

ПОЛ
У РАСТЕНИЙ
И ГЕТЕРОЗИС

Министерство высшего и среднего специального образования
Латвийской ССР

Латвийский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет имени Петра Стучки

Проблемная лаборатория физиологии развития растений

ПОЛУРАСТЕНИЯ И ГЕТЕРОЗИС

Сборник научных трудов

Латвийский государственный университет им. П. Стучки
Рига 1982

Пол у растений и гетерозис: Сборник научных трудов. - Рига, Изд. ЛГУ им. П.Стучки, 1982. - 92 с.

В сборнике обобщены результаты научно-исследовательской работы по изучению физиолого-биохимических особенностей у растений со сдвигами сексуализации при обработке растений химическими и термическим факторами, по использованию изменения сексуализации растений для получения гетерозисных гибридов и повышения урожайности растений. Экспериментальные данные получены в проблемной лаборатории растений и микробиологии ЛГУ им. П.Стучки.

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

Ил. 15, табл. 18, список лит. - 106 назв.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

канд.биол.наук Р.Я.Кондратович (отв.ред.),
докт.биол.наук Х.А.Мауриня,
канд.биол.наук Э.В.Думпе

Печатается по решению редакционно-издательского совета ЛГУ им. П.Стучки

П 21058-074у 34.82.2005000000
М 812(II)-82

© Латвийский
государственный
университет
им.П.Стучки, 1982

V
LVU ZINĀTNISKA
BIBLIOTĒKA
1124.12.82

9680 04 208

ВЛИЯНИЕ ХЛОРХОЛИНХЛОРИДА НА СЕКСУАЛИЗАЦИЮ МЕРИСТЕМНЫХ РАСТЕНИЙ ОГУРЦА В ЗАВИСИМОСТИ ОТ КОНЦЕНТРАЦИИ, СПОСОБА ОБРАБОТКИ И ФОТОПЕРИОДА

Ретардант хлорхолинхлорид (ССС) влияет не только на ростовые, но и на полообразовательные процессы растений (3, 12, 15, 17). В качестве регулятора роста и развития это соединение нашло широкое применение, однако для химической регуляции пола в практике растениеводства оно почти не используется. Это связано с противоречивостью сведений о действии ССС на сексуализацию различных культур, с недостатком данных об оптимальных концентрациях и методах обработки растений.

Удобным объектом для экспериментального изменения пола под влиянием химических соединений являются растения огурца, как типичный представитель однодомных раздельнополых растений.

По наблюдениям разных авторов, на растения огурца и другие тыквенные ССС может действовать феминизирующе (12, 15, 17), маскулинизирующе (3, 9, 10) или не оказывать влияния (14).

Направленность и степень воздействия ССС на пол растений зависят, по-видимому, от различных факторов, в том числе от концентрации препарата и способа обработки объекта исследования. Так, имеются сведения, что в небольших дозах (50 мг/л) ССС увеличивает число пестичных цветков у тыквенных; а в больших концентрациях (1-2 г/л) может уменьшать их количество или увеличивать число тычиночных цветков (3, 9, 10, 17). Смещение половой выраженности у растений огурца происходит при их опрыскивании ССС (12, 15, 17), а при поливе почвы этим раствором изменение сексуализации не отмечается (14).

Эффективность действия ряда физиологически активных веществ зависит и от фотопериода, на котором произрастают растения (8). В доступной нам литературе в отношении ССС таких сведений мы не обнаружили.

Задачей наших исследований являлось изучение действия ССС на сексуализацию растений огурца в зависимости от концентрации препарата, метода обработки растительного объекта и фотопериода. С целью исключения влияния на растения неконтролируемых факторов внешней среды в работе использовали стерильные регенеранты огурца, полученные из изолированных апикальных меристем.

Методика

Верхушечные меристемы изолировали вместе с примордиями с 7-дневных стерильных проростков огурца женской линии Т-1. Получение проростков и культивирование вычлененных из них апексов проводили по отработанной нами ранее методике (6).

Растения-регенеранты выращивали в пробирках с питательной средой Мурасиге и Скуга (по I стр.96) без физиологически активных добавок на мостиках их фильтровальной бумаги при 26°C, относительной влажности воздуха около 70 %, освещении люминисцентными лампами около 7 тыс.лк., на 16- и 12-часовых фотопериодах.

Питательную среду и ССС автоклавировали при 0,7-0,8 атм. 15-20 мин.

ССС вводили в питательную среду в концентрациях 1; 5 и 10 мг/л или проводили трехкратную капельную обработку апексов раствором в концентрациях 50; 150; 300 и 500 мг/л. В вариантах с капельной обработкой 1 каплю раствора (около 0,04 мл) пипеткой наносили на точку роста и окружающие ее листья: первый раз через неделю с начала опыта, когда отмечалось визуально регистрируемое увеличение размеров изолированного апекса, второй и третий раз - с интервалом в 3 дня. Ко времени последней обработки эксплантаты имели укороченный стебель (2-5 мм) и пару листьев.

В день изолирования большинство апексов находилось на 4-м этапе органогенеза, а к моменту первой капельной об-

работки - на 5-м этапе.

Продолжительность опыта 3 месяца. В конце опыта растения извлекали из пробирок и определяли их половую выраженность.

Растения женской линии Т-1 при культивировании в пробирках при перечисленных выше условиях обычно формировали цветки обоих полов, то есть являлись растениями смешанного типа.

Об изменении сексуализации регенерантов судили по числу смешанных и женских (только с пестичными цветками) растений в варианте, по количеству цветков определенного пола в штуках и в процентах от общего числа цветков на растении. Учитывали цветки, находящиеся на разных этапах развития: от бутонов (если пол их визуально определялся) до раскрытых цветков.

Повторность в вариантах - десятикратная. Каждый опыт повторяли 3 раза, а с отдельными концентрациями ССС - 5 раз.

Результаты обрабатывали математически с применением критерия Стьюдента.

Эффективность действия ССС определяли по разнице между процентным количеством цветков определенного пола в опытном и контрольном вариантах.

Результаты и обсуждение

Данные таблицы I показывают, что при введении в питательную среду ССС в большинстве случаев оказывал несущественное (статистически недостоверное) воздействие на образование пестичных и тычиночных цветков у регенерантов. Исключением является вариант с концентрацией препарата 10 мг/л на 12-часовом фотопериоде, в котором отмечалось значительное уменьшение числа цветков обоих полов (следовательно, и общего числа цветочных почек), причем мужских в большей степени. В результате этого процентное количество цветков женского пола по сравнению с контролем увеличилось на 6,7% и половая выраженность растений сместилась в женском направлении.

Таблица I

Влияние ССС, добавленного в питательную среду, на сексуализацию регенерантов огурца

Концентрация в мг/л	Число смешанных растений	Число женских растений	Число женских цветков на растении		Число мужских цветков на растении		Общее число цветочных почек
			$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	% ж	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	% ж	

16-ЧАСОВОЙ ДЕНЬ

0	10	-	10,7 ± 1,17	66,0	5,5 ± 0,65	34,0	16,2 ± 1,37
I	9	I	10,2 ± 0,92	66,2	5,2 ± 1,13	33,8	15,4 ± 1,21
5	9	I	12,0 ± 1,49	72,7	4,5 ± 0,65	27,3	16,5 ± 1,75
10	10	-	9,0 ± 0,71	68,7	4,1 ± 0,58	31,3	13,1 ± 0,79

12-ЧАСОВОЙ ДЕНЬ

0	10	-	11,9 ± 1,72	72,6	4,5 ± 0,69	27,4	16,4 ± 1,73
I	9	I	11,1 ± 1,80	66,5	5,6 ± 0,95	33,5	16,7 ± 2,29
5	10	-	11,2 ± 1,29	68,7	5,1 ± 0,58	31,3	16,3 ± 1,29
10	10	-	7,3 ± 0,65 ^{жж}	79,3	1,9 ± 0,31 ^{жж}	20,7	9,2 ± 0,85 ^{жж}

ж - в процентах от общего числа цветков

жж - разница между величиной опытного и контрольного показателя
статистически достоверна

В концентрации 1 мг/л на 16-часовом дне ССС не влиял на число цветков и сексуализацию регенерантов. В остальных вариантах происходило некоторое (статистически недостоверное) изменение соотношения пестичных и тычиночных цветков, что приводило к незначительному усилению женского пола на 16-часовом световом дне и мужского пола на 12-часовом дне. В первом случае количество пестичных цветков было больше, чем в контроле на 6,7 % и 2,7 % соответственно вариантам с 5 и 10 мг/л ССС. Во втором случае число пестичных цветков уменьшилось на 6,1 % (1 мг/л) и 3,9 % (5 мг/л).

Максимальная феминизация регенерантов при данном способе обработки отмечалась при концентрации ССС 5 мг/л (16-часовой день) и 10 мг/л (12-часовой день).

Общее число генеративных почек существенно не изменялось, а при дозе 10 мг/л - уменьшалось (особенно на укороченном фотопериоде).

Зависимость между числом женских растений и концентрацией препарата на обоих фотопериодах не обнаружена.

Так как большая часть результатов, полученных в первом опыте, статистически недостоверна, можно предположить их случайный характер. Однако, в повторных экспериментах имели место сходные тенденции, то есть усиление феминизации регенерантов по мере возрастания концентрации ССС и в некоторых случаях их маскулинизация (при небольших дозах и чаще в условиях 12-часового дня).

При капельной обработке апексов ССС оказывал в целом несколько большее влияние на сексуализацию меристемных растений (табл. 2).

У регенерантов, обработанных небольшими дозами ССС (50-150 мг/л), наблюдалось некоторое увеличение числа пестичных цветков, количество тычиночных цветков при этом не изменялось (50 мг/л 16-часовой день), незначительно увеличивалось (50 мг/л 12-часовой день) или уменьшалось (150 мг/л оба фотопериода).

Таблица 2

Влияние капельной обработки ССС на сексуализацию регенерантов огурца

Концентрация в мг/л	Число смешанных растений	Число женских растений	Число женских цветков на растении		Число мужских цветков на растении		Общее число цветочных почек
			$\bar{X} \pm s\bar{X}$	% ж	$\bar{X} \pm s\bar{X}$	% ж	
16 - Ч А С О В О Й Д Е Н Ь							
0	8	2	19,8 ± 2,0	79,8	5,0 ± 1,26	20,2	24,8 ± 2,64
50	8	2	21,8 ± 2,06	81,3	5,0 ± 1,15	18,7	26,8 ± 1,93
150	8	2	20,8 ± 1,42	87,4	3,0 ± 0,92	12,6	23,8 ± 1,88
300	9	1	16,0 ± 1,42	86,9	2,4 ± 0,78	13,1	18,4 ± 2,02
500	9	1	12,5 ± 0,60 ^{жж}	84,5	2,3 ± 0,47	15,5	14,8 ± 0,81 ^{жж}
12 - Ч А С О В О Й Д Е Н Ь							
0	10	-	22,2 ± 1,17	84,7	4,0 ± 0,59	15,3	26,2 ± 1,41
50	8	2	23,0 ± 1,64	83,6	4,5 ± 1,08	16,4	27,5 ± 1,35
150	8	2	24,0 ± 1,36	91,6	2,2 ± 0,64	8,4	26,2 ± 1,66
300	7	3	19,1 ± 0,93	91,8	1,7 ± 0,42 ^{жж}	8,2	20,8 ± 0,83 ^{жж}
500	7	3	17,1 ± 1,22 ^{жж}	91,4	1,6 ± 0,45 ^{жж}	8,6	18,7 ± 1,44 ^{жж}

ж - в процентах от общего числа цветков

жж - разница между величиной опытного и контрольного показателя статистически достоверна

Повышение концентрации препарата до 300-500 мг/л приводило к подавлению образования пестичных и тычиночных цветков и, следовательно, к уменьшению общего числа цветочных почек.

Судя по процентному количеству цветков обоего пола, сексуализация растений в большинстве вариантов сдвинута в женскую сторону. Так, на 16-часовом фотопериоде увеличение количества пестичных цветков по сравнению с контролем составляло: 1,5 % (50 мг/л); 7,6 % (150 мг/л); 7,1 % (300 мг/л) и 4,7 % (500 мг/л), а на 12-часовом дне: 6,9 % (150 мг/л); 7,1 % (300 мг/л) и 6,7 % (500 мг/л).

Исключением является вариант с 50 мг/л ССС на 12-часовом фотопериоде, в котором происходило некоторое уменьшение процентного количества цветков женского пола (на 1,1%) и незначительное усиление маскулинизации регенерантов. Повторные эксперименты показали, что при капельной обработке апексов раствором ССС смещение пола регенерантов в мужскую сторону происходит редко и находится в пределах допустимого варьирования половой выраженности.

Статистически достоверное усиление феминизации мериستمных растений отмечалось в вариантах с относительно высокими концентрациями ССС - 300 мг/л (12-часовой день) и 500 мг/л (12- и 16-часовые дни), а максимальное смещение половой выраженности - при 150 мг/л (длинный день) и 300 мг/л (укороченный день).

На 16-часовом дне значительных различий по числу женских и смешанных растений в опытных и контрольном вариантах не было. На 12-часовом дне с увеличением концентрации препарата увеличивалось и число женских растений, тогда как в контроле все регенеранты были смешанного типа.

Результаты опытов показали, что эффективность действия ССС на сексуализацию регенерантов огурца женской линии Т-1 в целом невелика. По-видимому, она снижена вследствие маскулинизирующего влияния условий культивирования изолированных апексов, о чем свидетельствует появление тычиночных

цветков у контрольных растений.

В преобладающем большинстве случаев ССС усиливал феминизацию растений, что связано, вероятно, с изменением уровня эндогенных гиббереллинов (16). Однако, в определенных условиях (чаще при введении в питательную среду в небольших дозах на 12-часовом фотопериоде) препарат оказывал некоторое маскулинизирующее воздействие. Можно предположить, что такая "двойственность" в действии ССС связана с различными путями его влияния на метаболизм растений в зависимости от конкретных условий его применения. Сходные данные имеются, например, для 2,3,5-тригидробензойной кислоты, которая в небольших концентрациях действует подобно ауксинам, а при увеличении дозы проявляет "антиауксиновые" эффекты (13). У растений мятлики и томатов опрыскивание ССС приводило к смещению окислительно-восстановительной активности тканей в сторону восстановления, а полив почвы этим раствором - в сторону окисления (7). Если допустить, что подобная закономерность имеет место и у тыквенных, это во многом бы объяснило различное действие ССС на их сексуализацию, так как известно, что усиление восстановительных процессов способствует развитию у этих растений женского пола, а окислительных - мужского пола (5).

В наших экспериментах внесение ССС в питательную среду по сравнению с капельной обработкой было менее эффективным. Возможно, что при длительном нахождении в питательной среде на свету препарат терял свою активность. Можно предположить, что исследуемые концентрации ССС были недостаточны для значительного изменения половой выраженности регенерантов, однако дальнейшее увеличение дозы приводило к ингибированию морфогенеза и гибели изолированных апексов.

Влияние фотопериода на сексуализацию регенерантов было несущественно и проявилось в том, что в большинстве случаев как опытные, так и контрольные растения на 16-часовом фотопериоде формировали несколько большее число тычиночных цветков, а на 12-часовом световом дне - пестичных. Такая тенденция характерна и для интактных растений огурца (4).

Между количеством женских растений и фотопериодом зависимости не было.

Длина дня в сочетании с концентрацией оказывали влияние на активность ССС. Так, на 16-часовом фотопериоде препарат во всех вариантах усиливал женский пол у регенерантов, а на 12-часовом дне в ряде случаев - мужской пол. В небольших дозах феминизирующая активность ССС была выше в условиях длинного дня, а в больших концентрациях - на укороченном фотопериоде. Концентрационный оптимум ССС, вызывающий максимальный сдвиг половой выраженности растений, на 16-часовом дне был ниже, чем на 12-часовом дне.

Действие фотопериода на растения, как известно, реализуется через изменение интенсивности синтеза и метаболизма эндогенных фитогормонов (2, II). Наши результаты показали, что даже небольшая разница в длине светового дня сказывается на активности ССС и, следовательно, реакции регенерантов на обработку этим соединением.

Наибольшая степень воздействия ССС на сексуализацию меристемных растений в большинстве вариантов отмечалась при его использовании в средних, а не максимальных дозах. По-видимому, это объясняется ингибирующим влиянием высоких концентраций препарата на рост и развитие регенерантов.

Итак, эффективность действия ССС в наших опытах зависела от его концентрации, способа обработки и фотопериода, а направленность действия - от сочетания этих факторов.

Автор выражает глубокую благодарность чл-кор. АН СССР Р. Г. Бутенко за методическую помощь в работе и канд. с.-х. наук Н. Т. Роговой за предоставление семенного материала.

Литература

1. Калинин Ф. П., Сарнацкая В. В., Полищук В. Е. Методы культуры тканей в физиологии и биохимии растений. - Киев: Наукова думка, 1980. - 487 с.

2. Кузина Г. В. Стимуляторы и ингибиторы роста у черной смородины на протяжении вегетации при различной длине дня. - Физиол. растений, 1970, т. 17, вып. 1, 76.
3. Львова И. Н., Оразова Д. Ч., Пыхтина Т. К. Использование биологического контроля при изучении влияния физиологически активных веществ на формирование растений огурца. - В кн.: Итоги и перспективы научных исследований по овощеводству в Сибири, на Дальнем Востоке и Урале. М.: Изд-во МГУ, 1969, с. 217.
4. Львова И. Н., Алькувейти А. И. Влияние светового режима на число пестичных цветков у разных сортов огурца. - В кн.: Морфогенез овощных растений. Новосибирск: Наука, 1971, с. 145.
5. Минина Е. Г. Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. М.: Изд-во АН СССР, 1952. - 199 с.
6. Руте Т. Н., Бутенко Р. Г., Мауриня Х. А. Влияние условий выращивания на морфогенез апикальных меристем растений огурца в культуре *IN VITRO*. - Физиол. растений, 1978, т. 25, вып. 3, с. 556.
7. Севрова О. К., Новосёлова А. Н., Дианова И. И. Влияние ретарданта ССС на окислительно-восстановительную активность и систему зеленых пигментов растений в условиях оптимального и напряженного гидротермического режима. - В кн.: Регуляторы роста и развития растений. М.: Наука, 1981, с. 276.
8. Сидорский А. Г. Изменение направленности половой дифференциации растений под влиянием физиологически активных соединений. - Успехи соврем. биол., 1978, т. 85, № 1, с. III.
9. Теханович Г. А. Влияние физиологически активных веществ на выраженность пола у дыни. - В кн.: Сб. трудов аспирантов и молодых научных сотрудников. Л.: Изд-во ВИР, 1970, вып. 17, с. 339.

