняется малым содержанием сахаров в растениях, которые необходимы для ее синтеза. Присутствие магния в питательном растворе усиливает синтез аскорбиновой кислоты /3, 33, 20/. Другие исследователи имеют противоположные взгляды. Они утверждают, что недостаток магния усиливает синтез витамина С /35/.

Аскорбиновая кислота предохраняет сульфгидрильные группы ферментов, белковых веществ и хлорофилла от окисления /7, 10/. Установлено, что сульфгидрильные группы очень радиочувствительны к ионизирующему излучению /11/. В литературе также указывается, что аскорбиновая кислота имеет большое значение в облученных организмах. Липкан отмечает, что большое содержание аскорбиновой кислоты в зеленых растениях по-видимому обеспечивает их более высокую радиорезистентность по сравнению с организмами животных /14/. В экспериментах с хлопчатником также установлено, что хлопчатник с большим содержанием аскорбиновой кислоты в листьях имеет более высокую радиорезистентность /16, 17/.

Таким образом аскорбиновую кислоту можно считать защитным веществом, а различная обеспеченность растений магнием влечет за собой изменения в содержании ее в растениях. Учитывая это, мы в своей работе попытались выяснить, как изменения содержания аскорбиновой кислоты при разном уровне питания магнием влияют на радиочувствительность подопытных растений.

Работа проведена с облученной гречихой сорта Валик. Воздушносухие семена облучали гамма-лучами в дозе 25 Крад, мощностью 10 рад/сек. Растения выращивали в водных культурах в растворе Кнопа. Варианты следующие как у облученных, так и у необлученных растений.

- 1) такое содержание магния, какое имелось в водопроводной воде ($-Mg$),
- 2) полный раствор Кнопа ($+Mg$),
- 3) полторы дозы магния по Кнопу ($1,5Mg$).

Аскорбиновую кислоту определяли по методу Божика /28/. Вытяжку из листьев готовили в 1% соляной и 2% метафосфорной кислоте. Дегидроаскорбиновую кислоту восстанавливали в аскорбиновую при помощи Sn раствора H_2S в серной кислоте. От несвязанной H_2S освободились с помощью Hg . Содержание аскорбиновой кислоты определяли, титруя 2,6-дихлорфенолинолдофенолом.

Содержание магния определяли трилонометрическим методом /19/. О влиянии магния и радиации на растения судили по изменению ростовых показателей: длины и веса надземной части и урожая семян. Повторность опыта пятикратная. Из полученных результатов вычисляли среднее арифметическое и его ошибку.

Результаты опытов показали, что в вариантах с большим содержанием магния как облученные, так и необлученные растения росли лучше /табл. I/. В этих вариантах длина и вес надземных частей были больше. При лучшем обеспечении гречихи магнием урожай больше, чем при недостатке этого элемента. Присутствие магния в питательном растворе как будто уменьшало подавляющее действие гамма-лучей: в этих вариантах растения росли лучше, чем без магния.

Таблица I

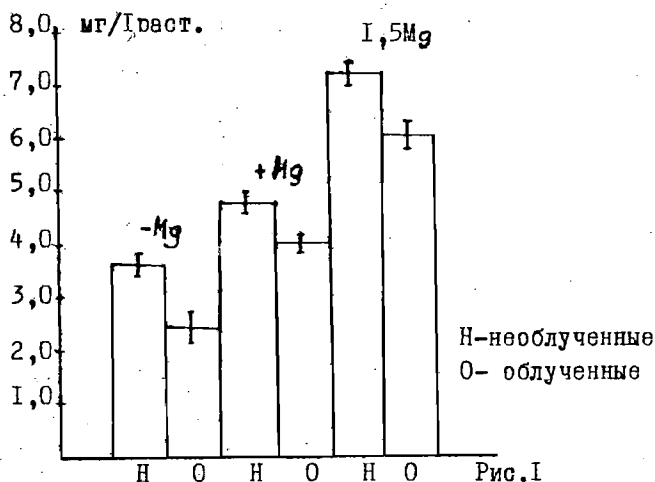
Изменение роста у гречихи под влиянием гамма-облучения и содержания магния в питательной среде

	Необлученные			Облученные		
	-Mg	+Mg	I,5Mg	-Mg	+Mg	I,5Mg
Длина надземных частей (см).	13,1±0,7	16,4±0,9	19,2±0,8	7,1±0,9	8,5±0,7	11,5±0,4
% от контроля	79,8	100	117,0	43,2	51,8	70,1
Вес надземных частей (г).	16,21±0,31	17,52±0,45	18,78±0,31	7,12±0,34	9,83±0,03	12,89±0,08
% от контроля	92,5	100	107,1	40,6	56,1	73,5
Вес семян (г).	4,15±0,17	5,21±0,11	8,67±0,33	1,69±0,09	2,54±0,12	4,12±0,25
% от контроля	79,6	100	166,4	32,4	48,7	79,0

Как видно из I рисунка при увеличенном содержании магния в растворе растение его связывало больше. Рост растений на семенах гелиа-лучами в дозе 25 Кр/г тормозился до сравнения этого элемента. Более богатое обеспечение

облученных растений магнием способствовало связыванию этого макроэлемента. Как упомянуто выше, в этих вариантах гречиха тоже росла лучше. Очевидно, присутствие магния в питательном растворе как-то действовало на биохимические процессы в растениях, которые важны для проявления эффекта облучения.

Влияние разных доз магния на его связывание в растениях.

