

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Н. С. ПЕТИНОВ и Г. А. ЗАК

ВЛИЯНИЕ ЗАКАЛИВАНИЯ НА СТРУКТУРУ РАСТЕНИЙ

(Представлено академиком А. А. Рихтером 3 IV 1938)

Под влиянием засухи растения приобретают ксероморфную структуру, складывающуюся из ряда морфологических, анатомических и физиологических особенностей, на что имеются указания у ряда авторов (3—7, 9, 10, 18—20, 24, 26).

Ксероморфное строение может быть вызвано однако не только недостаточным увлажнением почвы, но и другими факторами, задерживающими рост растений, например высокой влажностью почвы и воздуха, низкой температурой и недостатком минерального питания (11). У таких растений наблюдаются более мелкие клетки, увеличенное количество устьиц на единицу поверхности, более густая сеть жилок и т. д. Но не одно строение интересовало исследователей; давно уже были попытки установить связь между элементами структуры и урожайностью растений и интенсивностью их физиологических процессов в зависимости от различных условий водоснабжения. Так например, урожай растений в условиях большой влажности почвы и атмосферы по данным Колкунова (12—17) пропорционален величине их клеток. Величина ассимиляции углерода и количество накопленного сухого вещества во влажном климате соответствуют длине устьиц данного растения (15, 16), а урожай зерна изменяется в противоположном направлении (16). Позже этот же автор указал, что для каждого комплекса климатических условий существует известный оптимум величины устьиц (17). Как показали дальнейшие исследования Васильева (4), связь между урожаем пшениц и длиной их устьиц действительно имеется, но проявляется она в пределах различных групп и при различных условиях их существования неодинаково.

Особый интерес представляют работы Ривош'а (27), Александрова (1, 2) и Курсанова (18) о зависимости между структурой растений и их физиологическими процессами. Большое значение в данном случае Александров (2) придает роли обкладок. Так как обкладки повидимому способствуют отведению синтезированных ассимилятов и притом сами являются ассимилирующей системой, то растение, листья которого имеют резко выраженный аппарат обкладки, должно особенно энергично накапливать сухую массу. Быстрое отведение ассимилятов из паренхимы листа конечно имеет не малое значение в увеличении скорости его ассимиляционной работы [(27, 2, 18) и др.].

Вместе с тем хорошо развитая вокруг мелких жилок обкладка в листе травянистых растений есть одна из причин, повышающих продуктивность

транспирации (2). Позже Курсанов с сотрудниками (18) указал, что между обеспеченностью листа проводящими путями и энергией фотосинтеза существует известная зависимость, которую он положил в основу объяснения повышенного фотосинтеза у ксерофитных растений. Однако увеличение проводящей системы произошло по данным автора преимущественно за счет элементов флоэмы. Отношение ксилемы к флоэме уменьшалось по мере углубления засухи. Таким образом энергичная ассимиляция у ксерофитных растений помимо большей их обеспеченности водопроводящими путями сделалась возможной главным образом благодаря относительно лучшему развитию у них флоэмы, т. е. более свободному оттоку ассимилятов.

В последнее время из работы Сказкина и Сказкиной (23) стало известно, что засуха неодинаково влияет на анатомическое строение и урожай растений (овес), если она охватывает различные периоды вегетации или взяты разные биотипы растений. Сильное снижение величины клеток, площади водопроводящей системы и урожая зерна они наблюдали в наиболее критические периоды: трубка—колошение для очень засухоустойчивого анатолийского овса и кущение—трубка для незасухоустойчивого московского. Исключения представляют первый (всходы—кущение) и второй (кущение—трубка) периоды засухи у овса анатолийского, в которые снижения величины водопроводящей системы и урожая зерна не произошло.

В своей работе мы считали важным проследить влияние кратковременной засухи в разные периоды развития растения (яровая пшеница *Hordeiforme* 0189) на его структуру во взаимосвязи с физиологическими процессами и урожаем зерна*.