10. Хрянин В.Н. Изменение пола у растений под влиянием гиббереллина и хлорхолинхлорида. - Докл. ВАСХНИЛ, 1978, № 3, с. 18.
11. Чайлахян М.Х., Иванова И.А. Влияние гибберелловой кислоты и ретарданта ССС на рост и развитие растений в зависимости от длины дня. - Известия на института по физиология на растения "Методий Попов", 1970, т. 16, с. 45.
12. Добрев К., Илиев Л., Гайтаджиев С. Влияние на (2-хлороэтил)триметиламониевия хлорид (ССС) върх, краставици растения. - Известия на института по физиология на растения "Методий Попов", 1970, т. 16, с. 301.
13. Durand-Rivieres R., Fillon F. Substances de croissance et différenciation du prothalle de *Pteris longifolia* L. - C.R. Acad. Sc. Paris, 1968, série D, N 266, p. 471.
14. Iwahori S., Lyons J.M., Smith O.E. Sex expression in cucumber plants as affected by 2-chloroethylphosphonic acid, ethylene and growth regulators. - Plant. Physiol. 1970, vol. 46, N 3, p. 412.
15. Mishra R.S., Pradhan B. The effect of (2-chloroethyl)-trimethyl ammonium chloride on sex expression in cucumber. - J. Hortic. Sci, 1970, vol. 45, N 1, p. 29.
16. Paleg L., Kende H., Ninnemann H., Lang A. Physiological effects of gibberellic acid. Growth retardants on barley endosperm. - Plant. Physiol, 1965, vol. 40, N 1, p. 165.
17. Saimbhi M.S., Thakur M.R. Growth, sex expression and yield of squash melon (*Citrullus vulgaris* var. *fistulosus*) as influenced by 2(chloroethyl)phosphonic acid, 2,3,5-triiodobenzoic acid and (2-chloroethyl)trimethylammonium chloride. - Ph. Plantarum, 1973, vol. 28, N 3, p. 383.

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

ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ГЕТЕРОЗИСНОГО ПОТОМСТВА ТОМАТОВ ПО ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИМ ПОКАЗАТЕЛЯМ

Одним из путей повышения урожайности сельскохозяйственных культур является практическое использование гетерозиса. Для получения гетерозисного эффекта решающее значение имеет выбор родительских сортов с высокой комбинационной способностью, т.е. в определённых сочетаниях дающих гетерозисное потомство с большей продуктивностью.

В то время, как сравнительно хорошо разработана методика прогнозирования гетерозисного потомства у растений с раздельнополюми цветами по физиолого-биохимическим показателям, в литературе почти не имеется сведений о значении физиологической характеристики у растений с обоеполюми цветами для определения их комбинационной ценности.

Поэтому цель наших исследований - выявление степени взаимосвязи между физиолого-биохимическими показателями, определяющими окислительно-восстановительные свойства, и комбинационной способностью у томатов, т.е. у растений с обоеполюми цветами.

Методика

В опытах использовались грунтовые сорта томатов 'Бизон 639', 'Талалихин 186', 'Пушкинский 1853' и 'Плановый 904'.

В полевых условиях растения томатов выращивались квадратным способом с площадью питания 70 x 40 см по общепринятой в Латвийской ССР агротехнике для томатов открытого грунта.

Для химических анализов использовались листья: на IV этапе органогенеза - 3-й настоящий лист, на VI этапе органогенеза - листья, в пазухах которых образуются генеративные органы, на IX этапе органогенеза - листья, в пазухах которых происходит самое интенсивное цветение, на X -

XII этапах органогенеза - листья, в пазухах которых созревают плоды. Материал для анализов собирался всегда в одно и то же время с 9 до 10 часов утра. Анализировались листовые пластинки.

Изучались следующие физиолого-биохимические показатели, в значительной степени определяющие окислительно-восстановительные свойства родительских растений гетерозисных гибридов томатов:

- 1) содержание пигментов зелёных пластид - спектрофотометрически;
- 2) активность дегидрогеназ (алкоголь-, сукцинат-, изоцитрат-, глутаматдегидрогеназы и глюкозооксидазы) определялась по методу, описанному А.Ф.Сысоевым и Т.С.Красной (2). Активность пероксидазы - методом А.Н.Бояркина (1), аскорбатоксидазы - иодометрическим методом (12), каталазы - методом Х.Н.Починок (8), цитохромоксидазы - реактивом НАДИ (17);
- 3) содержание аскорбиновой (3) и дегидроаскорбиновой (7) кислоты;
- 4) содержание общего и неорганического фосфора определялось методом И.Беренблума и Е.Чайна (14) в модификации Х.Вайл-Мальербе и К.Х.Грина (18);
- 5) содержание углеводов - хроматографически (6);
- 6) Ен пыльцы определялся колориметрическим методом (9).

Результаты и обсуждение

Сорта томатов 'Бизон 639' и 'Пушкинский 1853', которые в комбинациях скрещиваний 'Бизон 639' и 'Талалихин 186', 'Пушкинский 1853' и 'Плановый 904' использовались в качестве материнских форм, по содержанию хлорофиллов и каротиноидов превышают соответственно сорта 'Талалихин 186' и 'Плановый 904' (табл. I).

Пигменты зелёных пластид являются фотосенсибилизаторами многих окислительно-восстановительных реакций, протекающих в растениях. Поскольку пути переноса электрона в про-

Таблица I

Содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях томатов во время цветения (мг/100 см²)

Сорт	Хлорофилл (а+в)		Каротиноиды	
	\bar{x}	ж	\bar{x}	ж
1979 г.				
'Бизон 639'	5,23	104,8	1,60	105,3
'Талалихин 186'	4,99		1,52	
'Пушкинский 1853'	4,98	104,4	1,49	105,7
'Плановый 904'	4,77		1,41	
1981 г.				
'Бизон 639'	6,05	105,6	2,23	106,7
'Талалихин 186'	5,73		2,09	
'Пушкинский 1853'	5,88	108,9	2,28	112,9
'Плановый 904'	5,40		2,02	

ж - материнские : отцовские растения (%)

цессе фотосинтеза сложны, трудно судить, как преимущество количественного содержания хлорофиллов и каротиноидов в листьях материнских растений гетерозисных гибридов томатов влияет на окислительно-восстановительные процессы, но, судя по литературным данным об участии пигментов в электронно-транспортной цепи при фотосинтезе, можно сделать вывод, что в листьях материнских растений по сравнению с отцовскими возможны более интенсивные восстановительные процессы.

Установлено, что для растений характерна определённая зависимость между накоплением пигментов и активностью некоторых ферментов (2).

В наших опытах повышенное содержание хлорофиллов и каротиноидов в листьях сортов томатов 'Бизон 639' и 'Пушкинский 1853' коррелирует с повышенной активностью пероксидазы, каталазы, цитохромоксидазы и аскорбатоксидазы, но активность суммы дегидрогеназ выше в листьях сортов 'Талалихин 186' и 'Плановый 904' (табл.2).

Судя по литературным данным о значении оксидоредуктаз в электрон-транспортной цепи (10,16), можно сделать вывод, что пониженная активность оксидаз и повышенная активность дегидрогеназ в листьях отцовских растений гетерозисных гибридов томатов свидетельствует о том, что в листьях отцовских сортов окислительные процессы проходят более интенсивно нежели у растений материнских сортов. Однако различия в активности оксидоредуктаз не могут служить окончательным критерием уровня окислительно-восстановительных процессов в родительских растениях при прогнозировании гетерозисного потомства, так как выделенный из клетки фермент не всегда имеет те же свойства, которыми он обладал в растении (15).

По содержанию аскорбиновой кислоты растения томатов, которые использовались при скрещивании в качестве материнских форм во время IV этапа органогенеза, превышают соответственно отцовские растения. Содержание дегидроаскорбиновой кислоты и отношение окисленная:восстановленная форма аскорбиновой кислоты выше в отцовских растениях (табл.3).

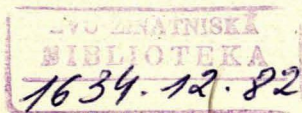


Таблица 2

Активность оксидоредуктаз в листьях томатов во время IV этапа органогенеза
1979 г.

Сорт	Сумма дегидрогеназ (в отн.ед.)		Пероксидаза (в отн.ед.)		Аскорбатоксидаза (мг окисл.аск.к. I г сыр.вещ. в течение 30 мин)		Каталаза (мг H ₂ O ₂ /Iг сыр.вещ. в течение Iмин)		Цитохром-оксидаза (в отн.ед.)	
	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}
'Бизон 639'	0,75	2,28	12,87	6,50	0,087	10,42	1,07	3,61	1,62	5,40
'Галалихин 186'	0,80		11,16		0,059		1,01		1,33	
'Пушкинский 1853'	0,79	7,17	12,54	19,00	0,111	12,52	1,45	10,18	1,94	6,01
'Плановый 904'	0,96		11,92		0,077		1,25		1,40	

$t_{\text{табл. при } \alpha 0,05} = 2,23$

Таблица 3

Содержание аскорбиновой (АК) и дегидроаскорбиновой кислоты (ДАК) в листьях томатов во время IV этапа органогенеза 1979 г. (мг % на сырой вес)

Сорт	АК		ДАК		ДАК:АК
	\bar{x}	t_{Φ}	\bar{x}	t_{Φ}	
'Бизон 639'	54,1	10,62	17,8	7,07	0,32
'Талалихин 186'	45,2		19,6		0,43
'Пушкинский 1853'	41,7	6,74	9,4	10,40	0,22
'Плановый 904'	39,2		13,2		0,33

t табл. $\alpha 0,005 = 2,23$

Если исходить из представления, что соотношение двух форм аскорбиновой кислоты может быть показателем напряженности окислительно-восстановительных процессов в растении, можно сделать вывод, что клетки и ткани листьев отцовских растений во время IV этапа органогенеза по сравнению с материнскими растениями характеризуются более высокими окислительными свойствами.

Сорт томатов 'Бизон 639', который использовали при скрещивании в качестве материнского сорта, отличается от отцовского сорта 'Талалихин 186' повышенным содержанием общего и органического фосфора (табл. 4).

Поскольку фракция фосфорорганических соединений включает фосфаты углеводов, нуклеотиды, фосфопиридиннуклеотиды и другие компоненты энергетического обмена, более вы-

Таблица 4

Содержание фосфорных соединений в листьях родительских сортов гетерозисных гибридов томатов во время вегетационного периода 1979 г. (мг/1 г абсол. сухого вещества)

Сорт	VI этап органогенеза				IX этап органогенеза			
	Общий P		Орган. P		Общий P		Орган. P	
	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}
'Бизон 639'	5,7	5,93	4,6	9,90	5,7	8,81	4,5	5,85
'Талалихин 186'	4,4		3,2		4,2		4,0	

t теор. при $\alpha 0,05 = 2,23$

Таблица 5

Содержание растворимых углеводов в листьях томатов во время вегетационного периода 1979 г. (мг/г абсол. сухого вещества)

Сорт	Сумма углеводов		Редуцирующие углеводы	
	\bar{x}	t_{ϕ}	\bar{x}	t_{ϕ}
IV этап органогенеза				
'Бизон 639'	47,43	14,49	4,19	9,62
'Талалихин 186'	43,19		38,70	
VI этап органогенеза				
'Бизон 639'	40,23	16,49	37,65	8,21
'Талалихин 186'	37,77		32,54	
IX этап органогенеза				
'Бизон 639'	35,74	6,51	27,88	4,92
'Талалихин 186'	33,28		25,49	
XII этап органогенеза				
'Бизон 639'	40,17	12,58	32,66	4,88
'Талалихин 186'	38,65		30,53	

t теор. при $N=0,05 = 2,23$

E_h (мв) пыльцы родительских сортов гетерозисных гибридов томатов (1979-1981 гг.)

Сорт	Средняя	Максимальная
'Бизон 639'	98	113
'Талалихин 186'	108	132
'Пушкинский 1853'	99	119
'Плановый 904'	109	160

соксе содержание этой фракции в материнских растениях гетерозисных гибридов томатов свидетельствует об усилении активности протекающих в них процессов фосфорилирования, способствующих накоплению большего количества энергии, чем в отцовских растениях. Поэтому не исключено преимущество материнских растений и по интенсивности синтеза веществ с высокими восстановительными свойствами.

Для сорта томатов 'Бизон 639' характерно повышенное содержание суммы расторгимых и редуцирующих углеводов по сравнению с сортом 'Талалихин 186' (табл.5).

Суммарным показателем окислительно-восстановительных условий внутриклеточной среды может служить, в известной степени, окислительно-восстановительный потенциал (E_h). Преимущество отцовских растений по величине E_h пыльцы свидетельствует о том, что мужские генеративные органы отцовских сортов по сравнению с материнскими сортами обладают более высокой общей окислительной активностью (табл.6),

При использовании в качестве отцовского растения сорта с более высоким значением E_h пыльцы ('Талалихин 186', 'Плановый 904') полученные гибриды по урожайности на 31-52% превышают гибриды обратного скрещивания (в качестве материнского растения сорта с более низким значением E_h пыль-

Урожай родительских растений томатов и их гибридов

Сорт, гибрид	1979 г.				1981 г.			
	I	2	3	4	I	2	3	4
'Бизон 639'	0,92				0,80			
'Талалихин 186'	1,12				0,72			
'Пушкинский 1853'	0,98				0,66			
'Плановый 904'	0,83				0,58			
'Бизон 639' х х 'Талалихин 186'	1,53	166,3	136,6	147,1	1,28	160,0	177,8	145,4
'Талалихин 186' х х 'Бизон 639'	1,04	92,8	113,0		0,88	122,2	110,0	
'Пушкинский 1853' х х 'Плановый 904'	1,22	124,5	147,0	131,2	0,90	136,4	155,2	152,5
'Плановый 904' х х 'Пушкинский 1853'	0,93	112,0	94,9		0,59	101,7	89,4	

I - урожай с одного растения (кг)

2 - урожай гибрида к урожаю материнского растения (%)

3 - урожай гибрида к урожаю отцовского растения (%)

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

цы - сорта 'Бизон 639' и 'Пушкинский 1853').

Учёт урожая плодов показал, что гетерозисные гибриды 'Бизон 639'х'Талалихин 186' и 'Пушкинский 1853'х'Плановый 904' в полевых условиях 1979 и 1981 гг. по урожаю плодов с одного растения на 24-66% превышают материнские растения и на 36-78% - отцовские растения (табл.7).

Выводы

1. При проведении исследований выявлено значение физиолого-биохимических особенностей родительских сортов для характеристики их комбинационной ценности при получении гетерозисных гибридов.
2. Материнский компонент гетерозисных гибридов томатов характеризуется большим содержанием хлорофиллов, каротиноидов восстановленной формы аскорбиновой кислоты, общего и органического фосфора, редуцирующих и суммы растворимых углеводов. У этих растений больше активность оксидаз (пероксидаза, каталаза, цитохромоксидаза и аскорбатоксидаза) на этапах развития, предшествующих цветению и во время цветения, чем у отцовских растений.
3. Отцовские растения гетерозисных гибридов томатов характеризуются физиологическими особенностями другого характера. У них больше содержание дегидроаскорбиновой кислоты, выше отношение окисленная:восстановленная формы аскорбиновой кислоты; у этих растений большую активность проявляют дегидрогеназы; Ен пыльцы у них выше, чем у материнских растений.
4. Количественные различия по физиолого-биохимическим показателям в родительских растениях гетерозисных гибридов томатов свидетельствуют о том, что в материнских растениях сравнительно преобладают восстановленные, а в отцовских растениях - окислительные процессы.
5. Урожай гетерозисных гибридов томатов, полученных путем прогнозирования комбинационной способности по физиолого-

биохимическим особенностям родительских растений, в полевых условиях Латвийской ССР в среднем на 24-66% выше урожай материнских сортов и на 36-78% - отцовских сортов.

Литература

1. Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы. - Биохимия, 1951, 16, №4, с.352-358.
2. Вечер А.С., Предкель К.И. Активность некоторых оксидоредуктаз в пластид х. - В кн.: Обмен веществ и питание растений. Минск.: Наука и техника, 1972, с.35-42.
3. Ермаков А.И., Арасимович В.В. Методы биохимического исследования растений: М.: Сельхозгиз, 1952, с.89-99.
4. Красновский А.А. Уровни светового регулирования фотосинтеза. - В кн.: Теор. основы фотосинтетич. продуктивности. М.: Наука, 1972, с.23-34.
5. Луганская А.Н., Красновский А.А. Исследования механизма фотосенсибилизированных хлорофиллом окислительно-восстановительных реакций в присутствии кислорода. - Молекулярная биология, 1970, т. 4, № 6, с.848-859.
6. Павлинова О.А. Количественное определение сахаров в растительном материале с применением хроматографии на бумаге. - В кн.: Методика кол. бумажной хромат. сахаров, органич. кислот и аминокислот у растений. М.; Л., 1962, с.5-16.
7. Петербургский А.В. Практикум по агрономической химии: М.: Колос, 1968, с.176-180.
8. Починок Х.Н. Определение активности каталазы иодометрическим методом. - Научн. труды АН УССР, Киев, 1956, с.92-107.

9. Работнова И.Д. Роль физико-химических условий (рН и rH_2) в жизнедеятельности микроорганизмов. - М., 1957, с.275.
10. Рубин В.А., Логинова Л.Н. Внемитохондриальные окислительные системы. - Успехи современной биологии, 1971, т.72, №2(5), с.253-273.
11. Сысоев А.Ф., Красная Т.С. Метод определения активности специфических дегидрогеназ в растениях. - Научно-техн. бюллетень Всесоюз. селекционного-генетического ин-та, Одесса, 1967, №7, с.52-59.
12. Фердман Д.Л., Сопин Е.Ф. Практикум по биологической химии: М., 1957, 190-192.
13. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зелёных листьев. - В кн.: Биохим. методы в физиологии растений. - М.: Наука, 1971, с.154-170.
14. Berenblum J., Chain E. Studies on the colorimetric determination of phosphate. - Biochem.J., 1938, 32, pp.286-294.
15. Dagley S., Nicholson D.E. An introduction of metabolic pathways: Oxford and Edinburgh, 1970.
16. Dutton P. Leslie, Storey Bayard T. The respiratory chain of plant mitochondria. - Plant Physiol, 1971, 47, 2, pp.282-288.
17. Hartree E.F. Die moderne Methoden der Pflanzenanalyse. 1955-56, 5, p.229.
18. Weil-Malherbe H., Green R.H. The catalytic effect of molybdate on the hydrolysis of organic phosphate bonds. - Biochem.J., 1951, 49, p.28

МАУРИНЯ Х.А.

ЗНАЧЕНИЕ КАЧЕСТВА ПЫЛЬЦЫ ДЛЯ ПОЛУЧЕНИЯ ГЕТЕРОЗИСНОГО ПОТОМСТВА У КУКУРУЗЫ

В 1914 г. Дж.Шелл предложил явление гибридной мощ-ности назвать гетерозисом (15). Под понятием гетерозиса он подразумевает специфический результат генетической разнока-чественности соединяющихся родительских гамет, выражающийся в более мощном росте, быстрой скорости развития, плодовитости, устой-чивости и т.д. Ч.Дарвин (3) указал, что основой полезного эффекта является не скрещивание само по себе, а то обстоя-тельство, что скрещиваемые особи развивались в различных условиях существования и у них наблюдается разнородность по-ловых элементов. При этом, чем больше разница в свойствах рас-тений, тем сильнее проявляется мощное развитие гибридов.