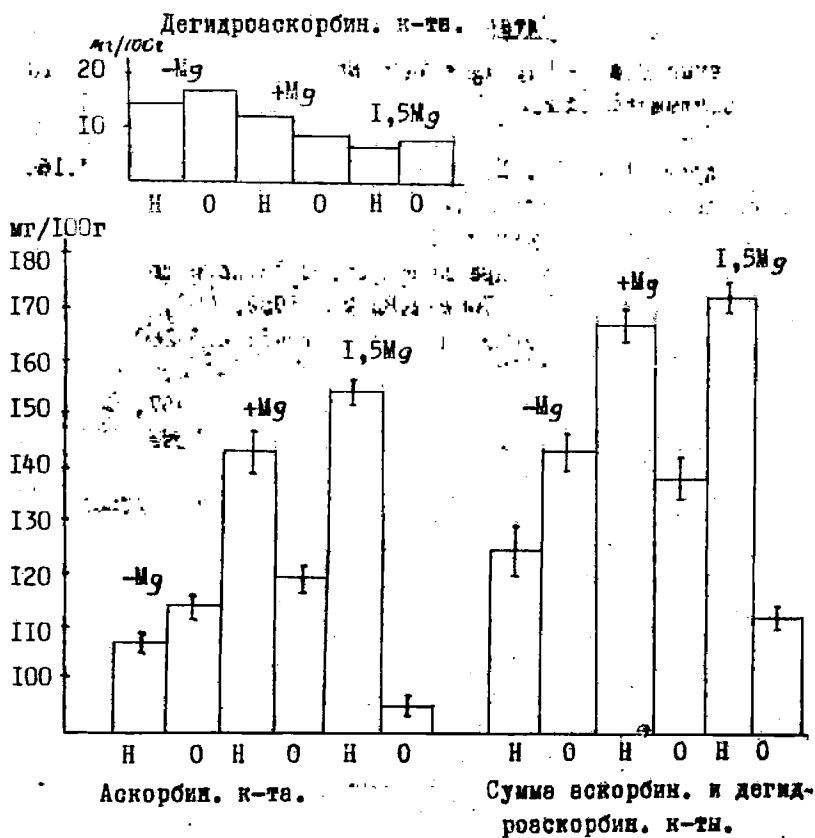


Под влиянием магния в облученных и необлученных растениях изменилось содержание такого важного для растений соединения как аскорбиновая кислота. При недостатке магния в облученной гречихе содержание аскорбиновой кислоты увеличивается, а при более лучшем обеспечении его этим элементом, содержание последней снижается (рис.2). Содержание дегидроаскорбиновой кислоты имеет подобную тенденцию. У облученных растений содержание аскорбиновой кислоты при нормальном и увеличенном питании магнием увеличивается, а содержание дегидроаскорбиновой - снижается.

Результаты показали, что облученная гречиха при увеличенной дозе магния росла лучше, но содержала меньше аскорбиновой кислоты. Наши данные показывают, что в растениях аскорбиновая кислота может уменьшать вредное действие гамма-лучей. Это легко окисляющееся соединение под дейст-

вием понижающей радиации окисляется быстрее и таким образом частично защищает другие более важные структуры и соединения от действия радиации. О более глубоких изменениях аскорбиновой кислоты под влиянием радиации говорит факт, что содержание также и окисленной формы аскорбиновой кислоты снижается под действием этого вида излучения. По-видимому, при использованной нами дозе радиации, у гречихи в наших условиях происходит дальнейшее необратимое окисление аскорбиновой кислоты.

Изменение разных форм аскорбиновой кислоты.



H-необлученные, O-облученные

Рис.2

Выводы

1. Уровень обеспечения растений магнием влияет на содержание разных форм аскорбиновой кислоты в листьях гречихи.
2. В листьях гречихи, облученной гамма-лучами, увеличенная доза магния снижает содержание аскорбиновой кислоты.
3. Пр-видимому, обеспечение растений магнием увеличивает общее содержание разных форм аскорбиновой кислоты в листьях гречихи, а это в свою очередь уменьшает вредное действие гамма-лучей на растения.

Литература

1. Аслаяни Г.Э. и Вартанян Т.Т. Биохимия №2 1952, 179-185.
2. Благоевещенский В.А. Бюлл. exper. биол. и мед. в3, №2, 1937, 207-208.
3. Вильдфлиш Р.Т. Тр. Белорусс. с-х. акад. в.19, 1953, 16.
4. Гольдштейн Б.И. Кондратьева Л.Г. и Герасимова В.В. Биохимия в.15 №2, 1950, 178.
5. Гольдштейн Б.И. Кондратьева Л.Г. и Герасимова В.В. ДАН СССР в.83 №3, 1952, 453.
6. Гребинский С.О. Биохимия в.6 №3, 1941, 253-260.
7. Лиганов В.П. ДАН СССР в.69 №3, 1949, 389-392.
8. Зауралов О.А. Физиология растений в.4 №6, 1957, 502-508.
9. Кезели Т. А. Чрелашвили М.Н. Сообщение АН Груз. ССР 8 №6, 1947, 413-418.
10. Красносельский А.А. ДАН СССР в.60 №3, 1948, 421-424.
11. Кузин А.М. Радиоакционная биохимия, М, 1962, 137.
12. Курц Ф.А. ДАН СССР в. 72 №1, 1950, 81-83.
13. Курц Ф.А. Биохимия в.18 №3, 1950 284-287.
14. Липная К.Ф. Основы радиационной биологии и биохимии, Киев, 1968, 68.
15. Львов С.Д. Гуцевич Г.К. Пантелеев. Уч. зап. Ленинградского гос. ун-та, сер. биол. 75 №15, 1945, 151-200.
16. Назиров Н.Н. Арсланова С. Доклады АН Узб. ССР №11, 1 1967.
17. Назиров Н.Н. Действие радиации на физико-биологические

процессы в хлопчатнике, 1968.