Многие авторы обратили внимание на биохимические и биофизические особенности мужских и женских половых клеток у разных растений (1,4,5). Эти работы свидетельствуют, что опло-дотворение у цветковых растений возможно и протекает успеш-но только при наличии определенного градиента биохимических и биофизических свойств между тканями пестика и пыльцевыми клетками. Эти различия ярче всего проявляются в окислитель-но-восстановительных свойствах клеток мужского и женского гаметофита. В ряде своих работ В.И.Остапенко (9-11) доказал, что пыльцевые клетки характеризуются более интенсивными окислительными процессами по сравнению с клетками женской части цветка. Поэтому в пыльцевых клетках окислительно-вос-становительный потенциал (E_h в мв) значительно выше, чем в клетках зародышевого мешка. В.И.Остапенко экспериментально доказал, что лучшими опылителями являются те сорта косточко-вых, у которых окислительные свойства выше (больше активность окислительных ферментов, ниже рН, выше tH_2 и т.д.), а в качес-тве материнских растений лучше использовать сорта с низким окислительно-восстановительным потенциалом как женского, так

и мужского гаметофита.

Женская часть цветка более устойчива к неблагоприятным условиям среды и воздействиям другого характера (4). Возможно, что это обуславливает более высокий уровень восстановительных процессов. В то же время качество гыльцы значительно изменяется не только в результате воздействия на растения химическими или физическими факторами, а даже в разных условиях произрастания.

Задачей наших исследований было изучение продуктивности потомства кукурузы в зависимости от качества пыльцы, использованной для опыления изолированных женских соцветий.

Методика

1. Родительские растения выращивались в г. Риге в Ботаническом саду ЛГУ в вегетационных сосудах типа Митчерлиха, вмещающих 5,1 кг абсолютно сухой почвы. Режим минерального питания, влажности почвы и интенсивности освещения для разных вариантов был следующим (табл. I).

В каждом варианте было по 10 вегетационных сосудов, в каждом из которых росло по 1 растению кукурузы сорта 'Минусинка'.

У растений разных вариантов перед цветением изолировались соцветия, используя для этого пергаментные мешочки. Во время цветения собиралась пыльца, определялось ее качество и проводилось искусственное переопыление. Женские соцветия контрольных растений (I вариант) опылялись пыльцой контрольных же растений. Женские растения II варианта опылялись пыльцой растений III-го варианта и наоборот. Мешочек с соответствующей надписью остался на початке до созревания последнего. Зрелые початки убирались, высушивались до воздушно-сухого состояния и сохранялись до весны, когда они были обмолочены и высеяны на делянках для изучения потомства.

2. Материнские растения кукурузы 'Минусинка', 'Буковинская 3', 'Воронежская 76' и 'Мелексбергер 28' выращивались в Риге, а отцовские - тех же сортов по той же методике - в Кишиневе и в Днепропетровске, согласно срокам сева так, чтобы было одновременное цветение. В начале цветения метелки на юге

Таблица I

Особенности минерального питания, влажности почвы и интенсивности освещения для растений разных вариантов

Вариант	Минеральн. удобрения перед пос. на I сосуд	Подкормки на этапах органогенеза			На У, VI, VII этапах органогенеза	
		на II	на IV	на VI	влажность почвы	интенсивность освещения
I вариант (контроль)	5 г суперфосфат 3 г NH_4NO_3 1 г KCl	-	-	-	60 % полной влажности	естественная
II вариант	5 г суперфосфат 1,5 г NH_4NO_3 1 г KCl	0,5 г NH_4NO_3	0,5 г NH_4NO_3	0,5 г NH_4NO_3	70-80,5 % полной влажн.	ослабленная 3-мя слоями мах. п.
III вариант	5 г суперфосфат 3 г NH_4NO_3 0,4 г KCl	0,2 KCl	0,2 KCl	0,2 KCl	40-50 % полной влажн.	естественная

были собраны и в пергаментных мешочках авиапочтой присланы в Ригу, где пыльца после определения ее качества, использовалась для опыления материнских растений соответствующего сорта.

3. Родительские растения кукурузы вышеупомянутых сортов выращивались на делянках в Ботаническом саду ЛГУ им. П. Стучки в г. Рига. Начиная с IV этапа органогенеза растения получали опрыскивание через каждые 3 дня по 5 раз.

Один вариант (контроль) водой, второй вариант раст ором 0,01 % $KMnO_4$ (окислитель), третий вариант раствором 0,1 % гидрохинона (восстановитель) (обозначения вариантов по сортам см. в табл. 2). Повторность опыта - 4-кратная.

Во время цветения определялось качество пыльцы и проводились реципрокные переопыления родительских растений в пределах одного и того же сорта.

Качество пыльцы характеризовалось двумя показателями: жизнеспособностью и окислительно-восстановительными свойствами (pH , rH_2). Eh в мв вычисляется по формуле $Eh \text{ мв} = 29(rH_2 - 2pH)$ (15). Жизнеспособность пыльцы определялась методом В. С. Шардакова (13), окислительно-восстановительные свойства пыльцы методами, описанными И. Л. Работновой (12) и модифицированными для работы с пыльцой.

Испытание полученного потомства проводилось на делянках в Ботаническом саду ЛГУ им. П. Стучки, где регистрировались фенологические фазы, динамика роста, а также конечная величина (высота и вес) растений и вес початков.

Результаты

Жизнеспособность пыльцы кукурузы в наших опытах оказалась высокой: около 80. % она была лишь у растений варианта II (по таблице 2), на метелках которых зацвело небольшое количество мужских цветков. Во всех остальных опытах этот показатель колебался от 90-100 %.

Окислительно-восстановительный потенциал (Eh в мв)

Таблица 2

Ен (мв) пыльцы кукурузы в зависимости от условий произрастания растений и обработки окислителями или восстановителями

Сорт	Дробное внесение N или K, разная влажность, освещение		Разные географические районы (города)		Обработка окислителями и восстановителями				
	Вариант	Ен мв	Растения вырощивали	Ен в мв	Вариант	Ен в мв			
		среднее максим.		среднее максим.		среднее максим.			
Минусинка	I контроль	156	198	IV Рига	140	160	VI контр.	100	140
	II	120	150	V Кишинев	200	260	VII гидр.	113	192
	III	183	228				VIII $KMnO_4$	93	122
Буковинский 13	-	-	-	IX Рига	102	130	XI контр.	70	116
				X Кишинев	195	245	XII гидр.	122	157
							XIII $KMnO_4$	40	87
Мелексбергер 28	-	-	-	XIV Рига	90	116	XVI контр.	70	100
				XV Кишинев	215	290	XVII гидр.	100	160
							XVIII $KMnO_4$	58	87
Воронежская 76	-	-	-	XIX Рига	100	130	XXI контр.	104	113
				XX Кишинев	215	290	XXII гидр.	145	203
							XXIII $KMnO_4$	39	58

Таблица 3

Продуктивность растений потомства в зависимости от качества пыльцы,
использованной для опыления материнских растений

Сорт и комбинация родителей потомства	Высота растений		Вес зеленой массы		Вес початков		
	в см	в %	в г	в %	в г	в %	
Минусинка	I x I	108,78±9,78	100,0	165,0	100	63,0	100
- " -	II x III	137,26±9,12	126,1	317,0	192,1	108,0	172,3
- " -	III x II	79,26±7,33	72,9	110,0	66,6	36,0	58,5
- " -	IV x IV	112,50	100	494,0	100,0	107,0	100,0
- " -	IV x V	148,30	131	1030,0	209,0	189,0	176,0
- " -	VI x VI	114,80	100	331,8	100,0	113,8	100,0
- " -	VII x VIII	143,70	125	497,0	150,0	179,0	157,0
Буковинский 3	IX x IX	161,70	100	620,5	100,0	не созрели	
- " -	IX x X	188,90	117	808,0	130,0	не созрели	
- " -	XI x XI	174,10±6,6	100	559,0±35,7	100,0	147,0±5,8	100,0
- " -	XIII x XII	199,90±8,4	114	734,2±41,1	131,0	216,2±8,9	147,0
- " -	XII x XIII	163,40±12,4	93	433,5±41,3	77,0	131,4±12,7	89,0

Продолжение таблицы 3

Мелексбергер 28

	XIУхXIV	165,1	100	675,3	100	155,7	100
- " -	XIУх XV	188,8	114	803,8	117	157,4	101
- " -	XVIхXVII	158,8 \pm 9,2	100	465,0 \pm 6,7	100	181,2 \pm 11,1	100
- " -	XVIIIхXVII	187,7 \pm 11,4	118	607,0 \pm 32,1	130	191,0 \pm 12,6	105
- " -	XVIIIхXVIII	115,7 \pm 9,8	72	352,0 \pm 19,3	75	137,0 \pm 11,6	76

Воронежская 76

	XIXхXIX	145,5	100	481,1	100	72,3	100
- " -	XIXхXX	166,6	115	649,7	135	90,0	124
- " -	XXIхXXI	160,4 \pm 4,7	100	432,2 \pm 13,7	100	145,0 \pm 13,2	100
- " -	XXIIIхXXII	176,4 \pm 4,3	110	908,0 \pm 43,9	210	255,1 \pm 11,1	176
- " -	XXIIхXXIII	140,6 \pm 4,6	90	318,1 \pm 11,2	74	106,5 \pm 0,9	73

пыльцы у растений разных опытов и вариантов значительно различался (табл.2).

Потомство комбинаций, где в качестве отцовского компонента были использованы растения, пыльца которых показала более высокие значения E_h в мв проявило более высокий темп роста, образовало больше зеленой массы и початков, т.е. обладало признаками гетерозисных гибридов (табл.3).

Полученные данные свидетельствуют о большом значении физиологических свойств пыльцы и самих родительских растений для получения жизнеспособного, высокоурожайного потомства, напоминающего гетерозисные гибриды. Показана возможность получения такого потомства в пределах одного сорта при соответствующем выращивании родительских растений. Обратное же переопыление тех же пар дало потомство с пониженной жизнеспособностью - по показателям их продуктивности эти растения значительно уступали контрольным.

Как это было показано в наших предыдущих работах, воздействия на растения разными факторами, в результате которых наблюдались изменения качества пыльцы, вызвали сдвиги общей сексуализации растений. Растения тех вариантов, где наблюдалось улучшение качества пыльцы, оказались с усиленной мужской сексуализацией и наоборот - у растений с усиленной женской сексуализацией пыльца характеризовалась пониженным E_h . Растения со сдвигами сексуализации нами были названы физиологическими фенотипами самоопыленных линий (6-8).

Выводы

1. Качество пыльцы может свидетельствовать о сдвигах сексуализации растений, о их половой выраженности. У растений с более усиленным мужским полом пыльца характеризуется более высокими показателями окислительных свойств и повышенной жизнеспособностью по сравнению с растениями, у которых больше проявляются показатели женского пола.

2. При использовании в качестве материнского компонента растений с усиленным женским полом и опылении их пыльцой растений с усиленным мужским полом в потомстве проявляются

признаки гетерозисных гибридов - более мощный рост, повышенная продуктивность.

Литература

- I. Бритиков Е. А. К физиолого-биохимическому анализу прорастания пыльцы и роста пыльцевых трубок в тканях пестика: Гр. ин-та физиологии растений им. Тимирязева, 1954, т. 8, вып. 2.
2. Вормзер Р. Биологическое окисление и восстановление. - М.: ОНТИ, Гл. ред. хим. лит., 1935.
3. Дарвин Ч. Действие перспективного опыления и самоопыление в растительном мире. - М.; Л.: Сельхозгиз, 1939.
4. Львова И. Н. Некоторые вопросы цитофизиологии оплодотворения у злаков: Сел. и семенов., 1959, № 9.
5. Львова И. Н. Пол у растений. - М.: Изд-во МГУ, 1963.
6. Мауриня Х. А. Физиологические фенокопии растений. - В кн.: Вопросы биологии. - Рига: Зинатне, 1969, с. 53-61.
7. Мауриня Х. А. Получение и использование физиологических фенокопий. - В кн.: Пол у растений и гетерозис. - Рига: ЛГУ им. П. Стучки, 1973, с. 92-102.
8. Мауриня Х. А. Растения со сдвигами сексуализации-физиологические фенокопии самоопыленных линий: Тезисы докл. XII Международного ботанического конгресса, М.; Наука, 1975, с. 334.
9. Остапенко В. И. Цитофизиологические особенности и оплодотворяющая способность пыльцы некоторых сортов вишни. - Изв. АН СССР, Сер. биол., 1955, № 4.
10. Остапенко В. И. Роль окислительных процессов в сексуализации и оплодотворении у косточковых растений. - Бюлл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1959, вып. 7-8.
- II. Остапенко В. И. Активность окислительных ферментов у некоторых двудомных растений: Бот. ж., 1960, № 1.

12. Работнова И.Л. Роль физико-химических условий (рН и rH_2) в жизнедеятельности микроорганизмов.- М.: Изд-во АН СССР, 1957.
13. Шардаков В.С. Реакция на пероксидазу как показатель жизнеспособности пыльцы растений: Докл. АН СССР, 1940, т. 26, № 3.
14. Mauriga H. Vide un augu attistiba: Riga, LVI, 1960, 1pp. 223.
15. Shull J.H. Hybridus Corn. Science, 1946, Nr. 103, p. 2679

ВИКМАНЕ М.Я., РУДЗИТЕ Л.Т.

АКТИВНОСТЬ ОКИСЛИТЕЛЬНО-ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ ФЕРМЕНТОВ У РАСТЕНИЙ ТОМАТОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПРЕДПОСЕВНОЙ ТЕРМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН

Дыхание представляет собой окислительно-восстановительный процесс, в котором принимает участие много разнообразных ферментов. Значительную роль в данном процессе играют дегидрогеназы гликолиза, цикла трикарбоновых кислот, пентозофосфатного цикла и оксидазы (пероксидаза, о-дифенолаза, каталаза).

Исследованиями ряда авторов показано, что под влиянием термической обработки семян томатов в растениях изменяется активность ферментов (5,6,15). Однако эти исследования ведутся с целью закаливания растений, когда обработке подвергаются замоченные и набухшие семена. В литературе не встречается данных о влиянии предпосевной термической обработки воздушно-сухих семян на активность окислительно-восстановительных ферментов у растений томатов.

Нашими предыдущими работами показано, что обработка воздушно-сухих семян томатов повышает урожайность. Установлена положительная корреляция между урожаем грунтовых сортов томатов, продуктивностью фотосинтеза, интенсивностью накопления сухой массы, общей площадью листовой поверхности и содержанием пигментов зелёных пластид (4).

Цель настоящей работы - изучить влияние предпосевной термической обработки воздушно-сухих семян томатов на активность окислительно-восстановительных ферментов в онтогенезе растений.

Методика

В опытах использовались растения раннеспелых грунтовых сортов томатов 'Талалихин 186' и 'Грунтовый грибовский 1180'. За день до посева воздушно-сухие семена были обрабо-

таны в следующих температурных режимах:

- 1) контроль - семена, находившиеся в лаборатории при температуре 20°C,
- 2) 2°C
- 3) 45°C
- 4) 60°C
- 5) 75°C.

При обработке повышенными температурами семена прогревались в сушильном шкафу в течение 6 час., при пониженной температуре семена выдерживались в течение 6 час. в холодильнике при 2°C. Используемый нами режим обработки пониженной температурой принципиально отличается от режимов обработки семян, связанных с повышением холодостойкости растений (где обрабатываются набухшие семена).

Опыты проводились в 1979-1981 гг. на экспериментальной базе Латвийской сельскохозяйственной академии "Елгава". Растения высаживались квадратным способом с площадью питания 70 x 40 см и выращивались по общепринятой в Латвийской ССР агротехнике для томатов в открытом грунте. Исследования проводились в 4-кратной повторности по 15 растений в каждой.

Активность дегидрогеназ (алкоголь-, сукцинат-, изоцитрат-, глутаматдегидрогеназы и глюкозооксидазы) определялась по методу, описанному А.Ф.Сысоевым и Т.С.Красной (10). Активность пероксидазы и о-дифенолазы - методом А.Н.Бояркина (2), активность каталазы - изометрическим методом (8).

Для анализов использовались листья: на II этапе органогенеза - 3-й настоящий лист, на III этапе - 5-й настоящий лист, на IV этапе - 6-й настоящий лист, на V этапе - листья, в пазухах которых образуются генеративные органы, на IX этапе - листья, в пазухах которых находятся цветочные кисти с наиболее интенсивным цветением, на X-XII этапах - листья, в пазухах которых созревают плоды. Пробы листьев отбирали в одно и то же время - в 8-9 часов утра.

Состояние развития растений определялось установлением этапов органогенеза после препарирования почек роста и зачатков генеративных органов (7). Полученные результаты

обработаны статистически дисперсным анализом двух факторов (14).

Результаты и обсуждение

Активность ферментов в процессе онтогенеза растений томатов различна. Активная окислительная деятельность, характерная для ранних стадий развития, в период перехода к репродуктивному развитию сменяется преобладанием восстановительной активности (рис. 1, 2, 4). В этот период развития активность суммы дегидрогеназ достигает максимальной величины. В фазах плодообразования и плодоношения в листьях томатов опять преобладает окислительная деятельность ферментов.

Наиболее активным ферментом в листьях томатов оказалась пероксидаза (рис. 2). Выявленная активность её обнаруживается в течение всей вегетации, достигая максимума в фазе плодоношения. Снижение активности пероксидазы наблюдается во время IV-VI этапов органогенеза, что подтверждается данными польских ученых об изменении активности этого фермента в вегетативных органах томатов во время онтогенеза (17).

Наблюдается некоторая обратная зависимость между активностью пероксидазы, о-дифенолазы и каталазы (рис. 2, 3, 4): активность каталазы падает в период наивысшей активности пероксидазы и о-дифенолазы (X-XII этапы органогенеза). Очевидно это связано с качественными изменениями в ходе превращения дыхательных субстратов. В частности, показано, что ингибирование активности каталазы вызывает возрастание активности пероксидазы и о-дифенолазы и сдвиг отношения гликолиз:пентозофосфатный путь в сторону последнего (15, 1).

Активность о-дифенолазы в листьях томатов очень низка в начале вегетационного периода и постепенно повышается с возрастом растений, что подтверждается данными других авторов об изменении активности этого фермента в онтогенезе (9, 11, 12).

В начальные периоды роста растений - перед высадкой рассады в открытый грунт, т.е. на II, III, IV этапах орга-

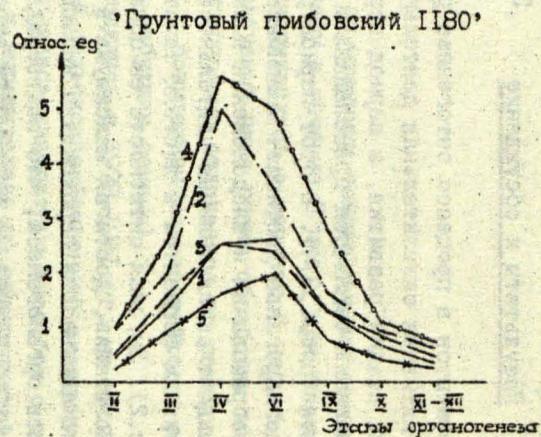
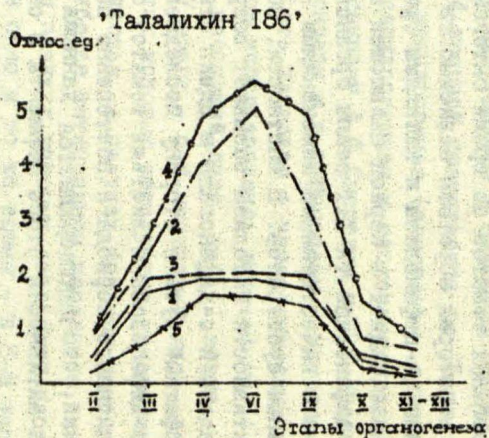
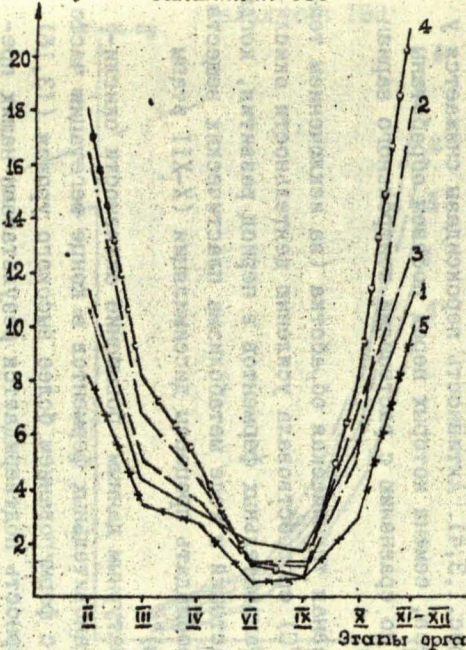


Рис. I. Активность суммы дегидрогеназ в листьях томатов под влиянием 6-часовой предпосевной термической обработки сухих семян

I - контроль; 2 - 2⁰С; 3 - 45⁰С; 4 - 60⁰С; 5 - 75⁰С

Относ. ед.

'Талалихин 186'



Относ. ед.

'Грунтовый грибовский 1180'

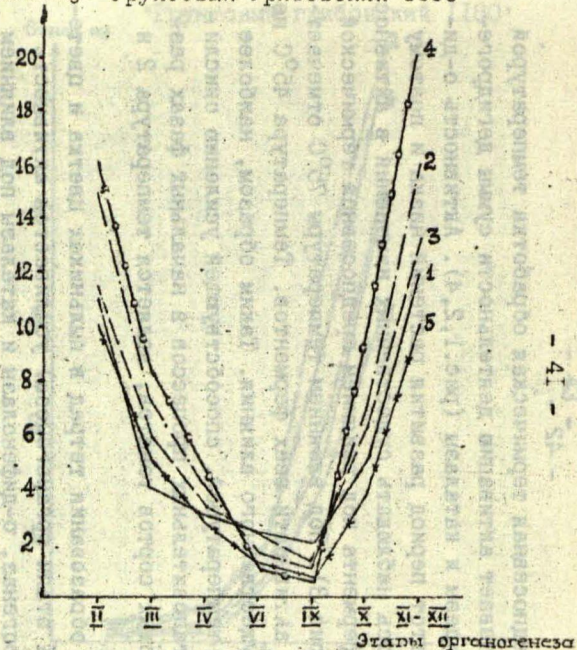


Рис. 2. Активность пероксидазы в листьях томатов под влиянием 6-часовой термической обработки сухих семян

I - контроль; 2 - 2°C; 3 - 45°C; 4 - 60°C; 5 - 75°C

ногенеза предпосевная термическая обработка температурой 2 и 60°C вызывает активацию деятельности суммы дегидрогеназ, пероксидазы и каталазы (рис. 1, 2, 4). Активность о-дифенолазы в этот период развития растений низка и поэтому нам не удалось наблюдать существенных изменений в активности данного фермента под влиянием предпосевной термической обработки (рис. 3). Под влиянием температуры 75°C отмечается снижение активности всех ферментов. Температура 45°C не оказывает существенного влияния. Таким образом, наиболее оптимальной температурой, способствующей усилению окислительно-восстановительных процессов в начальных фазах развития грунтовых сортов томатов, является температура 2 и 60°C.

В фазах образования тетрад в пыльниках цветка и цветения (VI и IX этапы органогенеза) усиливается активность суммы дегидрогеназ, о-дифенолазы и каталазы под влиянием температуры 2°C и 60°C. Температура 45°C не оказывает существенного влияния на направленность работы данных ферментов. Под влиянием температуры 75°C активность ферментов снижается (рис. 1, 3, 4). Активность пероксидазы снижается у всех вариантов, семена которых перед посевом обработаны термически, по сравнению с растениями контрольного варианта (рис. 2).

Предпосевная термическая обработка (за исключением температуры 75°C) способствовала усилению деятельности окислительно-восстановительных ферментов в период развития, когда в листьях растений в ходе метаболизма пластических веществ начинают преобладать процессы диссимиляции (X-XII этапы органогенеза).

По литературным данным повышение активности окислительно-восстановительных ферментов в конце вегетации часто коррелирует с формированием более высокого урожая (13, 16). Эта закономерность подтверждается результатами наших предыдущих опытов (4): под влиянием 6-часовой термической обработки (2°, 60°C) сухих семян грунтовых сортов томатов урожай плодов увеличивается на 18-75%. Повышение урожай-

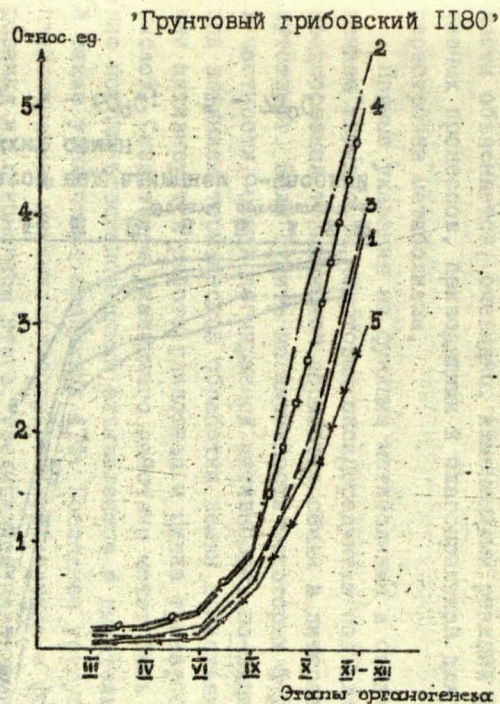
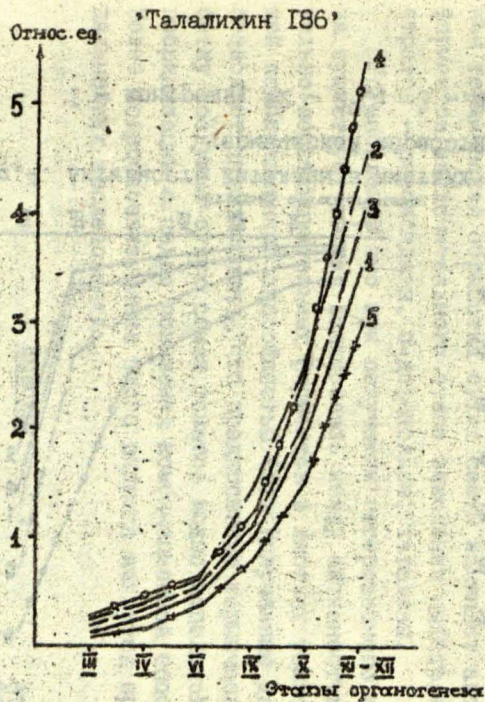
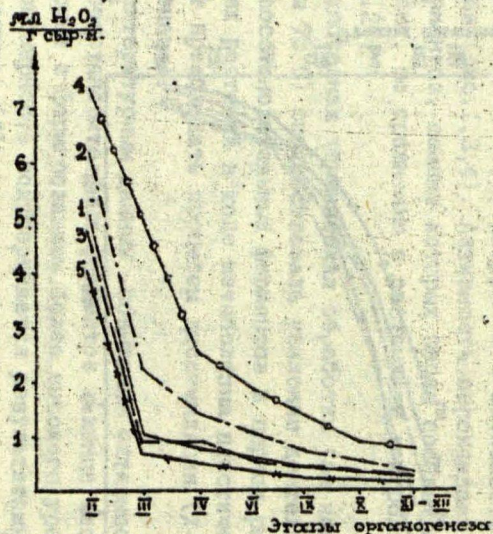


Рис. 3. Активность о-дифенолазы в листьях томатов под влиянием 6-часовой термической обработки сухих семян

I - контроль; 2 - 2°C; 3 - 45°C; 4 - 60°C; 5 - 75°C.

Талалихин 186



Грунтовый грибовский 1180

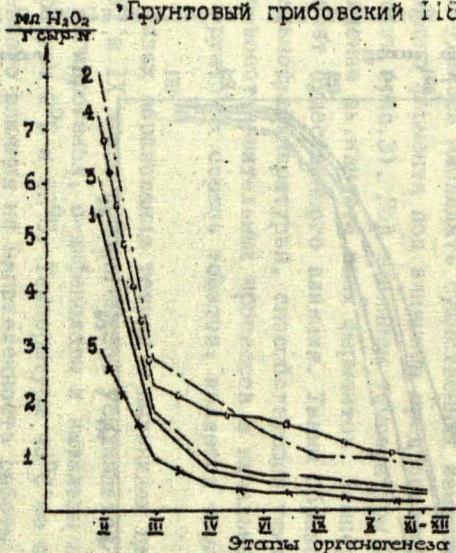


Рис. 4. Активность каталазы в листьях томатов под влиянием 6-часовой термической обработки сухих семян

I - контроль; 2 - 2°C; 3 - 45°C; 4 - 60°C; 5 - 75°C

ности объясняется, очевидно, изменениями реакций ферментативных процессов, приводящими к благоприятной для растений перестройке метаболизма.

Прямые указания на функции метаболизма в связи с изменением активности некоторых оксидоредуктаз под влиянием предпосевной термической обработки семян в литературе отсутствуют. Если судить по активности некоторых ферментов, в частности, общей дегидразной активности, по-видимому, под влиянием термической обработки семян в листьях растений активизируется работа гликолиза и цикла трикарбоновых кислот. Следствием указанного действия может быть повышение потока восстановленных эквивалентов в дыхательную цепь, а также увеличение продукции АТФ. Последнее усугубляется стабилизацией механизмов сопряжения окисления и фосфорилирования и, в конечном итоге, увеличением накопления органических веществ (1). Кроме активации дегидрогеназ предпосевная термическая обработка сухих семян изменяет активность ферментов заключительного этапа окисления дыхательных субстратов - пероксидазы, о-дифенолазы, каталазы.

Установлено, что при получении гетерозисного потомства существует тесная взаимосвязь между активностью окислительно-восстановительных ферментов в листьях томатов и общей комбинационной способностью (3). Полученные данные позволяют предположить, что предпосевную термическую обработку воздушно-сухих семян томатов можно использовать при гибридизации с целью повышения комбинационной способности. Более подробное изучение этого вопроса является предметом дальнейших исследований.

Выводы

1. Активность окислительно-восстановительных ферментов в листьях грунтовых сортов томатов во время онтогенеза различна: для ранних стадий развития характерна активная окислительная деятельность, в период перехода к репродуктивному развитию преобладает восстановительная активность, в конце вегетации - окислительная активность.

2. Предпосевная термическая обработка воздушно-сухих семян способствует усилению деятельности окислительно-восстановительных ферментов в листьях растений томатов во время онтогенеза, приводящей к благоприятной для растений перестройке метаболизма.
3. Наиболее оптимальной температурой, способствующей усилению окислительно-восстановительных процессов, является температура 2 и 60°C.

Литература

1. Анисимов А.А., Олюнина Л.Н. Дыхание растений и условия азотного питания. - Физиол. и биохим. культ. раст., 1981, т. 13, №2, с. 115-124.
2. Бояркин А.Н. Быстрый метод определения активности пероксидазы. - Биохимия, 1951, т. 16, №4, с. 352-357.
3. Викмане М.Я., Дзерве К.Я. Активность оксидоредуктаз в листьях сортов, используемых для получения гетерозисных гибридов томатов. - В кн.: Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им. П. Стучки, 1973, т. 183, с. 48-57.
4. Викмане М.Я., Дзерве К.Я., Мауриня Х.А., Рудзите Л.Т. Предпосевная термическая обработка семян томатов с целью повышения их урожайности. - В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс: Мокслас, 1980, с. 210-216.
5. Зауралов О.А. Влияние низких температур на физиологические процессы в растениях томатов. - Физиол. раст., 1957, т. 4, в. 6, с. 502-507.
6. Кушниренко С.В. Последствие прерывистого охлаждения семян на процессы дыхания теплолюбивых растений в связи с устойчивостью их к температурам, близким к нулю. - В кн.: Биохимические основы повышения качества семян сельско-

хозяйственных растений. М.: Наука, 1964, с. 230-236.

7. Полумордвинова И.В. Органогенез томатов. - Бюл. ВНИИ растениеводства, 1976, №64, с. 23-28.
8. Починок Х.Н. Определение активности каталазы иодометрическим методом. - Научн. труды АН УССР, Киев, 1950, с. 92-107.
9. Роньжина О.А. О связи развития растений с перестройкой некоторых окислительных ферментов в онтогенезе. - Доклады АН СССР, 1957, т. 113, №2, с. 462-465.
10. Сысоев А.Ф., Красная Т.С. Метод определения активности специфических дегидрогеназ в растениях. - Научно-техн. бюллетень Всес. селекционно-генетического ин-та, Одесса, 1967, №7, с. 52-59.
11. Chappet A., Dobouchet J. Activite isoperoxydasiqne et variations delongation. - C.F. Acad. Sci. 1972, 274, Nr. 6, pp. 889-892.
12. Herszcowicz I. Estudios sobre morfogenesis foliar en Lycopersicon-esculentum Mill. con especial referencia a fenomenos de envejecimiento. - Bol. Acad. nac. scienc. 1975, 51, Nr. 1-2, pp. 93-177.
13. Jaiswal V.S., Kumar A. Changes in peroxidase and its multiple forms in relation to sex differentiation in *Coccinia indica*. - Biochem. und Physiol. Pflanz. 1980, 175, Nr. 6, pp. 578-581.
14. Liepa I. Biometrija. Riga, 1974.
15. Maluf W.R., Tigchelaar E.C. Responses associated with low temperature seed germinating ability in tomato. - J. Am. Soc. Hortic. Sc. 1980, vol. 105, Nr. 2, pp. 280-283.
16. Popova D., Nicolov S. Peroxidase activity of pepper (*Cap-sicum annuum* L.) heterosis hybrids. - Докл.

Болг.АН, 1977, 30, №1, с.121-123.

17. Stanislawski I.I. et al. Wplyw 6-benzylaaminopuryny o chloru 2-chloroethyltrojmethyleamoniowego na aktywnose peroksydasy i zawartose witaminy c w okreisie wegetacji pomidorow. - Hodawla Rosl. Aklimat. Nasienn. 1967, 11.

ВАРНА Р.Я., РИЕКСТИНЯ Х.П., ФРИДБЕРГА А.О.

ВЛИЯНИЕ ЭТРЕЛА И ГИББЕРЕЛЛИНА НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ОГУРЦА

В литературе довольно много описаний влияния теперь уже известных физиологически активных веществ - гиббереллинов и этрела на растения. Этрел (2-хлорэтилфосфоновая кислота) разрушается с выделением фитогормона этилена (II, I2, I9), что, изменяя гормональный баланс в тканях, тормозит рост и усиливает женскую сексуализацию растений (2, I6). Гиббереллины стимулируют рост растений и усиливают мужскую сексуализацию растений (2, I7, I8).

Гораздо меньше, особенно в отношении этрела, изучена физиология обработанных данными веществами растений. Этрел и гиббереллин оказывают противоположное влияние на сексуализацию растений, что используют в производстве гетерозисных семян (6, I3), ибо растения с различным половым типом дают больший гетерозисный эффект (9). Имеются также данные, что сорта томатов, использованные в качестве материнских растений, отличаются более высоким содержанием пигментов в листьях, чем отцовские (4). Таким образом, содержание пигментов, участвующих в важнейших окислительно-восстановительных реакциях фотосинтеза, может в какой-то мере характеризовать влияние этрела и гиббереллина на сорта огурцов с разным типом цветения (7, 8).

Методика

Объектом исследований служили два сорта огурца - частично двудомный сорт женского типа 'Урожайный-713' и сорт мужского типа 'Dindora zaliye kekari'.

Опыт был заложен летом 1981 г. в вегетационном домике. Растения выращивались в почве в деревянных ящиках.

На фазе I-2 настоящих листьев проводилось трёхкратное

опрыскивание опытных растений растворами 0,01% этрела (варианты У_э и Д_э) или 0,15% гиббереллина Курганского производства (варианты У_Г и Д_Г). Интервал между обработками - 3 дня. Контрольные растения (Д_к и У_к) - без обработки. Первые образцы для определения пигментов брались через день после последней обработки (II VIII). Диски вырезались пробочным сверлом с верхнего развитого листа. Повторно образцы брались через неделю 18 и 25 VIII. В последний срок у растений сорта 'Урожайный-713' отмечалось начало цветения.

Анализ проводился в трёх повторностях. Для извлечения пигментов пользовались 100% ацетоном. Концентрация пигментов определялась спектрофотометрически (10). Одновременно брались параллельные пробы для определения сухой массы листьев.

Результаты и обсуждение

Содержание пигментов рассчитано на площадь листовой поверхности. По содержанию каротиноидов оба исследованных сорта огурцов отличаются между собой только в первый срок определения пигментов (на фазе 4-5 листьев). Так, сорт 'Урожайный-713' содержит 1,779 мг/дм², а сорт 'Dindora zalie kekagu' 0,649 мг/дм² (табл. I, 2). Генчев С. с сотрудниками (5) в линиях огурцов разных половых типов существенных различий по содержанию пигментов в листьях растений на фазе 4-6 и 8-10 листьев не обнаружил.