18. Овчаров К.Е. Роль витаминов в жизни растений, М, 1958.
19. Петербургский Н.В. Практикум по агрономической химии, 1968, 69.
20. Пипинис И.А. Смалюкас Д.Ю. Тр. АН Лит. ССР сер. Вт.2 1969, 67-69.
21. Рубин Б.А. сб. "Синтез органического вещества и роль витаминов в растениях", М-Л, 1940.
22. Рубин Б.А. Ладыгина М.Е. Эвзимология и биология дыхания растений, М, 1966.
23. Сытник К.М. Физиолого-биохимические основы роста растений, 1966.
24. Труфанов А.В. Биохимия и физиология витаминов и анти-витаминов, М, 1959, 452.
25. Цингер Н.В. Семя, его развитие и физиологические свойства, М, 1958, 210.
26. Шамрай Е.Ф. Химические взаимоотношение и биологическая связь аскорбиновой кислоты и некоторых полифенолов. Автореф. докт. дисс. 1952.
27. Шматок И.Д. Сезонная динамика аскорбиновой кислоты в листьях растений в полярных условиях, 1958.
28. Bozyk Z. Roczniks pantwowego zaktadu higieny t.14. №1. 1963.
29. Furuja M., Galston A., Stouwe B. Nature v.193., №4814., 1912. 371.
30. Cent-Guörgyi A. Biochem.J. №5. 1926., 1387-1392.
31. Mertz D. Physiologia Plantarum v.12 . F. 2. 1961. 234.
32. Nason A. Wosilait W. D. a. Terrell A. J. Arch. Biochem. a. Biophys. 48. № 1. 1954. 233.
33. Oland K. Opland B. Physiologia Plantarum v.2. 1956.
34. Vernon L. Acta chem. Scand. v. 15. № 8. 1961.
35. Watson S. a. Noggle Plant Physiology 22. № 3. 1947. 228-243.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ДИФФЕРЕНЦИАЦИЮ ПОЛА У ОГУРЦОВ

В разных условиях на протяжении всей жизни растение подвергается влиянию температуры. Температура является одним из мощных факторов, оказывающих воздействие на все стороны метаболизма растительного организма. Благодаря многообразию и, в то же время, специфичности действия этого фактора на различные растения в разные периоды онтогенеза, изучение влияния температуры на отдельные стороны физиологических процессов является сложной и, несмотря на многочисленные исследования, все еще далекой от изведанной области физиологии растений. Важность теоретических исследований в этом направлении усугубляется еще и тем, что температура является относительно недорогим, регулируемым (в тепличных хозяйствах, при хранении плодов и т. п.) фактором воздействия на растения с целью повышения их продуктивности.

При экспериментальном изучении изменения характера сексуализации в онтогенезе огурцов на протяжении ряда лет нами был получен материал, анализ которого позволяет, по нашему мнению, судить о влиянии температуры на дифференциацию пола у растений огурца. Причины и условия образования женского или мужского пола у растений теоретически изучены мало, хотя этот вопрос чрезвычайно интересен и практически важен, т. к. изменение сексуализации у многих растений связано с изменением урожая.

В работе использовались растения огурца (*Cucumis sativus* L.) — практически значимая и удобная в подобного рода исследованиях культура. Огурцы — как правило, однодомные раздельнополые растения с большим или меньшим преобладанием мужских цветков над женскими. У большинства сортов так называемой женской расы огурцов на I пестичный цветок приходится в среднем 1,8 тычиночных цветка, а у

мужской рассы соотношение между пестичными и тычиночными цветками составляет 1:25 /1/. Исследования И.Н. Львовой и И.С. Сакович /2/ показали, что формирование вегетативных органов и цветков у растений огурца проходит в основном те же этапы развития, схему которых предложила Ф.М. Куперман с сотрудниками /3/ для злаковых растений, но вместе с тем, у огурцов имеется ряд особенностей. В начале У этапа органогенеза каждый цветок несет черты гермафродизма. От дальнейшего развития, а главным образом, от соотношения скорости развития мужского или женского начала зависит формирование мужского или женского пола каждого цветка. Обычно скорость развития андроеца превышает скорость развития гинецея, что ведет к дальнейшему редуцированию гинецея и образованию мужского цветка. Если же в силу тех или иных причин развитие зачаточных тычинок замедляется и даже приостанавливается, а в то же время развитие гинецея продолжается (часто с нарастающей интенсивностью), то возникает пестичный цветок. Этой особенностью в формировании пола цветков огурца, вероятно, и объясняется общеизвестный в практике и подтверждаемый многими исследованиями факт зацветания сначала мужских, а затем женских цветков при нормальном развитии растений в средней полосе СССР. Таким образом, У этап органогенеза, во время которого происходит окончательная дифференциация пола, является последним периодом, когда еще можно оказать влияние на формирование пола цветка.

Немаловажная особенность органогенеза огурцов состоит и в непрерывном росте, а также непрерывном образовании новых цветков и соответственно плодов, что, в свою очередь, требует периодических сборов урожая. Это приводит к тому, что на растении одновременно находятся цветки на самых различных этапах развития (в том числе и с различным уровнем дифференциации пола) и плоды на разной стадии созревания. Эта периодичность органобразования чрезвычайно усложняет взаимное влияние интенсивности роста, интенсивности цветения и уровня сексуализации, степени зрелости плодов и, наконец, влияние факторов внешней среды в ходе вегетационного периода огурцов.

Длительность, а также и другие особенности прохождения этапов органогенеза огурцов (в том числе и формирование цветков различного пола на IV-Уэтапах), зависят не только от сортовых особенностей, но и в сильной степени от факторов внешней среды, особенно от температур /4, 5, 6/.

В данной работе представлены на обсуждение результаты той части наших исследований, в которой растения не подвергаясь никакому дополнительному воздействию, развивались в естественных климатических условиях, характерных для Латвийской ССР.

Материал и методика

С 1965 по 1969 г. опыты проводились на базе Ботанического сада ЛГУ в г. Риге.

В 1965 г. использовались 7 районированных в Латвийской ССР сортов огурцов: Алтайский ранний 166, Муромский 36, Гривас, Вязниковский 37, Монастырский, Неросимый 40, Нежинский местный. В последующие годы для работы были выораны 2 экологически различающиеся сорта: Алтайский ранний 166 - скороспелый сорт северного происхождения и Нежинский местный - позднеспелый сорт южного происхождения.

Постановка опытов все годы была одинаковой. Растения выращивались на открытом воздухе в вегетационных сосудах, в почвенных культурах (листовой компост), при равномерном поливе. Подкормка удобрениями производилась согласно рекомендациям В.И. Вдельштейна /7/. Количество повторностей колебалось по годам от 6, 10, 15, 20 до 30 сосудов в каждом варианте.

Параллельно вегетационному опыту в 1965 г. там же в Ботаническом саду был заложен полевой опыт с тем же сортами огурцов. Сроки посева, уход за растениями, полив, удобрение в полевом и вегетационном опытах были одинаковы. Повторность - четырехкратная.

Кроме того, в 1968 и 1969 гг. одновременно бы-

ли всеяны семена одного и того же сорта, но из разных партий, несколько различавшихся по качеству.