В нашем опыте наибольшее влияние этрела и гиббереллина на содержание пигментов в листьях огурцов наблюдалось в первый срок определения, т.е. на фазе бутонизации растений. У сорта мужского типа 'Dindora zalie kekagu' гиббереллин снижал содержание зелёных пигментов примерно на 25%, каротиноидов на 16%. Этрел повышал содержание каротиноидов на 42%, одновременно снижал содержание хлорофилла В на 47% за счёт этого и сумму хлорофиллов примерно на 17% (табл. 2, рис. 2). У сорта женского типа 'Урожайный-713' также в первый

Таблица I

Содержание пигментов в листьях огурца сорта 'Урожайный-713' (мг/дм²)

Вариант	Дата	Хлорофилл А	Хлорофилл В	Хлорофилл А+В	Каротиноиды
У _к	II VIII	1,656 ±0,0588	1,144 ±0,0605	2,790 ±0,0301	1,779 ±0,0551
	18 VIII	1,792 ±0,0476	0,831 ±0,0585	2,644 ±0,0535	0,328 ±0,0560
	25 VIII	1,559 ±0,0746	1,005 ±0,0191	2,564 ±0,0745	0,465 ±0,1411
У _э	II VIII	1,695 ±0,0434	0,830 ±0,0810	2,536 ±0,0649	1,645 ±0,0649
	18 VIII	1,854 ±0,0420	0,816 ±0,0378	2,660 ±0,0920	0,315 ±0,0067
	25 VIII	1,503 ±0,0677	0,943 ±0,0548	2,483 ±0,0537	0,371 ±0,0343
У _г	II VIII	1,529 ±0,0862	1,046 ±0,0544	2,531 ±0,0832	0,632 ±0,0283
	18 VIII	1,659 ±0,0599	0,829 ±0,0384	2,467 ±0,1766	0,303 ±0,0508
	25 VIII	1,749 ±0,0788	1,213 ±0,0422	2,962 ±0,1147	0,344 ±0,0427

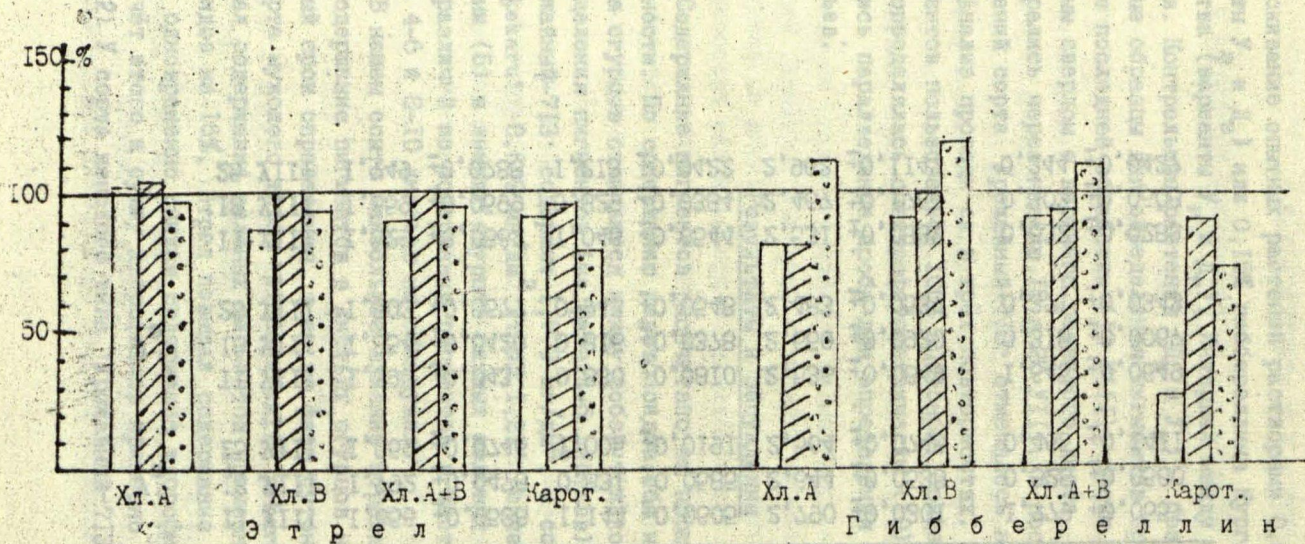


РИС. - ВЛИЯНИЕ ЭТРЕЛА И ГИББЕРЕЛЛИНА НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЬЯХ ОГУРЦА СОРТА "УРОЖАЙНЫЙ 713" (в % от контроля)

- 11 августа
 - 18 августа
 25 августа

срок определения под влиянием этрела содержание хлорофилла В на 12% и сумма хлорофиллов на 9% ниже, чем у контрольных растений. Гиббереллин оказывал отрицательное влияние на содержание хлорофилла А (8%); намного (65%) снижено содержание каротиноидов (табл. 2, рис. 1). По данным Генчева С. (5) более характерные результаты обработки огурцов этрелом и гиббереллином проявились в начальной исследованной фазе (4-5 листьев). ГК угнетала содержание хлорофилла А и каротиноидов во всех изученных линиях огурцов. Этрел в указанном эксперименте повышал содержание пигментов в линии мужского типа (5). Результаты наших исследований показали, что этрел у сорта 'Dindona zalie kekaru' также повысил в начале исследований на 42% содержание каротиноидов и во второй срок (на фазе бутонизации) - хлорофилла А на 16%. Однако, содержание хлорофилла В в листьях под влиянием этрела снизилось у обоих сортов: у 'Dindona zalie kekaru' на 15%, у сорта 'Урожайный-713' - на 12%. В отличие от угнетающего действия, которое оказывал маскулинизирующий фактор гиббереллина на содержание хлорофилла у сорта женского типа 'Урожайный-713' на фазе бутонизации, в последний срок определения пигментов, т.е. в начале цветения, содержание хлорофилла А повышено на 12% и хлорофилла В на 20%.

Из изложенного следует, что влияние гиббереллина проявляется в сторону снижения содержания хлорофилла А и каротиноидов у обоих исследованных сортов, что соответствует имеющимся в литературе данным о влиянии гиббереллина на содержание пигментов (табл. 1, рис. 1). Артамонов В.Л. (1) данное явление объясняет замедлением процессов синтеза и ускорением разрушения хлорофилла. Якушкина Н.И. и Пушкина Г.П. (15) отмечают, что гиббереллин задерживал образование хлоропластов, не изменяя их число и увеличивал количество НАДФН₂. Так как это происходило одновременно с увеличением образования АТФ, авторы предполагают, что гиббереллин усиливает нециклическое фотофосфорилирование (8, 15).

Как видно, влияние гиббереллина на физиологические

Таблица 2

Содержание пигментов в листьях огурца сорта 'Dindora zaliе kekari' (мг/дм²)

Вариант	Дата	Хлорофилл А	Хлорофилл В	Хлорофилл А+В	Каротиноиды
Д _к	II VIII	1,854 ±0,1835	1,283 ±0,1816	3,203 ±0,4750	0,649 ±0,0803
	18 VIII	1,629 ±0,0926	0,947 ±0,0540	2,577 ±0,1403	0,433 ±0,0962
	25 VIII	1,586 ±0,0650	1,048 ±0,0820	2,565 ±0,1783	0,396 ±0,0306
Д _э	II VIII	1,949 ±0,0205	0,685 ±0,0226	2,638 ±0,0311	0,927 ±0,0290
	18 VIII	1,901 ±0,0441	0,859 ±0,0564	2,801 ±0,1181	0,398 ±0,0221
	25 VIII	1,598 ±0,0774	1,120 ±0,0951	2,718 ±0,1638	0,321 ±0,0337
Д _т	II VIII	1,409 ±0,0567	0,968 ±0,0293	2,373 ±0,0889	0,592 ±0,0903
	18 VIII	1,772 ±0,0191	0,808 ±0,0662	2,529 ±0,1558	0,359 ±0,0231
	25 VIII	1,654 ±0,0607	1,195 ±0,0559	2,850 ±0,1342	0,337 ±0,0601

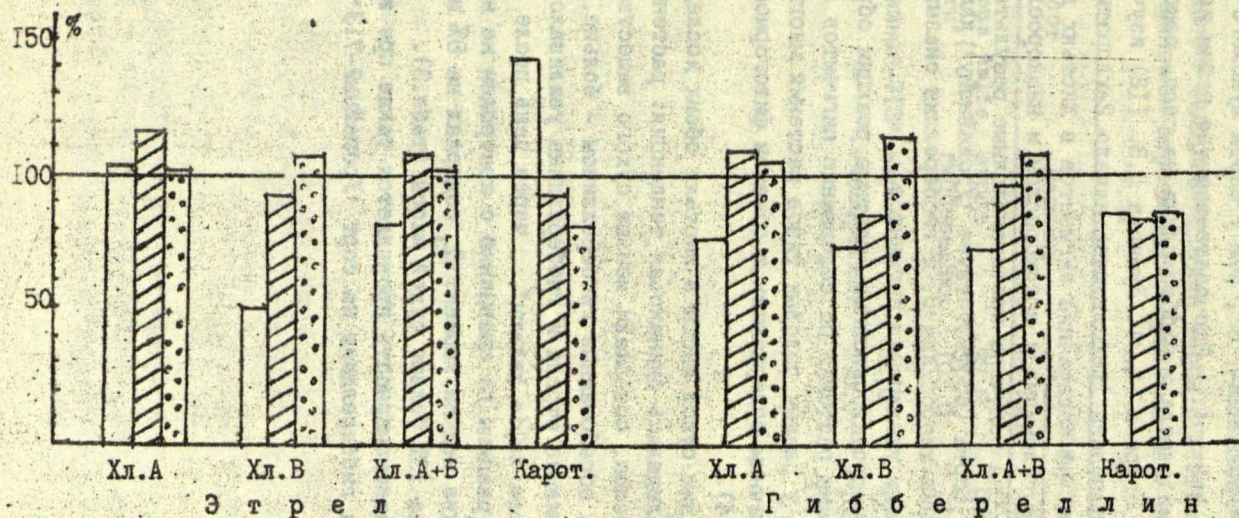


РИС.2 ВЛИЯНИЕ ЭТРЕЛА И ГИББЕРЕЛЛИНА НА СОДЕРЖАНИЕ ПИГМЕНТОВ В ЛИСТЯХ ОГУРЦА СОРТА "ДИНДОНЯ ЗАЛИЕ НЕКАРУ" (в % от контроля)

□ - 11 августа

▨ - 18 августа

▤ - 26 августа

процессы сильнее проявляется и дольше сохраняется у сорта женского типа 'Урожайный-713', чем у сорта мужского типа 'Dindona zaļie ķekaru'. Это соответствует нашим исследованиям о влиянии этрела и гиббереллина на рост, сексуализацию и урожай огурцов (2,3). Рункова Л.В. (12) изучала влияние ГК и кампозана (действующее начало 2-хлорэтилфосфоновая кислота) на содержание пигментов в листьях декоративных растений гелениума и высокорослом и низкорослом сортах флоксов. Она получила противоположные результаты: у низкорослого сорта (соответствует 'Урожайному') кампозан снизил содержание хлорофилла В, а гиббереллин оказывал влияние в сторону увеличения пигментов.

Наблюдаемые противоположные ответные реакции обработанных фитогормонами растений по содержанию пигментов в разные сроки анализов у разных половых типов растений многие авторы объясняют различным содержанием и обменом фитогормонов в листьях (5,8,14).

По содержанию сухой массы в листьях обоих исследованных сортов наблюдалась одинаковая тенденция: растения, обработанные этрелом, содержали меньше сухого вещества, чем контрольные, а обработанные гиббереллином - больше. Причём, со временем влияние этрела и гиббереллина усиливалось. Так, у сорта 'Dindona zaļie ķekaru' через день после последней обработки разницы по сравнению с контролем не наблюдалось, спустя две недели вариант D_3 содержал на 8% меньше, а вариант D_7 на 13% больше сухой массы (табл.3).

Подобная закономерность проявляется также при воздействии этрела и гиббереллина на сорт 'Урожайный-713'.

Таблица 3

Изменение содержания сухой массы в листьях огурцов под влиянием этрега и гиббереллина (в % от контроля)

Сорт	Вариант	Срок определения		
		II У III	18 У III	25 У III
'Dиндоца заје кекару'	этрел	97,8	94,3	91,9
	гиббереллин	100 0	112,2	113,4
'Урожайный-713'	этрел	92,0	92,3	91,9
	гиббереллин	108,0	103,2	113,4

Выводы

1. Под влиянием гиббереллина в первые дни после обработки в листьях огурца, как женского, так мужского типов, снижается содержание хлорофилла А и каротиноидов.
2. Под влиянием этрела в первые дни после обработки в листьях огурца, как женского, так мужского типов, снижается содержание хлорофилла В и увеличивается содержание каротиноидов в листьях сорта мужского типа.
3. Влияние этрела больше проявляется на сортах мужского типа, а гиббереллина - на сортах женского типа.
4. Под влиянием этрела содержание сухой массы листьев растений огурца снижается, а под влиянием гиббереллина увеличивается.

Литература

1. Артамонов В.И. О синтезе и разрушении хлорофилла в растениях под влиянием гиббереллина и витамина В₆. - Физиология растений, 1976, т. 13, в. 3, с. 424-428.
2. Варна Р.Я., Эглите В.Р., Мауриня Х.А., Вербовская И.В. Влияние этрела и гиббереллина на рост и характер цветения растений огурца. - В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс: Мокслас, 1980, с. 139-146.
3. Варна Р.Я., Эглит В.Р., Вербовская И.В. Влияние этрела и гиббереллина на урожай огурцов. - В кн.: Пол у растений и гетерозис. Рига, 1979, с. 49-59.
4. Викмане М.Я., Дзерве К.Я., Рудзите Л.Т. Способ подбора родительских пар гетерозисных гибридов грунтовых сортов томатов. - В кн.: Пол у растений и гетерозис. Рига, 1979, с. 39-48.

5. Генчев С., Шафик А. Влияние на някои физиологично активни вещества върху съдържанието на пластидните пигменти при различни полоти-
типове краставици. - В кн.: Физиология на
растенията. София, 1978, т. 4, кн. 3, с. 18-26.
6. Гусева Л. И., Маштакова А. Х. Получение и използване
двудомных форм в селекции огурцов. - Тру-
ды Молд. НИИ Орошаемого земледелия и ово-
щеводства, 1970, т. II, в. I, 154-160.
7. Дулин А. Ф. Влияние регуляторов роста на процесс фото-
фосфорилирования. - В кн.: Механизм дейст-
вия гербицидов и синтетических регулято-
ров роста растений и их судьба в биосфе-
ре. Пуш. ю, 1975.
8. Карабанов И. А. Витамины и фитогормоны в жизни растений. -
Минск: Урожай, 1977.
9. Мауриня Х. А. Получение и използване физиологических
фенокопий. - В кн.: Пол у растений и ге-
терозис. Рига, 1973, с. 92-101.
10. Методы биохимического анализа растений. - Ленинград, 1978,
с. 90-101.
11. Ракитин Ю. В., Ракитин В. Ю. Природа действия 2-хлорэтил-
фосфоновой кислоты и других этиленвыделяю-
щих регуляторов роста и развития растений. -
Агрехимия, 1979, № 5, с. 126-149.
12. Рункова Л. В. Регуляция ростовых процессов и уровня эн-
догенных физиологически активных веществ
у растений с помощью кампазана. - В кн.: -
Фитогормоны - регуляторы роста растений.
М.: Наука, 1980, с. 119-133.
13. Тараканов Г. И., Агапова С. А. О влиянии обработки этре-
лом на проявление пола у огурцов и возмож-
ности использования его в гибридном семе-

новодстве. - Докл. Моск. с-х акад. им. К. А. Тимирязева. Плодоводство и овощеводство, 1973, в. 195, с. 157-162.

14. Хрянин В. Н., Хрянина Т. М. Действие хлорхолинхлорида и гиббереллина на рост и развитие растений. - В кн.: Рост растений и пути его регулирования. М., 1976, с. III-II9.
15. Якушкина Н. И., Пушкина Г. П. Некоторые особенности влияния гиббереллина и кинетина на содержание хлорофилла и на процесс фотофосфорилирования в проростках кукурузы. - Физиология растений, 1971, т. 18, в. 5, с. 898-903.
16. Ярашюнене В. А., Новицкене Л. Л. Влияние 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на проявление пола и урожайность у некоторых сортов огурцов. - В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев: Наукова Думка, 1977, с. 77-80.
17. Atsmon D., Lang A., Light E. N. Contents and recovery of gibberellins in monoecious and gynoecious cucumber plants. - Plant Physiol., 1968, vol. 43, Nr. 5, pp. 806-810.
18. Peterson C. E., La Moine D. Induction of Staminate flowers on gynoecious cucumbers with gibberellin A₃. - Science, 1960, vol. 131, Nr. 3413, pp. 1673-1674.
19. Warner H. L., Leopold A. C. Ethylene evolution from 2-chloroethylphosphonic acid. - Plant Physiol., vol. 44, Nr. 1, pp. 156-158.

ЗЕЛЕНКО С.И., ДУМПЕ Э.В.

ВЛИЯНИЕ КАМПОСАНА НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ РАСТЕНИЙ ШПИНАТА

В последние годы возрастает применение регуляторов роста растений. В работах последних лет все больше встречается данных о влиянии кампосана на посевы зерновых культур. Кампосан широко применяется в практике сельского хозяйства как за рубежом, так и в Советском Союзе (4,6).

Основным действующим веществом кампосана является этрел (2-хлорэтилфосфоновая кислота). По данным ряда авторов этрел влияет на формирование пола у растений - вызывает увеличение количества женских цветков (1,7,9), вследствие чего повышается урожай раннего сбора огурца (2,3,8).

В настоящее время еще недостаточно изучено влияние кампосана на физиологические процессы растений. В литературе имеются указания на то, что применение кампосана ингибирует рост стебля, прирост ассимиляционной поверхности, скорость цветения, уменьшает содержание полифенолов, но увеличивает уровень ауксинов и изменяет содержание пигментов (4,5).

Цель нашей работы - изучение влияния кампосана на процессы роста и дыхания растений шпината.

Методика

Объектом исследований служили растения шпината сорта 'Виктория'.

Растения выращивались на питательном растворе Юнопа с добавкой микроэлементов по Арнону. Через каждые 10-12 дней питательный раствор менялся.

Влияние кампосана изучалось при замачивании семян на 2 часа в растворе 200 мг/л (соответствует 100 мг/л 2-хлорэтилфосфоновой кислоты), при опрыскивании растений раствором 100 мг/л (соответствует 50 мг/л 2-хлорэтилфосфоновой кислоты) в фазе первого настоящего листа и при добавлении кампосана

(10 мг/л) в питательный раствор. Концентрация в питательном растворе была снижена, т.к. влияние кампосана на растения было непрерывным, а при замачивании семян или опрыскивании растений - кратковременным. Контролем служили растения, семена которых замочены в воде.

Интенсивность дыхания определялась методом открытой манометрии на аппарате Варбурга. Интенсивность дыхания листьев и корневых систем растений выражалась в мкл O_2 на мг сухой массы.

Результаты и обсуждение

Интенсивность дыхания листьев растений шпината под воздействием кампосана в основном возрастает (рис. 1). В начале опыта в фазе 1-го настоящего листа повышение интенсивности дыхания наблюдается в вариантах, где кампосан применяется в питательном растворе и при замачивании семян. У опрыснутых раствором кампосана растений значительное повышение интенсивности дыхания листьев по сравнению с контролем наблюдается в фазах 2-го и 3-го настоящего листа. В период с фазы 2-го до 3-го настоящего листа наблюдается некоторое снижение интенсивности дыхания как у контрольных, так и у опытных растений, но в конце опыта в фазе 3-го настоящего листа, т.е. в период, когда начинается дифференциация мужского и женского пола, у растений, обработанных раствором кампосана, интенсивность дыхания значительно выше, чем у контрольных (на 9,3 % у растений, семена которых замочены в растворе кампосана, на 10,4 % в варианте с кампосаном в питательном растворе и на 21,3 % у опрыснутых раствором кампосана растений).

Повышение интенсивности дыхания корневых систем у опрыснутых растений под влиянием кампосана наблюдается в течение всего экспериментального периода. Наибольшие различия в интенсивности дыхания между контрольными и опрыснутыми растениями (на 81 %) наблюдаются в фазе 3-го настоящего

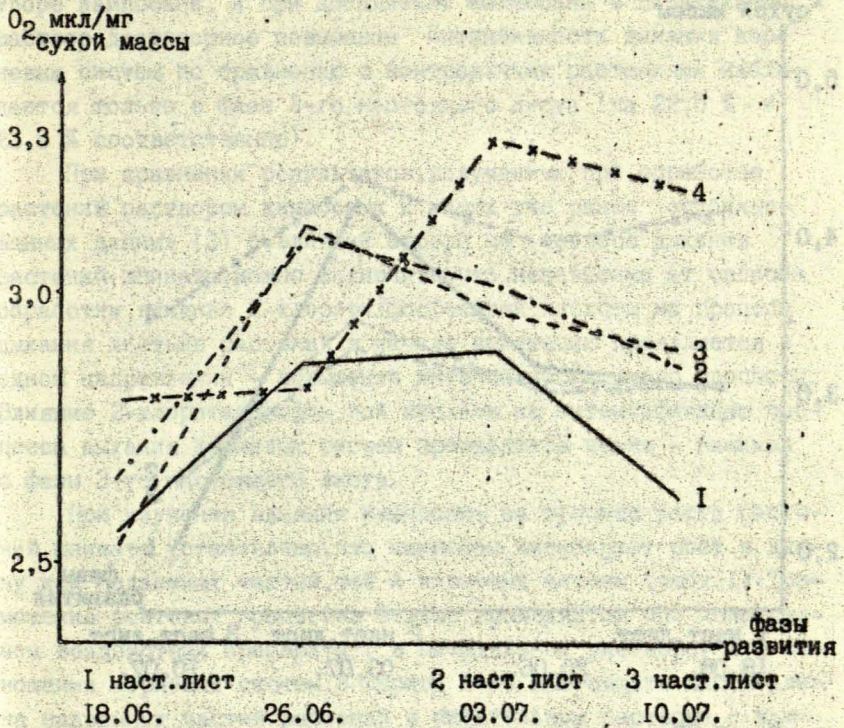


Рис. I. Влияние кампосана на интенсивность дыхания листьев растений шпината

- I - контроль
- 2 - семена замочены в растворе кампосана
- 3 - кампосан в питательном растворе
- 4 - растения опрыснуты раствором кампосана

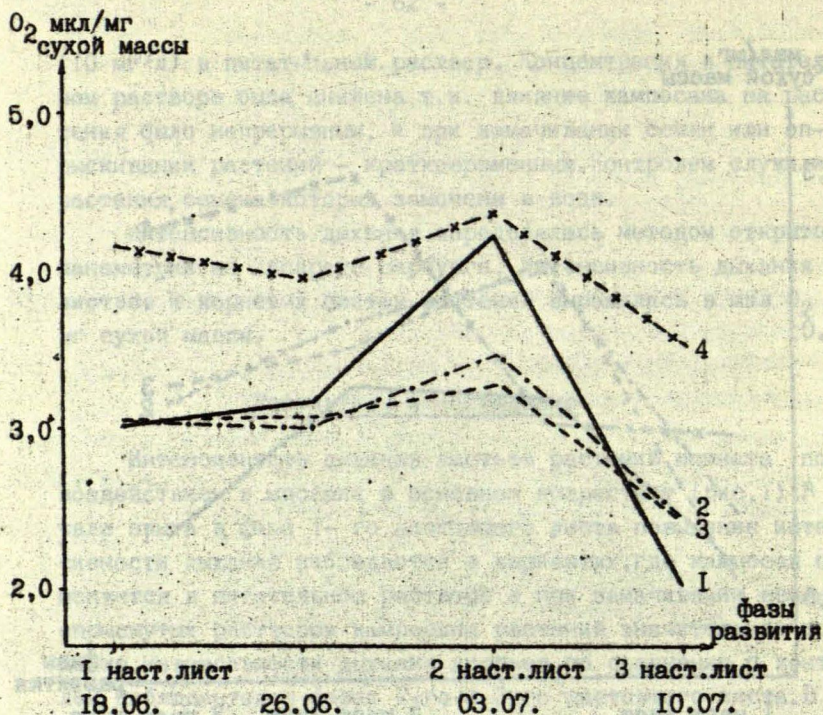


Рис.2. Влияние кампосана на интенсивность дыхания корней растений шпината

1 - контроль

2 - семена замочены в растворе кампосана

3 - кампосан в питательном растворе

4 - растения опрыснуты раствором кампосана

листа (рис.2). У растений, семена которых замочены в растворе кампосана, и при добавлении кампосана в питательный раствор достоверное повышение интенсивности дыхания корневых систем по сравнению с контрольными растениями наблюдается только в фазе 3-го настоящего листа (на 22,5 % и 23,5 % соответственно).

При сравнении результатов, полученных при обработке растений раствором кампосана и наших уже ранее опубликованных данных (3) о влиянии этрела на процесс дыхания растений шпината, можно заключить, что независимо от способа обработки, влияние 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на процесс дыхания листьев растений в начале вегетации проявляется в одном направлении - повышении интенсивности этого процесса. Влияние 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на интенсификацию процесса дыхания корневых систем проявляется позже - начиная с фазы 3-го настоящего листа.

При изучении влияния кампосана на процесс роста растений шпината установлено, что кампосан ингибирует рост в длину как надземных частей, так и корневых систем (табл. I). Торможение ростовых процессов больше проявляется при непрерывном воздействии препарата (в питательном растворе) и в отношении корневых систем. В период 3-го настоящего листа длина надземных частей растений в питательном растворе с кампосаном составляет 67,3 %, а корневых систем только 14,7 % по сравнению с контрольными растениями, тогда как у растений, семена которых замочены в растворе кампосана, длина надземных частей - 95,0 % и корневых систем - 69,5 % от контроля.

При замачивании семян в растворе кампосана значительно увеличивается масса как надземных частей (на 36,5 %), так и корневых систем (на 53,6 %) растений шпината, но при добавлении кампосана в питательный раствор масса растений уменьшается.

Обобщая имеющиеся в литературе и наши данные, можно предположить, что повышение интенсивности дыхания при крат-

Таблица I

Влияние кампосана на рост растений шпината (в фазе 3-го настоящего листа).

Вариант	Надземные части				Корневые системы			
	Длина в см	в % к контр.	Средняя мас-са в г в % к I раст.	в % к контр.	Длина в см	в % к контр.	Средняя мас-са в г в % к I раст.	в % к контр.
Контроль	10,1±0,14	100,00	2,534±0,42	100,00	26,6±0,39	100,00	0,560±0,07	100,00
Кампосан в питат. растворе	6,8±0,08	67,30	1,210±0,01	47,80	3,9±0,12	14,70	0,264±0,01	47,10
Семена замочены в растворе кампосана	9,6±0,10	95,00	3,460±0,27	136,50	18,5±0,27	69,50	0,860±0,11	153,60

ковременном воздействии 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на растения является продуктивным, но непрерывное воздействие на корневую систему может вызвать непродуктивное повышение интенсивности дыхания, что приводит к слишком большой задержке ростовых процессов растений.

Выводы

1. Опрыскивание растений шпината раствором кампосана (100 мг/л) повышает интенсивность дыхания листьев и корневых систем растений, особенно в фазе 3-го настоящего листа.
2. Замачивание семян растений шпината в растворе кампосана в концентрации 200 мг/л и добавление кампосана в питательный раствор вызывает повышение интенсивности дыхания листьев в период с 1-го до 3-го настоящего листа и интенсивности дыхания корневых систем в фазе 3-го настоящего листа.
3. Кампосан ингибирует рост в длину как надземных частей, так и корневых систем растений шпината.
4. При замачивании семян в растворе кампосана (200 мг/л) увеличивается масса надземных частей и корневых систем растений шпината.

Литература

1. Агапова С.А. Об использовании этрела в гибридном семеноводстве тепличного огурца. - Докл. Советских ученых к XIX международному конгрессу по садоводству, М.: Колос, 1974, с.307-310.
2. Варна Р.А., Эглит В.Р., Вербовская И.В. Влияние этрела и гиббереллина на урожай огурцов. - В кн.: Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им. П.Стучки, 1979, с.49-59.
3. Думпе Э.В., Зеленко С.И., Мауриня Х.А., Саблина И.Ф. Влияние этрела на рост и интенсивность дыхания растений шпината. - В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс: Мокслаб, 1980, с.134-139.

4. Петерсон Э.К., Романовская О.И., Крейцберг О.Э. Влияние препарата кампосана на устойчивость к полеганию и структуру урожая некоторых зерновых культур. - В кн.: Регуляция роста и питание растений. Вильнюс: Мокслас, 1980, с.127-133.
5. Рункова Л.В. Регуляция ростовых процессов и уровня эндогенных физиологически активных веществ у растений с помощью кампосана. - В кн.: Фитогормоны регуляторы роста растений. М.: Наука, 1980, с.119-133.
6. Трнка М. Кампосан - перспективный регулятор роста озимой ржи. - Международн. с-х. ж., 1977, №2, с.105-106.
7. Ejsmond J. Wplyn Ethrelu na wytwarzanie kwiaton zen-skich i mesrich oraz plonowanie ogerkow. Biul. warzywn. Inst. warzywn. Skrierniewiczach, 1974, 16, pp.229-236.
8. Gabino Crispin Churata, Masca Manuel-Awad Marcel Efeito do acido-2 chloroetilfosfonico (ethephon) no florescimento e na frutificacao de pupino (*Cucumis sativus* L.). - Rev. Ceres. Univ. Fed. Vicoso, 1974, 21, Nr. 116, pp.284-293.
9. Sams Carl E., Krugger W.A. Ethephon alteration of flowering and frud set patter of summer squash. - Hort. Science, 1977, 12, Nr. 2, pp.162-164.

ЭГЛИТ В.Р., ВЕРБОВСКАЯ И.В.

ВЛИЯНИЕ ПРЕДПОСЕВНОЙ ТЕРМИЧЕСКОЙ ОБРАБОТКИ СЕМЯН НА УРОЖАЙНОСТЬ ОГУРЦОВ В ПРОИЗВОДСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

В связи с исследованиями факторов, вызывающих смещение пола у растений, было обнаружено, что действие температуры в определённых условиях может проявиться в изменении характера цветения растений (2). У огурца (*Cucumis sativus* L.), принадлежащего к однодомным, раздельнополым растениям, феминизация растений (изменение соотношения пестичных и тычиночных цветков в пользу пестичных) может явиться предпосылкой для увеличения урожая (1,2).

В производственных условиях совхоза "Олайне" Рижского района проверялись результаты ранее проведённых вегетационных опытов (1). Для экспериментов выбраны те режимы термической обработки семян, которые, наряду с изменением сексуализации растений, увеличили урожай огурцов при выращивании в вегетационных сосудах под открытым небом и на опытных участках Ботанического сада ЛГУ им. П.Стучки.

Методика

В данной работе приводятся результаты трёхлетних производственных опытов по двум режимам обработки семян двух сортов огурцов: местный сорт 'Диндоня залие кекару' и сравнительно новый для ЛатвССР сорт 'Лиabelle' (ГДР).

Воздушно-сухие семена обрабатывались в течение 6 часов при температуре:

- 1) $+65^{\circ}\text{C}$ - "тёплая" обработка ($+65^{\circ}$)
- 2) $+2^{\circ}\text{C}$ - "холодная" обработка ($+2^{\circ}$)
- 3) $+20^{\circ}\text{C}$ - контрольный вариант (К).

Семена высевались в горшочки или ящики с торфоперегнойной смесью, проращивались в маточной теплице совхоза и в фазе 3-5 листьев рассады высаживалась на постоянное место.

Огурцы выращивались в условиях неотопливаемых полиэтиленовых теплиц и в парниках (после уборки из них рассады капусты). Растения всех вариантов росли на одинаковом фоне агротехники, применяемой в совхозе "Олайне" соответственно для теплиц и парников.

Растения каждого варианта выращивались в 4-х повторностях: в теплицах - на площади от 30 до 60 м², в парниках - на площади 100 м² в каждом варианте.

Урожай убирался 3 раза в неделю. Оценка урожая (кг/м²) в стоимостном выражении рассчитывалась соответственно периодам смены цен на огурцы в каждом году.

Результаты и обсуждение

В производственных условиях совхоза "Олайне" испытываемые режимы ("тёплый" и "холодный") предпосевной термической обработки семян огурцов сорта 'Диндоня залие кекару' в течение 3-х лет как в полиэтиленовых теплицах, так и в парниках дали положительные результаты (табл. I, рис. I).

Во всех условиях эксперимента у обоих вариантов обработки семян сорта 'Диндоня залие кекару' урожай (в среднем за 3 года) увеличился на 8,3% (от 2,6 до 13,6% в варианте "тёплой" обработки и от 2,6 до 10,1% в варианте "холодной" обработки), что в стоимостном выражении составило 0,42 руб/м² (от 0,16 до 0,78 руб/м²) при "тёплой" обработке и 0,54 руб/м² (от 0,35 до 1,47 руб/м²) при "холодной" обработке (табл. I, рис. I, 2).

Следует обратить внимание на то, что при оценке изменения величины урожая огурцов под влиянием того или иного фактора необходимо учитывать особенности структуры урожая у этой культуры. Поскольку урожай снимается периодически в течение вегетационного периода, стоимость ранних урожаев более высокая, чем поздних. Поэтому величина массы общего урожая огурцов не полностью отражает целесообразность применения какого-либо метода обработки. Так, например (табл. I), у сорта 'Диндоня залие кекару' в теплицах "тёплая" обработка семян (вариант +65°) в 1979 г. повысила урожай на

Таблица I

Влияние термической обработки семян на урожай огурцов сорта 'Диндоня залие кекару'

Вариант	Условия выращивания	Год	Урожай		Стоимостное выражение урожая в руб/м ²	Увеличение урожая в стоимостном выражении в руб/м ²
			кг/м ²	% к контролю		
К	теплицы	1979	1,70	100	5,04	
		1980	11,54	100	6,73	
		\bar{x}_T	11,62	100	5,88	
	парники	1978	7,16	100	3,59	
		1979	6,78	100	2,92	
		1980	6,18	100	2,78	
		$\bar{x}_П$	6,71	100	3,10	
		\bar{X}	8,67	100	4,21	
+65°	теплицы	1979	13,20	112,8	5,64	+ 0,60
		1980	11,84	102,6	7,51	+ 0,78
		\bar{x}_T	12,52	107,7	6,58	+ 0,69
	парники	1978	7,54	105,3	3,78	+ 0,19
		1979	7,70	113,6	3,28	+ 0,36
		1980	6,61	107,0	2,94	+ 0,16
		$\bar{x}_П$	7,28	108,6	3,33	+ 0,24
		\bar{X}	9,38	108,3	4,63	+ 0,42
+2°	теплицы	1979	12,88	110,1	5,50	+ 0,46
		1980	12,56	108,8	8,20	+ 1,47
		\bar{x}_T	12,72	109,4	6,85	+ 0,96
	парники	1978	7,87	109,4	3,94	+ 0,35
		1979	6,96	102,6	2,92	0
		1980	6,80	110,0	3,20	+ 0,42
		$\bar{x}_П$	7,21	107,5	3,35	+ 0,26
		\bar{X}	9,41	108,3	4,75	+ 0,54

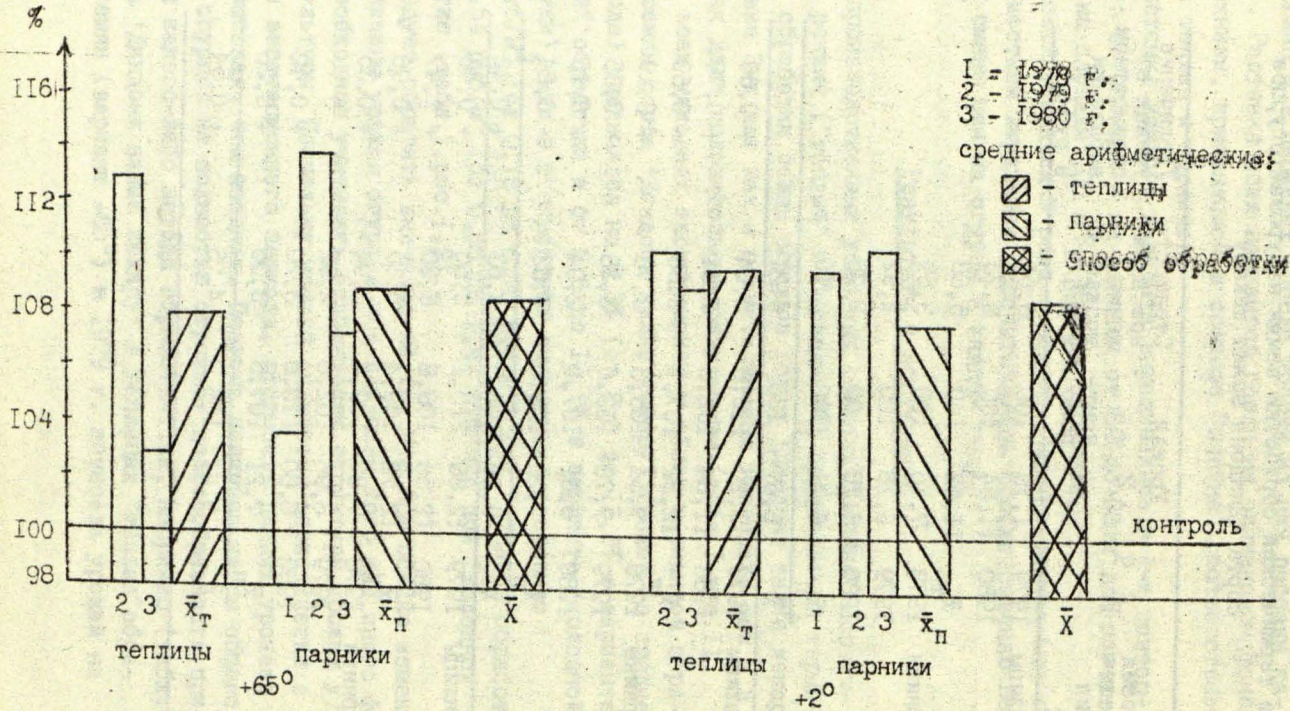
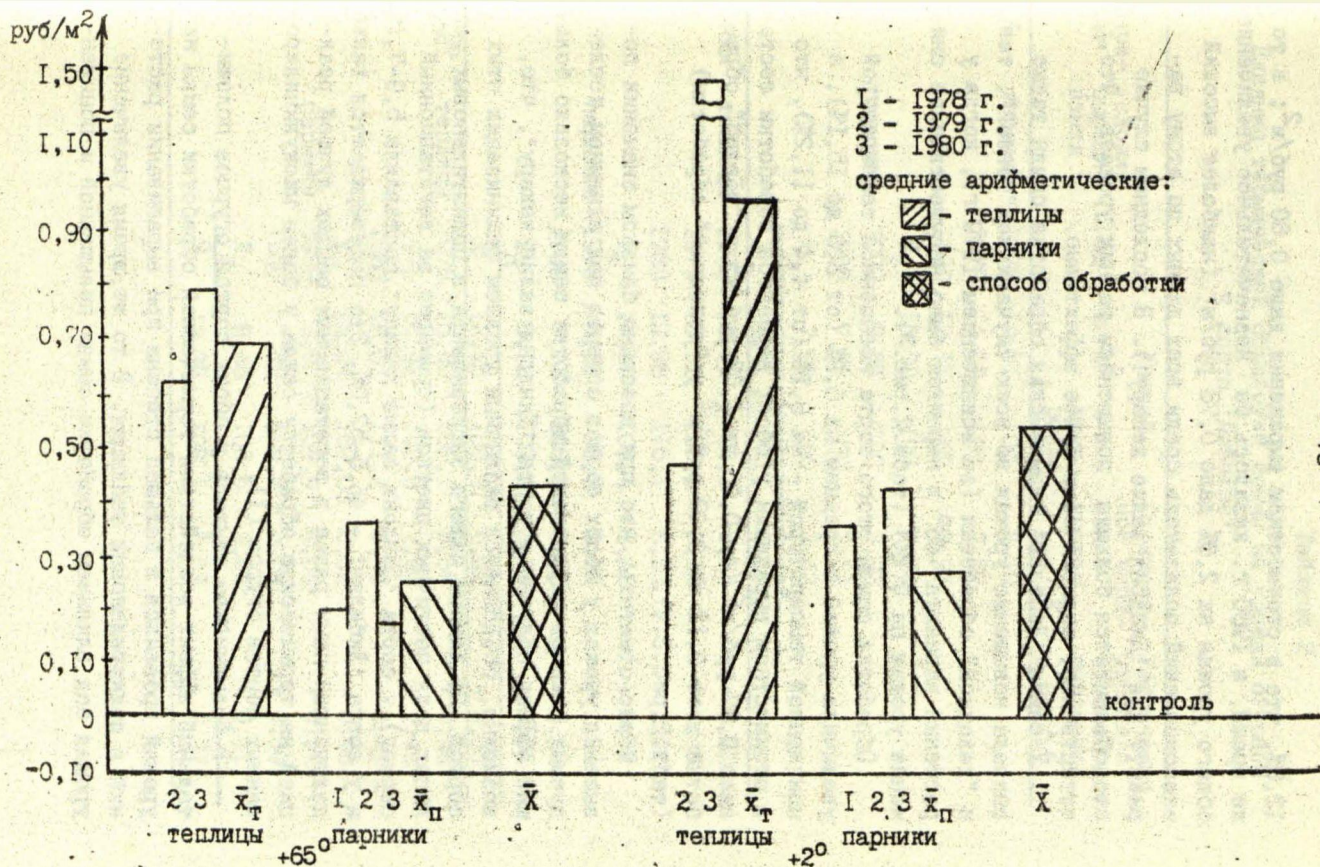