При наблюдении за развитием растений применялся морфологический метод /2/. В среднем у 5 растений каждого варианта препарировался конус нарастания, позже - наиболее развитый цветок на растении. Проводились также и фенологические наблюдения. Периодически определялась интенсивность цветения, учитывалось количество женских и мужских цветков на каждом растении. Сексуализация характеризовалась соотношением количества женских и мужских цветков на растении. Это соотношение в нашей работе выражено количеством женских цветков в % к общему количеству цветков, принимаемому за 100 %.

Результаты и их обсуждение

Обобщая данные фенологических наблюдений и органогенеза огурцов, можно сказать, что ход развития растений у всех исследуемых сортов в основных чертах соответствовал схеме органогенеза огурцов (сорта Вязниковский 37), предложенной И.Н. Львовой и И.С. Сакович /2/. Наблюдаемые нами в некоторых случаях незначительные отклонения для выявления их закономерности требуют специальных исследований, не входящих в задачи наших опытов. Длительность начальных периодов развития намного не отклонялась от средних норм для каждого периода. В общем, несколько более длительные по сравнению с 1966-1969 гг. начальные периоды развития растений всех сортов наблюдались в 1965 г., что, возможно, объясняется более ранним (на 2 недели) сроком посева и, соответственно, более низкими температурами во время первых этапов развития /5/. Колебания в сроках наступления и продолжительности наиболее интересующих нас IV и V этапов развития (образование генеративных органов и дифференциация пола цветков) по сортам были незначительны и составляли от 1 до 4 дней. Сортные различия проявлялись в большей степени в сроках наступления и продолжительности периода цветения. При этом

разница в сроках зацветания скороспелых и позднеспелых сортов значительно колебалась по годам (рис. I-6) - от 4^х дней в 1969 г. до 17 дней в 1965 г. Это значит, что сроки начала цветения в меньшей степени зависят от сортовых признаков и в большей степени - от различных условий развития растений.

Результаты периодического определения уровня сексуализации (по соотношению количества женских и мужских цветков) представлены графически (рис. I-6).

На протяжении всего периода цветения уровень сексуализации изменялся очень существенно. Особенно значительна разница между начальным периодом, периодом полного цветения и во многих случаях конечным периодом цветения. Причины изменения пола растений в естественных условиях, как известно, могут быть очень различными: температура, влажность, условия освещения (длина дня), минерального питания, интенсивность ростовых процессов и т. д. /5, 8 и др./ . Начиная с периода образования первых плодов у огурцов, благодаря специфике развития, о чем сообщалось выше (непрерывность и периодичность органообразования, роста и т. д.), комплекс взаимодействующих факторов настолько усложняется, что анализ причин, влияющих на изменение сексуализации очень затруднен, а зачастую невозможен. В то же время в характере сексуализации начального периода цветения в наиболее чистом виде проявляется результат условий формирования и дифференциации пола первых цветков.

В наших экспериментах выявилось, что вопреки общепризнанному нормальному ходу дифференциации мужского пола у первых цветков огурца все пять лет (рис. I-6) начало цветения характеризовалось абсолютным или преимущественным цветением женских цветков. Чем же можно объяснить такой явный, закономерный в условиях нашего опыта сдвиг сексуализации в женскую сторону? Этот сдвиг наблюдался независимо ни от сорта огурцов (рис. I-6), ни от разницы между условиями вегетативного и полевого опытов (1965 г.),

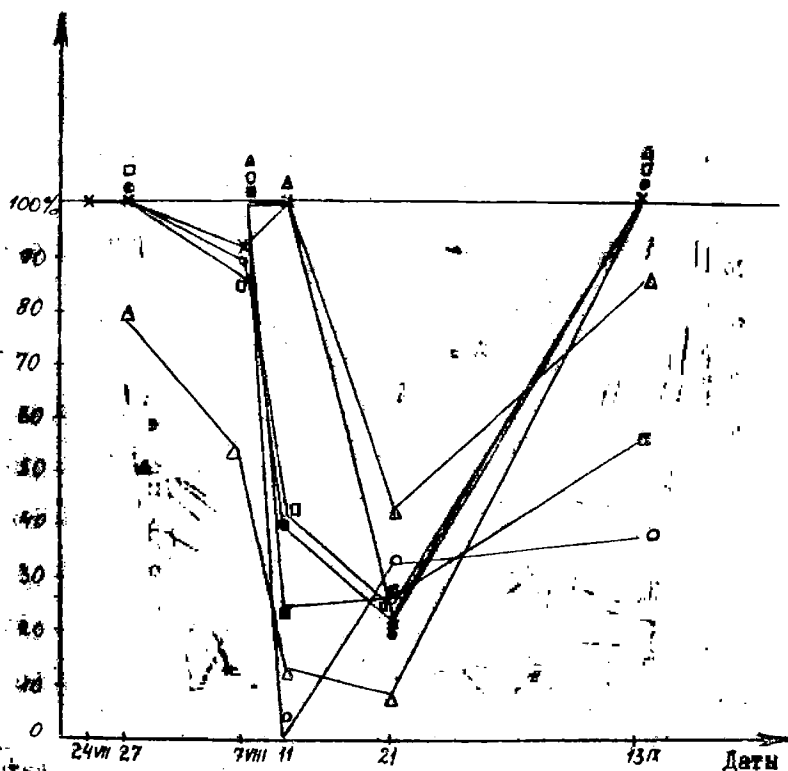


Рис. I. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Вегетационный опыт 1965 г.