Рис. I. Влияние термической обработки семян огурцов сорта 'Диндоня залие кекару' на урожай (кг/м² в % к контролю)



Фиг.2. Увеличение урожая в стоимостном выражении под влиянием термической обработки семян огурцов сорта 'Диндоня залие kekary'

12,8%, что в стоимостном выражении дало 0,60 руб/м²; в то же время в 1980 г. казалось бы незначительное увеличение общего урожая на 2,6% дало 0,78 руб/м² (наиболее высокий экономический показатель среди всех данных по этому варианту для 'Диндоня залие кекару'). В последнем случае это объясняется большим повышением ранних урожаев, что, естественно, экономически более эффективно.

У сорта 'Либелле' термическая обработка семян также вызвала повышение урожая во всех случаях как "тёплой", так и "холодной" обработки (за исключением 1979 г., когда у растений варианта +65° в парниках было несущественное снижение урожая на 0,2%) (табл.2, рис.3).

Обработка семян этого сорта повышенной температурой увеличила урожай в среднем на 6,9% (от 3,3 до 15,1%), а пониженной температурой - на 8,1% (от 4,4 до 11,2%), что в стоимостном выражении у обоих вариантов обработки составило 0,37 руб/м² (от 0,06 до 1,02 руб/м² у "тёплой" обработки и от 0,12 до 0,49 руб/м² у "холодной" обработки) (табл.2, рис.3,4).

Можно отметить, что при довольно близком значении повышения урожая у обоих сортов огурцов под влиянием исследуемых режимов термической обработки семян несколько больший эффект получен у сорта 'Диндоня залие кекару', что, возможно, объясняется различным уровнем феминизации этих сортов. По данным нашего эксперимента, в полиэтиленовых теплицах доля пестичных цветков (суммарно за вегетационный период) у сорта 'Диндоня залие кекару' составляла 5,9-7,1%, а у сорта 'Либелле' - 46,5-57,0%. Это подтверждается также полученной нами ранее в вегетационных опытах лучшей реакцией на термическую обработку семян у более маскулинизированных сортов огурца (I).

В большинстве случаев у обоих сортов огурцов положительный эффект воздействия термической обработки семян на урожай проявился в большей степени при выращивании растений в полиэтиленовых теплицах. В то же время увеличение урожая под влиянием обработки семян повышенной и понижен-

Таблица 2

Влияние термической обработки семян на урожай огурцов сорта 'Либелле'

Вариант	Условия выращивания	Год	Урожай		Стоимостное выражение урожая в руб/м ²	Увеличение урожая в стоимостном выражении в руб/м ²		
			кг/м ²	% к контролю				
К	теплицы	1978	14,51	100	8,10			
		1979	14,50	100	7,52			
		1980	12,15	100	7,91			
		\bar{x}_T	13,72	100	7,84			
	парники	1979	8,65	100	3,92			
		1980	7,25	100	3,34			
		$\bar{x}_П$	7,95	100	3,63			
		\bar{X}	11,41	100	6,16			
		+65°	теплицы	1978	14,99	103,3	8,32	+ 0,22
				1979	15,92	109,8	7,98	+ 0,46
1980	13,98			115,1	8,93	+ 1,02		
\bar{x}_T	14,96			109,4	8,41	+ 0,57		
парники	1979		8,63	99,8	3,86	- 0,06		
	1980		7,73	106,6	3,52	0,18		
	$\bar{x}_П$		8,18	103,2	3,69	+ 0,06		
	\bar{X}		12,25	106,9	6,52	+ 0,36		
	+2°		теплицы	1978	15,40	106,1	8,58	+ 0,48
				1979	15,92	109,8	7,98	+ 0,46
1980		13,51		111,2	8,40	+ 0,49		
\bar{x}_T		14,94		109,00	8,32	+ 0,48		
парники		1979	9,03	104,4	4,04	+ 0,12		
		1980	7,89	108,8	3,64	+ 0,30		
		$\bar{x}_П$	8,46	106,6	3,84	+ 0,21		
		\bar{X}	12,35	108,1	6,53	+ 0,37		

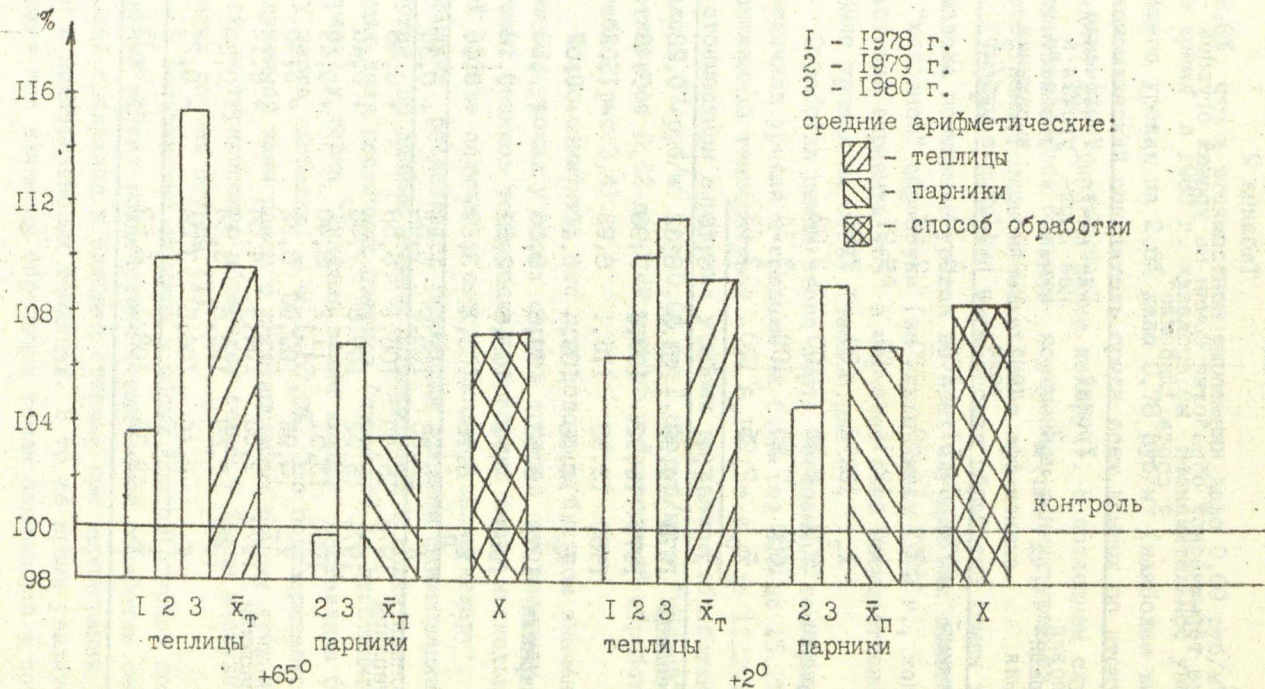


Рис. 3. Влияние термической обработки семян огурцов сорта 'Либелле' на урожай (кг/м² в % к контролю)

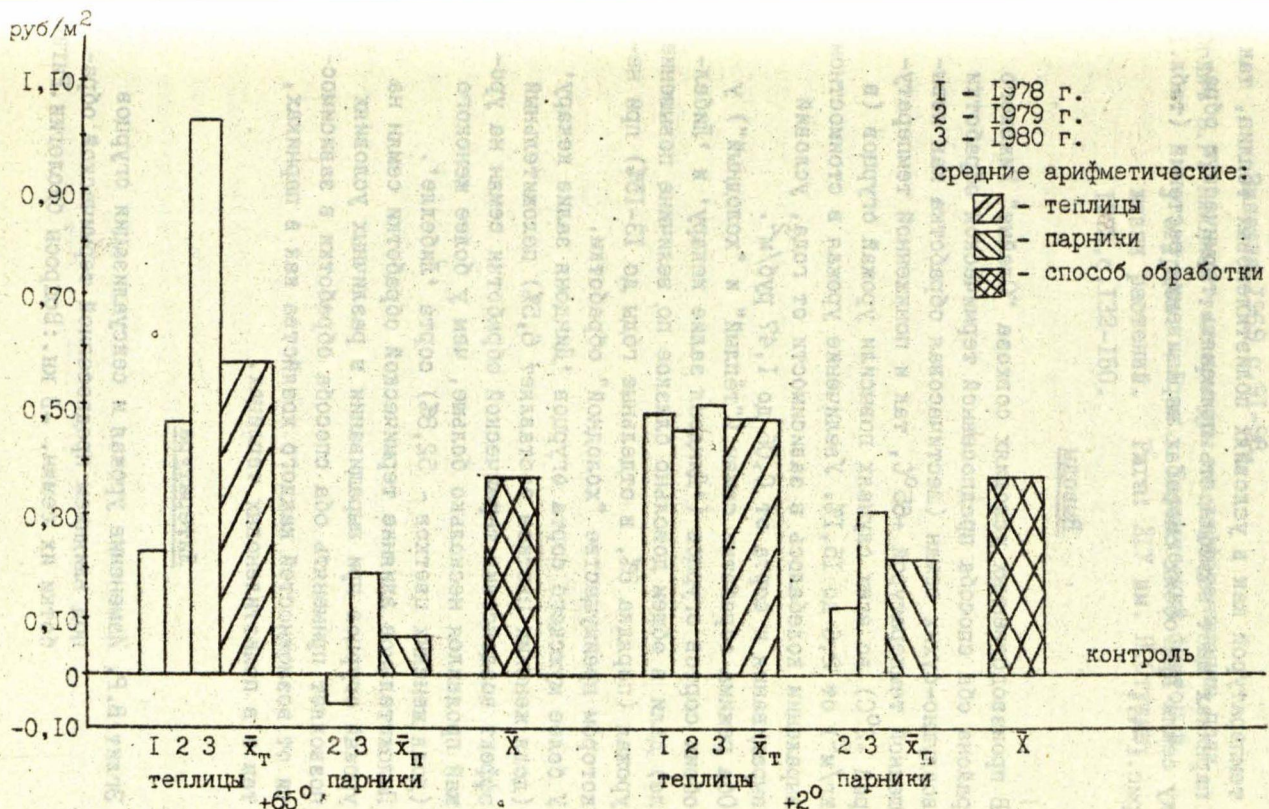


Рис. 4. Увеличение урожая в стоимостном выражении под влиянием термической обработки семян огурцов сорта 'Лиabelle'

ной температурой как в условиях полиэтиленовых теплиц, так и в парниках даёт возможность применять термическую обработку семян при обоих способах выращивания растений (табл. I 2, рис. I-4).

Выводы

1. В производственных условиях совхоза "Олайне" Рижского района оба способа предпосевной термической обработки воздушно-сухих семян (шестичасовая обработка как повышенной температурой $+65^{\circ}\text{C}$, так и пониженной температурой $+2^{\circ}\text{C}$) во всех случаях повысили урожай огурцов (в $\text{кг}/\text{м}^2$) от 2,6 до 15,1%. Увеличение урожая в стоимостном выражении колебалось в зависимости от года, условий выращивания и сорта от 0,06 до 1,47 руб/ м^2 .
2. Оба режима обработки семян ("тёплый" и "холодный") у обоих сортов огурцов ('Диндоня залие кекару' и 'Либелле') дали в общем довольно близкое по величине повышение урожая (порядка 8%, в отдельные годы до 13-15%) при некотором преимуществе "холодной" обработки.
3. У более мужского сорта огурцов 'Диндоня залие кекару' (доля женских цветков составляет 6,5%) положительный эффект воздействия термической обработки семян на урожай проявился несколько больше, чем у более женского (доля женских цветков - 52,8%) сорта 'Либелле'.
4. Положительное влияние термической обработки семян на урожай огурцов при выращивании в различных условиях позволяет применять оба способа обработки в зависимости от возможностей каждого хозяйства как в парниках, так и в полиэтиленовых теплицах.

Литература

1. Эглит В.Р. Изменение урожая и сексуализации огурцов под влиянием предпосевной термической обработки их семян. - В кн.: Вопросы биологии. Рига:

Зинатне, 1969, с.91-98.

2. Эглит В.Р. Влияние температуры на дифференциацию пола у огурцов. - В кн.: Термический фактор в жизни растений. Рига: ЛГУ им. П.Стучки, 1972, с.132-150.

ЛАПА И.К.

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ АНОМАЛЬНОЙ ОСИНЫ

Изучая особенности метаболизма фенольных соединений генеративных органов осины разного пола мы обнаружили однодомную осину. Хотя осина является типичным двудомным растением, такие примеры нахождения однодомных особей повторно упоминались в литературе. Минина Е.Г. (3) указывает на ряд авторов, которые обнаружили аномальные деревья осины в самых разнообразных условиях произрастания. Лестер Д.Т. (8) среди 138 деревьев *Populus tremuloides* Mich. нашел 38% с различной степенью бисексуальности. Однако, обычно доминирует один из полов и более характерен переход мужских в женские. Автор предполагает, что в основе этих изменений находится генетический фактор. Гибридные формы более склонны к бисексуализации, чем исходные. Интересные данные представлены Горюновой Л.Н. (1), изучавшей целый клон однодомной осины. Она указывает на плохое семеношение однополой осины и тоже только в случае опыления андрогинных серёжек пыльцой из мужских деревьев. Однако, по мнению Мининой Е.Г. (3), образование обоеполых цветков вместо однополых представляет огромный интерес не только в теоретическом отношении, но и для решения селекционных практических вопросов ... Таким образом, случаи реверсии пола с образованием обоеполых цветков вместо однодомных открывают новый путь для получения ценных высокопродуктивных форм древесных пород. Поэтому, с целью использования однодомных деревьев для практики селекции задача настоящей работы состояла в изучении морфологических особенностей половых структур аномальной осины.

Методика

Серёжки аномальной осины для изучения собирали весной 1981 года перед началом цветения и перед созреванием семян.

В период цветения изучали форму, величину и прорастаемость пыльцевых зёрен. Прорастаемость пыльцы определяли в висячей капле в дистиллированной воде и в 5, 10 и 15% растворе сахарозы при комнатной температуре. Для сбора пыльцы из определённых серёжек последние помещали перед началом цветения по группам в бумажные кулёчки. Кроме проращивания жизнеспособность пыльцы определяли на люминесцентном микроскопе МЛД-1У1.1 с фильтрами УФС 6-3 и 6-5. Неживые пыльцевые зёрна при этом светятся ярко зелёные, а живые - тускловатые с сероватым или коричневатым оттенком. Для более удобного изучения образцов, помещённые на миллиметровую решётку, фотографировали на стереоскопическом микроскопе МБС-2 при помощи микрофотонасадки МЭН-5, оснащённой фотоаппаратом "Зенит Е".

Для сбора семян ветки с нераскрывшимися коробочками срезали и помещали в колбу с водой. Перед началом открывания коробочек серёжки срезали и, разделив соответственно типу соцветия на группы, помещали в бумажные кулёчки. Все соцветия аномальной осины разделили на пять групп, описание которых приводится ниже.

Качество семян изучали по морфологическим признакам, сравнивая со стандартными данными (4). Семена проращивали в чашках Петри на увлажнённой фильтровальной бумаге, а на пятый день проростки переносили в горшки с почвой, где выдерживали до осени (октябрь), когда сеянцы сбрасывали листву. Часть сеянцев высаживали в открытый грунт недалеко от материнского растения. Остальные зимовали в горшках.