- | | |
|--------------------------|---------------------|
| ● — Алтайский ранний 166 | △ — Муромский 36 |
| ○ — Нежинский местный | ▲ — Монастырский |
| × — Гривас | □ — Вязниковский 37 |
| | ■ — Неросимый 40 |

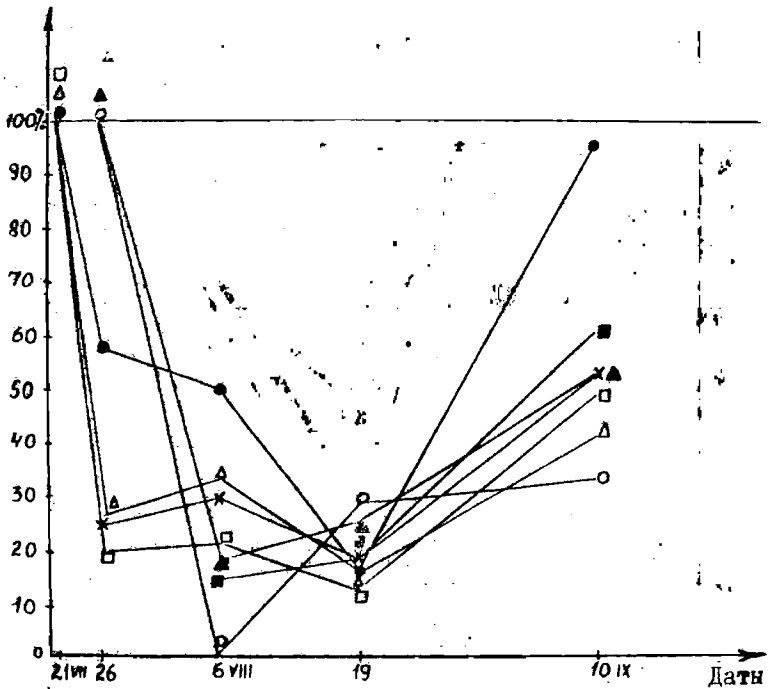


Рис. 2. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Полевой опыт 1965 г.

- | | |
|--------------------------|---------------------|
| —●— Алтайский ранний 166 | —△— Муромский 36 |
| —○— Нежинский местный | —▲— Монастырский |
| —×— Гривао | —□— Вязниковский 37 |
| | —■— Неросимный 40 |

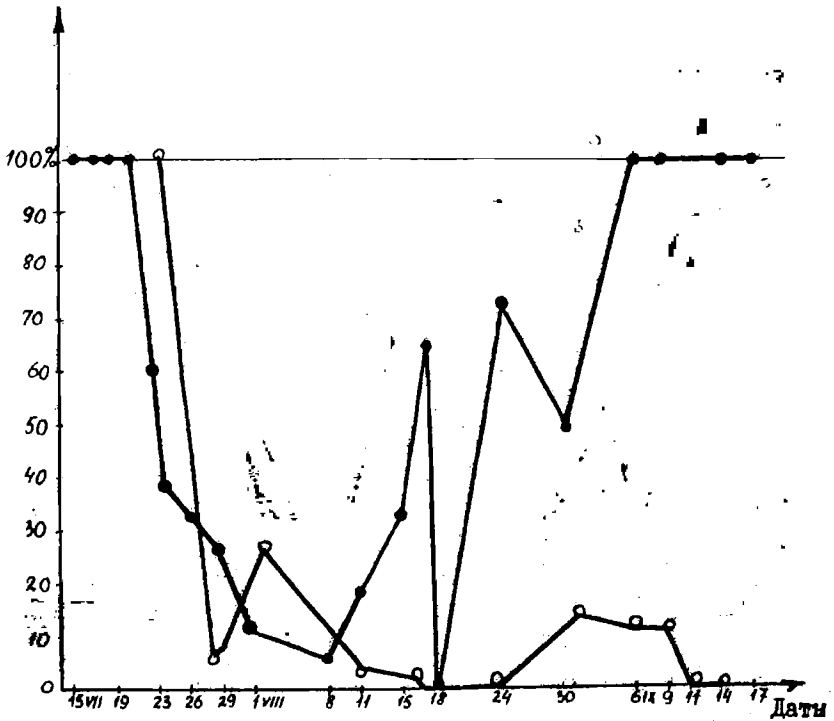


Рис. 3. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Вегетационный опыт 1966 г.

- Алтайский ранний I66
- Нежинский местный

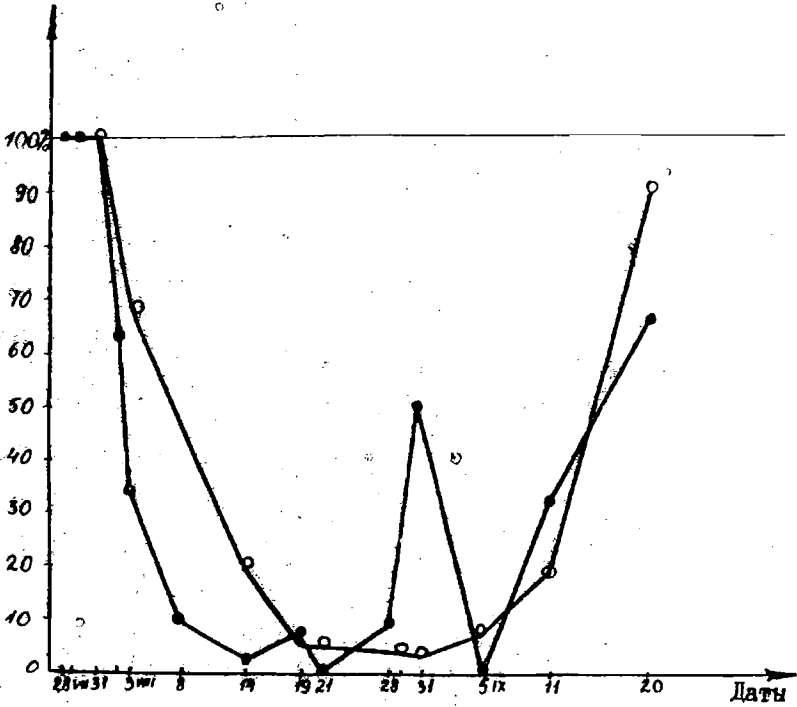


Рис. 4. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Вегетационный опыт 1967 г.

- Алтайский ранний 166
- Нежинский местный

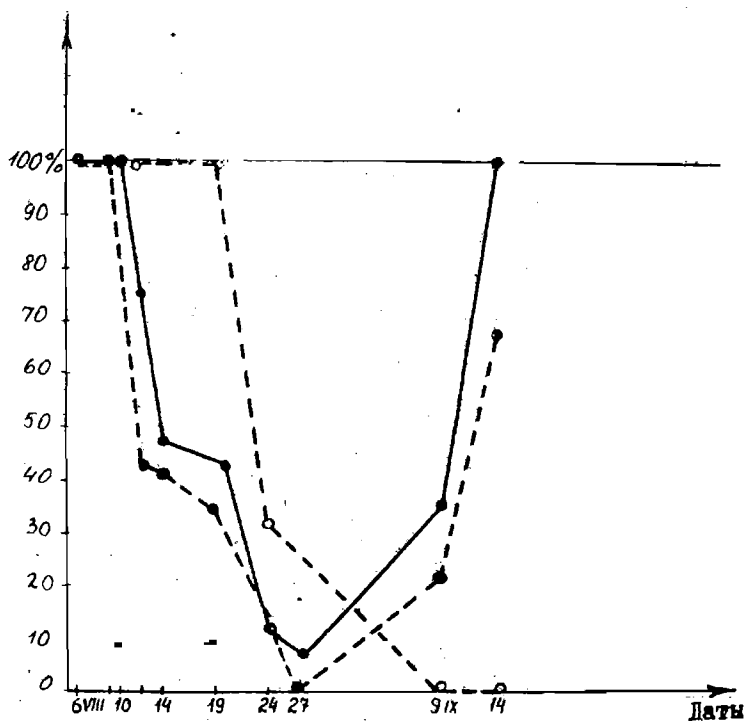


Рис. 5. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Вегетационный опыт 1968 г.

- Алтайский ранний I66 I партия семян
- Алтайский ранний I66 II партия семян
- Нежинский местный I партия семян

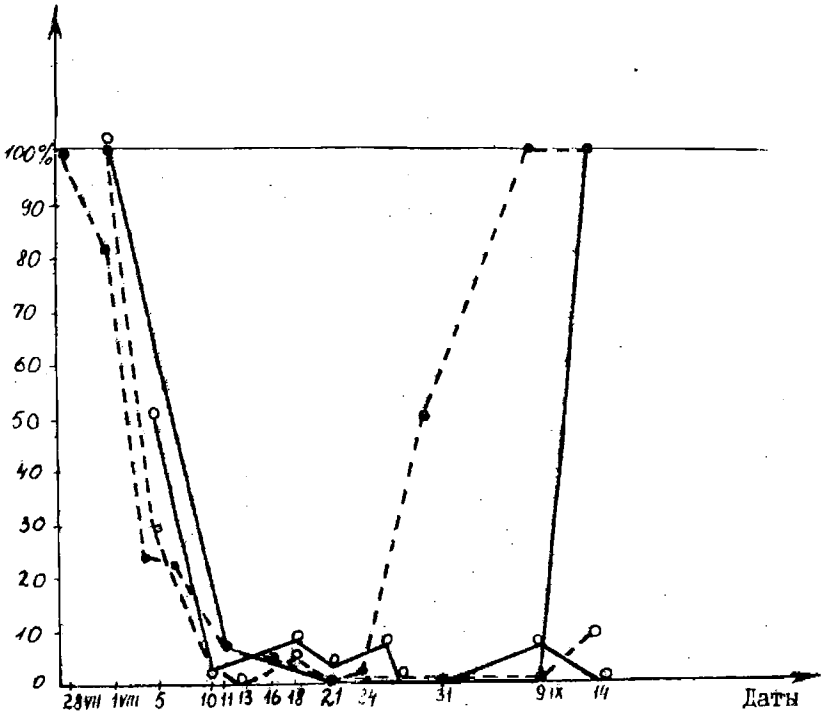


Рис. 6. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Вегетационный опыт 1969 г.

- Алтайский ранний I66 I партия семян
- Алтайский ранний I66 II партия семян
- Нежинский местный I партия семян
- Нежинский местный II партия семян

главным образом, в почве и водоснабжении (рис. I и 2). Разнокачественность семян одного и того же сорта, которая, по мнению ряда авторов /9, 10, 11/, может служить причиной неоднородности реакции на воздействие какого-либо фактора, судя по нашим данным 1968 и 1969 гг. (рис. 5, 6), тоже не играла роли. Длина дня в исследуемый период развития огурцов достаточно велика и не лимитирует развитие растений (5). Кроме того, длина дня, как величина постоянная в определенный календарный период и для одного географического района, не могла быть причиной изменения сексуализации в разные годы.

Измененный характер сексуализации в наших экспериментах 1965-1969 гг. мы объясняем одинаково неблагоприятным для нормального развития температурным режимом во время дифференциации пола (табл. I). Огурцы, как теплолюбивая культура, требуют довольно высокой температуры для нормального развития. Оптимальная температура находится в пределах от 25°C, 30°C до 37°C /11, 12, 13 и др./. Многие указывают на необходимость суточных колебаний температуры для нормального развития огурцов /7, 11, 14, 15/ и на различия оптимального режима в разные периоды развития растений /7, 12, 15/. Биологический минимум температуры (физиологический нуль), необходимый для прохождения растениями огурцов фаз вегетации, экспериментально еще не установлен /16, 17/. Однако в работах многих авторов указывается, что при температуре ниже 12°C-15°C /5, 7 и др./ и даже 18,5°C /13/ растения не развиваются. Эти температуры для огурцов и являются близкими по значению к физиологическому нулю. Темпы роста и прохождения ранних этапов развития определяются не только минимальными температурами, но и величиной суточных колебаний температуры в этот период /14, 17/.

Исходя из этого, можно оценить температурные условия в период образования пола у первых цветков как неблагоприятные для нормального хода развития огурцов (табл. I). Для всех лет характерны низкие для огурцов

Таблица I

Температурные условия в период дифференциации пола у первых цветков
огурца

Год Т° С	1965 г.		1966 г.		1967 г.		1968 г.		1969 г.	
	Июнь	Июль	Июнь	Июль	Июль		Июль		Июль	
	III	I	III	I	I	II	I	II	I	II
Средняя	17,28	13,58	20,70	18,81	18,90	19,84	20,08	16,22	19,04	18,65
Максимальная	24,40	19,20	27,20	23,80	26,00	27,30	30,00	19,60	29,40	25,50
Минимальная	9,30	7,70	12,40	11,30	8,60	10,10	10,70	9,50	10,30	12,00
Колебания	15,10	11,50	14,80	12,50	17,40	17,20	19,30	10,10	19,10	13,50

минимальные температуры, усугубляющиеся резкими перепадами температур, достигающими в некоторые годы до 17-19⁰С. Этим, главным образом, мы объясняем феминизацию начального периода цветения огурцов в экспериментах 1965-1969 гг. Наше объяснение подтверждается совершенно иным характером сексуализации у растений, развивавшихся в условиях постоянного оптимального температурного режима в теплице (рис. 7 - по результатам нашего опыта 1967 г. в оранжерее "Рига" /18/).