Результаты и обсуждение

Вследствие изучения морфологических особенностей соцветий аномальной осины выявились пять основных групп, на которые можно разделить обнаруженные формы соцветий. Первую группу составляют соцветия с нормально развитыми мужскими цветками. Эти соцветия по своим размерам не отличались от контрольного мужского растения, однако количество тычинок

в них было меньше. В среднем у контрольного растения цветки из срединной части серёжки содержали 16-20 тычинок, а у аномальной 6-14. По приблизительному подсчёту эта группа представляла одну третью часть из всех изученных серёжек. Вторую группу представляют недоразв.тые серёжки с мужскими цветками. К началу цветения эти серёжки короче (3-6см) по сравнению с нормальными (10-15см). Окраска тычинок этих соцветий более светлая (красновато-розовая), чем в контрольных растений (бордовая). Сходные изменения антоциановой окраски тычинок в гермафродитных цветках были обнаружены Горюновой Л.Н. (1) и Мининой Е.Г. (3). Тычинки в изученных нами серёжках этой группы часто оказывались недоразвитыми либо деградированными. Такие тычинки обычно были меньше по размерам, чем нормальные, имели заострённые концы (рис.1)

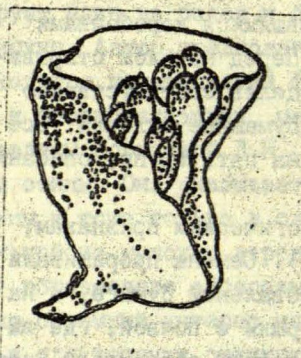


Рис.1. Неразвитые тычинки в цветках мужских серёжек аномальной осины (увел. 20 X)

и серо-коричневатую расцветку. Третью группу составляют обоеполые соцветия, имеющие мужские, женские и в отдельных случаях гермафродитные цветки. Эта группа интересна тем, что имеет три ярко выраженных варианта расположения мужских и женских цветков в соцветиях. Самым распространённым было разностороннее расположение цветков. Одна сторона соцветия с основания до апекса строго женская, а другая строго мужская (рис.2.1) Сравнительно реже встречались серёжки, в которых базальную часть занимали мужские цветки, а апикальную женские (рис.2.2) Всего несколько соцветий были построены таким образом, что базальную часть серёжки занимали мужские цветки, среднюю - гермафродитные, а апикальную женские (рис.2.3). Цветки соцветий четвёртой группы были аномальные. Чаще всего встреча-

и серо-коричневатую расцветку. Третью группу составляют обоеполые соцветия, имеющие мужские, женские и в отдельных случаях гермафродитные цветки. Эта группа интересна тем, что имеет три ярко выраженных варианта расположения мужских и женских цветков в соцветиях. Самым распространённым было разностороннее расположение цветков. Одна сторона соцветия с основания до апекса строго женская, а другая строго мужская (рис.2.1) Сравнительно реже встречались серёжки, в которых базальную

лись цветки с одним или двумя гинецеями и с одной или несколькими тычинками. В одном случае был обнаружен цветок с тремя гинецеями и двумя тычинками. Во всех случаях пестики с рыльцами или тычинки были уродливыми. Тычинки часто были как бы разорванными (рис.3.1) или с деформацией другой формы (рис.3.2). Особенно разнообразными были аномальные формы гинецеев (рис.4). В качестве иллюстрации можно

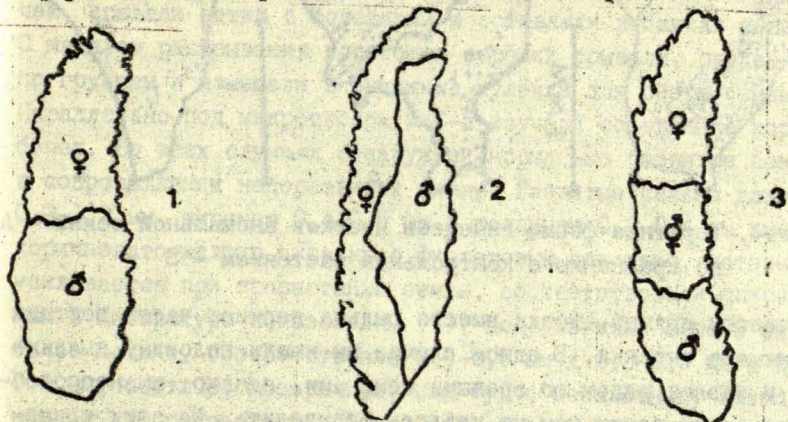


Рис.2. Варианты расположения мужских, женских и гермафродитных цветков в бисексуальных соцветиях аномальной осины

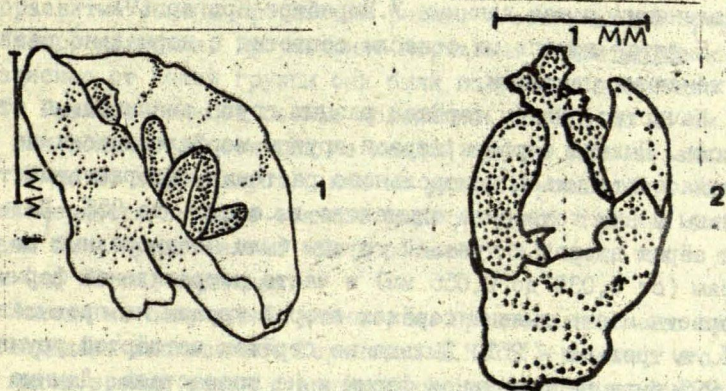


Рис.3. Уродливые тычинки аномальной осины

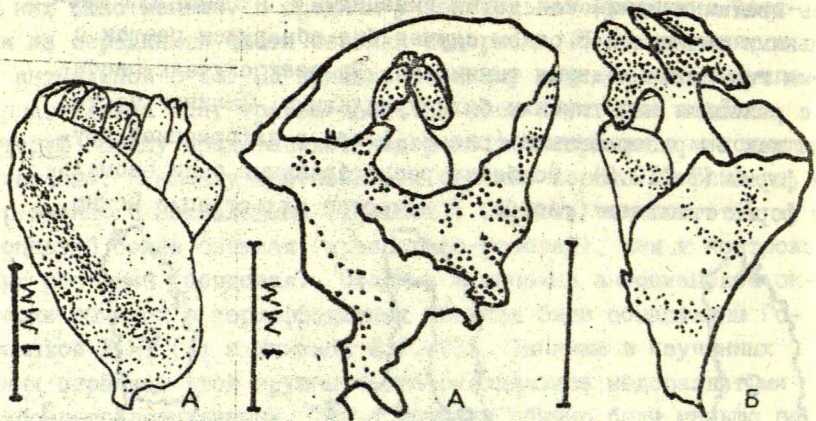


Рис.4. Тератные формы гинецеев цветков аномальной осины - А по сравнению с контрольным растением - Б

привести пример, когда вместо рыльца верхнюю часть пестика занимала тычинка. В одном случае мы нашли половину пыльника в завязи рядом со зрелыми семенами, однако, жизнеспособность этих семян нам не удалось определить. На этих примерах мы убедились, что разнообразие тератов в данном случае не имеет ограничений. В этом наши данные совпадают с представленными ранее данными У.Нюрнберг-Крюгер (9).

К пятой группе мы отнесли соцветия с нормально развитыми женскими цветками.

Качество пыльцы серёжек разных групп значительно отличалось. Пыльца серёжек первой группы морфологически не отличалась от пыльцы контрольного растения. Прорастаемость пыльцы у них тоже была одинаково высокая - до 95%. Пыльцевые зёрна второй и третьей группы были неоднородные по размерам (от 0,030 до 0,055 мм) и часто неправильной формы. Прорастаемость пыльцы серёжек второй группы не превышала 40%, а третьей - 25%. Пыльца из серёжек четвёртой группы до 99% была неправильной формы и не проросла. Данные о жизнеспособности, полученные просматриванием пыльцы на люминесцентном микроскопе для второй и третьей групп полу-

чились значительно завышенными. Жизнеспособность пыльцы серёжек первой группы, установленная этим способом, была 97%, второй - до 60%, третьей - до 50%, а четвертой ниже 1%. Долю неживой пыльцы по микроскопическим данным в основном составляла пыльца неправильной формы, которая люминесцировала в ярко-зелёном свете.

В начале июня, за несколько дней до открывания коробочек, срезали ветки с серёжками и оставляли в банках с водой. С началом раскрывания коробочек серёжки срывали, разделяли по группам и помещали в бумажные кулёчки для сбора семян. Параллельно под микроскопом МБС-2 изучали содержание коробочек. Во всех случаях обнаружили нормально развитые семена в сопровождении недоразвитых семян. Развитые семена длиной 0,9-1,2 мм, шириной 0,4-0,6 мм и толщиной 0,2-0,4 мм имели коричневато-жёлтую окраску с фиолетовым оттенком, который усиливается при прорастании семян, соответствовали описанным в литературе показателям (4). Недоразвитые семена были более мелкие, соответственно 0,4-0,9 мм x 0,3-0,5 мм x 0,1-0,2 мм, светлые, прозрачные, как будто бесцветные. Выход нормальных прорастающих семян для серёжек третьей группы составлял около 60% от общего количества семян в серёжке, для четвертой группы менее 1%, для пятой группы до 90%. Недоразвитые семена прорастали редко, а возникающие проростки быстро погибали. Прорастание нормально развитых семян, независимо от какой группы они были получены, достигало 100%. Размеры сеянцев осенью колебались от 6,5 до 25 см. Так как количество сеянцев из каждой группы было невелико (от 15 до 25 экземпляров), нам не удалось установить чёткой закономерности в росте сеянцев разных групп, так как все группы были представлены как короткими (6,5 см), так и длинными (до 25 см) сеянцами.

Исходя из полученных данных, мы предполагаем, что они подтверждают высказанное Горюновой Л.Н. (1) мнение, что низкий выход зрелых семян с андрогинных серёжек является следствием функционального недоразвития половых элементов цветка.

Описанным нами ранее способом (2) установили, что изученная нами аномальная осина является деревом мужского пола, так как не содержит характерное для женских особей фенольное соединение. По-видимому, обнаруженные нами сдвиги в развитии генеративных органов осины мужского пола вызваны спонтанными изменениями в генетическом аппарате (6), либо под влиянием крайне неблагоприятных условий внешней среды (7).

Вызванные этими условиями изменения в метаболизме определяющих пол регуляторов роста (8) обусловили сдвиги в формировании генеративных органов. Отсутствие какой-либо закономерности в распределении соцветий разных групп в кроне осины подтверждает, на наш взгляд, высказанное мнение. Рядом с ветками с серёжками первой и второй группы встречались ветки, где в одном междоузлии были размещены серёжки всех перечисленных выше групп. Этот факт был причиной округлённых цифровых данных, ибо для получения более точных пришлось бы срубить дерево. По мнению Ланге А. (7), фактором, способствующим сексуализации в соответствующих условиях, могут послужить резкие суточные колебания температуры. Однако сохранение описанной закономерности по годам, на наш взгляд, указывает на роль генетической системы, вследствие нарушения которой на мужском растении появляются женские цветки. Например, у растения *Escballium elaterium* путём нейтронного облучения вызваны мутации хромосом. Вследствие этого на мужском растении наблюдали полосы с женскими цветками, отдельные ветки были стерильные, но на некоторых образовались партенокарпические плоды (6).

Поэтому мы предполагаем, что изучение метаболизма регуляторов роста у обнаруженной нами аномальной осины сможет дать некоторые ответы в пользу изложенных выше суждений.

Литература

1. Горюнова Л.Н. Клон однодомной осины *Populus tremula* L. на Кольском полуострове. - Ботан. журнал, 1961, 46, № 5, с. 705-707.
2. Лапа И.К. Некоторые показатели, характеризующие половой диморфизм у осины. - Вопросы ботаники. Межвузовский сборник научных трудов. Нальчик, 1980, с. 95-102.
3. Минина Е.Г. Значение смещение пола у растений для селекции (О связях гетерозиса и полиплоидии с сексуализацией). К 75-летию со дня рождения Д.А.Сабина. - Журн. общей биологии, 1965, т. XXV, № 4, с. 416-427.
4. Смилга Я.Я. Осина (*Populus tremula* L.) - Рига; Зинатне, 1968.
5. Хрянин В.Н., Чайлахян М.Х. Фитогормоны и проявление пола двудомных растений. - Труды Всес. конф., Метаболизм и механизм действия фитогормонов, Иркутск, 1979, с. 14-20.
6. Gomez-Campo C., Casas-Builla U. Radiation induced sex reversal in *Ecballium elaterium*. Nature, (Lond.), 1965, 208, p. 705-707.
7. Lange A.H. Factors affecting sex changes in the flowers of *Carica papaya* L. - Proc. Amer. Soc. hortic. Sci., 1961, 77, p. 252-264.
8. Lester D.T. Variation in sex expression in *Populus tremuloides* Mich. Silvae Genetica, 1963, 12, p. 141-151.
9. Nurnberg-Kruger U. Die Wirkung (der Geschlechts-faktoren) bei diplogenetischer Bestimmung. - Handbuch der Pflanzenphysiologie. Bd. 18. Die Sexualität. Berlin, Heidelberg, 1967, p. 51-101.

1. Руте Т.Н. Влияние хлорхолинхлорида на сексуализацию меристемных растений огурца в зависимости от концентрации, способа обработки и фото-периода 3
2. Викмане М.Я., Дзерве К.Я., Рудзите Л.Т. Прогнозирование гетерозисного потомства томатов по физиолого-биохимическим показателям 14
3. Мауриня Х.А. Значение качества пыльцы для получения гетерозисного потомства у кукурузы 27
4. Викмане М.Я., Рудзите Л.Т. Активность окислительно-восстановительных ферментов у растений томатов под влиянием предпосевной термической обработки семян 37
5. Варна Р.Я., Риекстиня Х.П., Фридберга А.О. Влияние этрела и гиббереллина на содержание пигментов в листьях огурца 49
6. Зеленко С.И., Думпе Э.В. Влияние кампосана на интенсивность дыхания растений шпината 61
7. Эглит В.Р., Вербовская И.В. Влияние предпосевной термической обработки семян на урожайность огурцов в производственных условиях 69
8. Лапа И.К. Некоторые особенности развития генеративных органов аномальной осины 80

ПОЛ У РАСТЕНИЙ И ГЕТЕРОЗИС
Сборник научных трудов

Редакторы: Р.Кондратович, Р.Довгополова
Технический редактор И.Балоде
Корректор И.Балоде

Подписано к печати 25.06.82. ЯТ 06279 Ф/6 60x84/16.
Бумага №1. 6,0 физ.печ.л. 5,6 усл.печ.л. 4,5 уч.-изд.л.
Тираж 290 экз. Зак.№ 1219. Цена 70 к.

Латвийский государственный университет им. П.Стучки
Рига 226098, б. Райниса, 19

Отпечатано в типографии, Рига 226050, ул.Вейденбаума, 5
Латвийский государственный университет им. П.Стучки

УДК 581.145.1

Влияние хлорхолинхлорида на сексуализацию меристемных растений огурца в зависимости от концентрации, способа обработки и фотопериода. Р у т е Т. Н. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им.П.Стучки, 1982, с.3-13.

Изучали действие ССС на сексуализацию растений огурца, полученных из изолированных с 7-дневных стерильных проростков апикальных меристем. Растения выращивали в пробирках с жидкой питательной средой Мурасиге и Скуга на мостиках из фильтровальной бумаги при 26°, относительной влажности воздуха около 70%, освещении около 7 тыс. лк, на 16- и 12-часовых фотопериодах. ССС вводили через корни регенерантов (добавляли в питательную среду), а также проводили 3-кратную капельную обработку изолированных апексов. В большинстве вариантов ССС действовал феминизирующе, однако в ряде случаев - маскулинизирующе. Возможные причины противоположного влияния препарата обсуждаются. Эффективность действия ССС зависела от его концентрации, способа обработки апексов и фотопериода, а направленность действия - от сочетания этих факторов. Более эффективным способом обработки являлся капельный метод. Максимальное воздействие на пол растений ССС оказал в средних дозах.

Табл. 2, библиогр. 17 назв.

УДК 635.64:631.523

Прогнозирование гетерозисного потомства томатов по физиолого-биохимическим показателям. В и к м а н е М. Я., Д з е р в е К. Я., Р у д з и т е Л. Т. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им.П.Стучки, 1982, с.14-26.

При получении гетерозисных гибридов томатов с целью прогнозирования комбинационной ценности грунтовых сортов использовали физиолого-биохимическую характеристику родительских растений. Установлено, что критерием комбинационной ценности родительских сортов для получения гете-

розисных гибридов томатов могут служить следующие показатели: активность оксидоредуктаз, содержание хлорофиллов и каротиноидов, аскорбиновой и дегидроаскорбиновой кислоты, общего и органического фосфора, растворимых углеводов и Ен пыльцы на этапах развития до цветения и во время цветения.

Табл. 7, библиогр. 18 назв.

УДК 581.162:633.15

Значение качества пыльцы для получения гетерозисного потомства у кукурузы. Мауриная Х. А. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им. П. Стучки, 1982, с. 27-36.

Изучено качество пыльцы (жизнеспособность, рН, гН₂) растений кукурузы в зависимости от места произрастания и обработки окислителем и восстановителем. Установлено, что качество пыльцы может свидетельствовать о половой выраженности растений. У растений с более усиленным мужским полом пыльца характеризуется более высокими показателями окислительных свойств и повышенной жизнеспособностью по сравнению с растениями, у которых больше проявляются показатели женского пола.

Табл. 3, библиогр. 15 назв.

УДК 635.64:631.53.027.3:581.19

Активность окислительно-восстановительных ферментов у растений томатов под влиянием предпосевной термической обработки семян. Викмане М. Л., Рудзите Л. Т. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им. П. Стучки, 1982, с. 37-48.

Предпосевная шестичасовая термическая обработка воздушно-сухих семян томатов способствует усилению деятельности окислительно-восстановительных ферментов в листьях растений во время онтогенеза.

Рис. 4, библиогр. 17 назв.

УДК 635.63;631.53.027.2.581.13

Влияние этрела и гиббереллина на содержание пигментов в листьях огурца. В а р н а Р.Я., Р и е к с т и н я Х.П., Ф р и д б е р г а А.О. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им.П.Стучки, 1982, с. 49-60.

Рассмотрено влияние двух физиологически активных веществ - этрела и гиббереллина на содержание зелёных пигментов и каротиноидов в листьях огурца двух сортов женского и мужского типа. Установлено, что гиббереллин снижает содержание хлорофилла А, этрел снижает содержание хлорофилла В и повышает содержание каротиноидов.

Табл. 3, рис. 2, библиогр. 16 назв.

УДК 581.12;631.53.027.2

Влияние кампосана на интенсивность дыхания растений шпината. З е л е н к о С.И., Д у м п е Э.В. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им.П.Стучки, 1982, с. 61-68.

Изучено влияние кампосана на процессы роста и дыхания растений шпината при замачивании семян, опрыскивании растений и добавлении в питательный раствор. Установлено, что кампосан ингибирует рост в длину как надземных частей, так и корневых систем растений шпината. Независимо от способа обработки, влияние 2-хлорэтилфосфоновой кислоты на процесс дыхания растений шпината в начале вегетации проявляется в основном в одном направлении - повышении интенсивности.

Табл. 1, рис. 2, библиогр. 9 назв.

УДК 635.63.631.53.027.3

Влияние предпосевной термической обработки семян на урожайность огурцов в производственных условиях. Э г л и т В.Р., В е р б о в с к а я И.В. - Пол у растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им.П.Стучки, 1982, с. 69-79.

Установлено положительное влияние предпосевной термичес-

ной обработки семян (6-часовая обработка температурой $+65^{\circ}\text{C}$ или температурой $+2^{\circ}\text{C}$) на урожайность огурцов в производственных условиях совхоза "Олайне" Рижского района. Увеличение урожая в стоимостном выражении колебалось в зависимости от года, условий выращивания и сорта от 0,06 руб./м² до 1,47 руб./м².

Табл. 2, рис. 4, библиогр. 2 назв.

УДК 581.143.32:581.145:581.2

Некоторые особенности развития генеративных органов аномальной осины. Л а п а И.К. - Полу растений и гетерозис. Рига: ЛГУ им.П.Стучки, 1982, с. 80-87.

Изучены особенности развития генеративных органов у аномальной осины. Показано, что на одном дереве встречаются соцветия мужского и женского пола, а также различные аномальные формы. Предполагается, что изучение метаболизма регуляторов роста аномальной осины поможет в решении вопроса о роли регуляторов роста в определении пола у древесных растений.

Рис. 4, библиогр. 9 назв.



70 ⅜.