В опытах Г.Страумите, проведенных в 1968 и 1969 годах в ЛССР /19/, также наблюдалось появление женских цветков в начале цветения у растений различных сортов огурцов. Это отклонение от нормального характера цветения автор объясняет холодными ночными температурами во время образования зачатков цветков. Одинаковое изменение сексуализации в обоих экспериментах (нашем - 1968 и 1969 гг. и Г.Страумите), проведенных в одинаковых климатических условиях ЛССР, но отличавшихся между собой сортами огурцов, различными условиями питания и водоснабжения растений, указывает на воздействие общего для обоих опытов фактора и подтверждает достоверность выводов о зависимости сдвига сексуализации в женском направлении от пониженной температуры в период образования пола. Факты такой зависимости и пути влияния температуры на органогенез обнаружены и в исследованиях других авторов. В литературе имеются данные /5, 14/, указывающие на связь между пониженной температурой или резкой сменой температур и изменением количества женских цветков. И.Н.Львова с сотрудниками /5/ отмечает, что в зависимости от режима, последствие температуры на сдвиг пола может выражаться или в общем ускорении развития на первых 3^х этапах, более раннем образовании цветочных бугорков и пестичных цветков, или в задержке прохождения У этапа органогенеза (передомный момент от гермафродизма к половой дифференциации), что способствует формированию пестичных цветков.

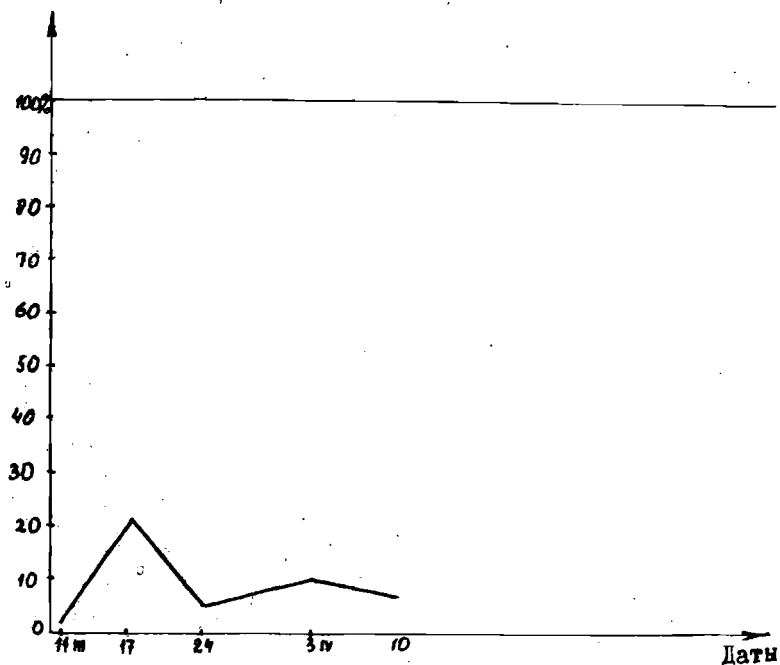


Рис. 7. Характер сексуализации в онтогенезе огурцов (количество женских цветков в % к общему количеству цветков). Производственный опыт в теплице 1967 г., сорт Куленкам

Таким образом, выявленная в наших экспериментах зависимость между температурой и изменением сексуализации представляет, по нашему мнению, известный теоретический интерес, способствует выяснению условий образования пола и возможных путей изменения сексуализации растений. У многих растений, в том числе у огурцов, усиление феминизации растений ведет, как правило, к увеличению урожая.

Воздействие температурой на сдвиг сексуализации может найти практическое применение в регулируемых условиях закрытого грунта. Особенно экономически ценно увеличение ранних урожаев огурцов. Несмотря на то, что в литературе имеются сведения о получении лучших результатов при применении различных температурных режимов в разные периоды выращивания огурцов /7, 12, 15 и др./, нередко встречаются такие практические рекомендации, в которых оптимальной температурой для закрытого грунта считается постоянная температура в пределах 24-30°C и, таким образом, не учитывается возможность повышения урожая путем применения режимов с пониженной температурой на ранних этапах развития /20, 21 и др./.

Полученные в нашей работе данные о сдвиге сексуализации под влиянием пониженных температур в период дифференциации пола, могут служить, по нашему мнению, исходным пунктом для дальнейших исследований оптимального температурного режима в начальном периоде развития огурцов в условиях закрытого грунта.

Выводы

1. Температурный режим в начале лета в Латвийской ССР характеризуется низкими минимальными температурами и резкими колебаниями температур, вследствие чего нарушается нормальное развитие растений огурцов.
2. Разница в темпах развития растений в различные годы указывает на значительную зависимость хода развития от метеорологических условий.

3. Характер сексуализации на протяжении всего периода цветения существенно изменяется, что необходимо иметь ввиду во всех исследованиях, связанных с определением уровня сексуализации.

4. Вопреки общепризнанному мнению о появлении в начале цветения огурцов мужских, а затем женских цветков, в условиях наших пятилетних экспериментов начало цветения характеризовалось абсолютным или преимущественным цветением женских цветков. Возможно, эта закономерность вообще более характерна для развития огурцов в условиях Латвийской ССР.

5. На сдвиг сексуализации в сторону феминизации в наших экспериментах не оказали явного влияния такие факторы, как сорт огурцов, различия в качестве семянодного и того сорта, различия в условиях питания и водоснабжения.

6. Выявлена закономерная зависимость между температурой в период дифференциации пола и направлением сексуализации в начале цветения растений огурцов. Пониженная температура, а также резкие колебания температуры в период дифференциации пола, вызывают значительный сдвиг соотношения женских и мужских цветков в сторону феминизации, что может явиться предпосылкой для увеличения ранних урожаев огурцов.

7. Полученные в работе данные могут быть использованы для проверки и разработки оптимального температурного режима (с учетом изменений сексуализации) в условиях закрытого грунта.

Литература

1. ЛЬВОВА И.Н. Пол у растений. МГУ, 1963.
2. ЛЬВОВА И.Н., САКОВИЧ И.С. Биологический контроль за развитием и ростом огурца. В сб. Биологический контроль в сельском хозяйстве. МГУ, 1962.
3. КУПЕРМАН Ф.М., ДВОРЯНКИН, Ф.А., РОСТОВЦЕВА З.И., РЕАНОВА И. Этапы формирования органов плодоношения злаков. т. I, МГУ, 1955.

4. ВАЩЕНКО С.Ф. Особенности роста, развития и органогенеза огурцов Неросимых в зависимости от условий внешней среды. Тр. н.-и. ин-та овощного хозяйства. Т. 2, вып. I, М., 1959.
5. ЛЬВОВА И.Н., ПЫХТИНА Т.К., ГЛАЗЫЧЕВА И.В. Влияние на органогенез огурца термических способов предпосевной обработки семян. Сб. Экспериментальный морфогенез, I, МГУ, 1963.
6. БЕЛИК В.Ф. Биологические основы культуры тыквенных. Автореф. докт. дисс. Л., 1967.
7. ЭДЕЛЬШТЕЙН В.И. Овощеводство. М., 1962.
8. МИНИНА Е.Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М., 1952.
9. АЛЕКСАНДРОВ С.В. Новое в семеноводстве закрытого грунта. "Сад и огород" № 12, 1954.
10. БЕЛИК В.Ф., СОЛОМИНА И.П., ПЛАХОВА С.М., КОЗИНЕР Э.П. Некоторые физиологические особенности прорастания семян огурцов и бахчевых культур при различном температурном режиме. Сб. Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. Наука, М., 1964.
11. НАЦЕНТОВ Д.И. Овощеводство защищенного грунта. М., 1961.
12. ТКАЧЕНКО Н.Н., ЧИЖОВ С.Т., МЕЩЕРОВ Э.Т., ТКАЧЕВ Р.Я., ДАНИЛОВ В.П. Огурцы. М., 1963.
13. ГРОДЗИНСКИЙ А.М., ГРОДЗИНСКИЙ Д.М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, 1954.
14. ГЕНКЕЛЬ П.А., КУШНИРЕНКО С.В. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М., 1966.
15. ЧЕНЬКАЕВА Е.А., СПИРИДОНОВА А.И. Советы огородникам. М., 1968.
16. Физиология сельскохозяйственных растений. Т. 8, МГУ, 1970.
17. РАДЧЕНКО С.И. Температурные градиенты среды и растения. М.-Л., 1966.

18. Millers A., Eglite V. Siltumnicas gurķu ražība ganma staru ietekmē. Tautsaimniecībā derīgie augi. V, Rīga, 1970.
19. Straumite G. Heteroze gurķu kultūrā. "Dārzs un dārva", novembris 1970.
20. КУРЮКОВ А. И., КОМИСАРОВА А. Н. Ранние овощи. М., 1966.
21. ВЕСЬЛОВСКИЙ И. А. Селекция и семеноводство овощных и плодовых культур. Л., 1965.

О Г Л А В Л Е Н И Е

ПРЕДИСЛОВИЕ	3
1. МАУРИНЯ Х. А., ЛИЕПА И. Я., ПОСПЕЛОВА Г. Е. Математическая модель для определения влияния температуры на продолжительность разных стадий развития кукурузы	5
2. МАУРИНЯ Х. А. Влияние температуры на развитие кукурузы	19
3. МАУРИНЯ Х. А., ЭЗЕРНИЦЕ Л. А. Предпосевная обработка семян переменной температурой - стимулирующий агент физиологических процессов растений	32
4. ЛАПА И. К. Влияние температуры на развитие генеративных органов особей разного пола осины и ясеня пенсильванского в весенний период	42
5. ЛАПА И. К. Влияние погодных условий на содержание антоцианов в генеративных органах мужских и женских особей осины в период спорогенеза	56
6. ЭГЛЕ В. Я., ЕКОВИЧ В. Я. Влияние метеорологических условий на содержание Р-витаминных веществ в яблоках	63
7. МИЛЛЕР А., ФИШЕРЕ Дж., ЛАПА И., БРЕМГЕ С. Изменение радиационного эффекта у салата (<i>Lactuca sativa</i>) под действием температуры....	75

8. МИЛЛЕР А.Т., КЛИНТЕ Б.А. Фотоактивация семян салата под воздействием температуры и гамма лучей	83
9. МИЛЛЕР А.Т., СИНЮХИН А.М. Влияние термического раздражения и нейтронного облучения на генерацию и распространение потенциала действия в горохе	89
10. КАЛЫНЬ Дз.О., КАЛЫНЬ Э., МИЛЛЕР А.Т. Новый метод оценки радиационного поражения в облученных семенах растений	96
11. ВИКМАНЕ М.Я., КРИКМАНЕ М.А., КИВИТЕ С.Э. Влияние низких положительных температур на содержание пигментов в листьях родительских растений томатов и их реципрокных гибридов	109
12. КОНДРАТОВИЧ Р.Я. Реакция вечнозеленых рододендронов на резкие изменения температуры зимой	119
13. СПЕКА Р.Н. Изменение содержания аскорбиновой кислоты у облученной гречихи в зависимости от разной обеспеченности ее магнием	124
14. ЭГЛИТ В.Р. Влияние температуры на дифференциацию пола у огурцов	132
ОГЛАВЛЕНИЕ	151

32652

44 / 1075

Handwritten signature and 'X m. 50'

Цена 73 коп.

Учен. зап. (ЛГУ им. П.Стучки), 1972, т. 161, 1-152

LATVIJAS UNIVERSITĀTES BIBLIOTĒKA



0508043478