Методика. а) Изучение состояния устьиц. Отмытая от желатины негативная фотопленка или кинопленка нарезается кусочками примерно 5×10 мм. У каждого кусочка отгибается край (по ширине) для удобства захватывания пинцетом, к одной из створок которого под прямым углом припаяна негибкая пластинка размером тоже около 5×10 мм. Взятый пинцетом кусочек пленки смазывается при помощи кисточки ацетоном, густо подкрашенным спиртовым раствором фуксина, и быстро прикладывается к поверхности листа. Вся поверхность листа с устьицами точно отпечатывается красными линиями на целлюлоидной пленке и хорошо сохраняется в пакетах или пробирках. Количество устьиц (в поле зрения микроскопа**) определялось в среднем из 50 подсчетов.

б) Для изучения анатомического строения вырезались и фиксировались участки листьев на расстоянии $\frac{1}{3}$ длины листа от основания—язычка. В стебле брались участки из середины второго сверху междоузлия. Для фиксации применялась смесь Юэля (хлористый цинк 2 г, ледяная уксусная кислота 2 см³ и 70% спирт 100 см³). Затем следовала промывка, обезвоживание и заделка в парафин обычным порядком. Срезы толщиной 20μ, приготовленные при помощи микротомы, окрашивались сафранином и помещались в глицерин—желатин.

Результаты. Образование структуры растения, как процесс ростовой, проходит под непосредственным влиянием внешних факторов и оказывается чрезвычайно отзывчивым (особенно у листа) к их действию во все периоды развития растения. Опыты показали, что яровая пшеница под влиянием кратковременной неглубокой почвенной засухи (закаливания) приобретает обычные черты ксероморфной структуры увеличением глав-

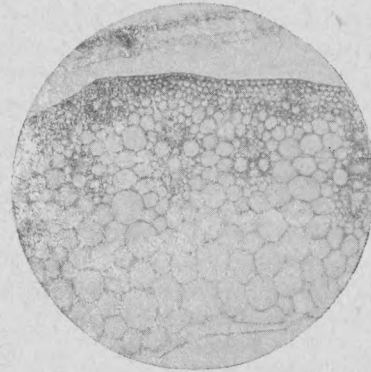
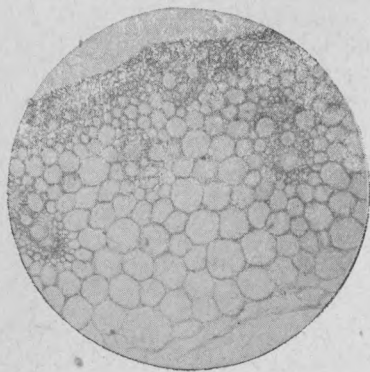
* См. предыдущие статьи I и II в ДАН, XVIII, № 1 (1938). Там же описана схема опыта. В статье I стр. 51 ошибочно применен термин «температурная» стадия; следует читать: стадия «яровизации».

** Микроскоп Reichert, объектив № 4, окуляр IV.

ным образом всех приспособлений, обеспечивающих водный ток. В стебле чаще расположены сосудисто-волокнистые пучки (фиг. 1, 2). Общее количество их в поперечном сечении стебля (2-е междоузлие сверху) следующее:

1. Контроль (постоянная оптимальная влажность 60%)	31
2. Закаливание в начале кущения	39
3. Закаливание в кущении	43
4. Закаливание в стеблевании	42

На единицу поверхности листа наблюдалось увеличенное количество устьиц, особенно на листьях растений, подвергавшихся закаливанию в самый ранний период—начало кущения (табл. 1). В связи с различными условиями водоснабжения и испарения заметно изменяется количество устьиц по ярусам. Верхние листья, как показал Заленский (8), развиваются под влиянием



Поперечный разрез стебля.

Фиг. 1.—Контроль (постоянная оптимальная влажность 60%).

Фиг. 2.—Закаливание в начале кущения.

меньших количеств поступающей в них воды и более сильного испарения. Количество устьиц уменьшается поэтому от верхних листьев к нижним. Во всех случаях мы наблюдали кроме того повышенное количество их на верхней поверхности листа, на что раньше указывали Якушкина и Вавилов (25).

Таблица 1

Количество устьиц у яровой пшеницы *Hordeiforme* 0189 в поле зрения микроскопа (среднее из 50 подсчетов)

Серия опыта	Ярус, считая сверху	Сторона листа	
		нижняя	верхняя
Контроль (постоянная оптимальная влажность 60%)	1	66	80
	2	44	53
	3	37	40
Закаливание в начале кущения	1	70	83
	2	57	67
	3	51	54
Закаливание в стеблевании	1	66	82
	2	51	67
	3	45	47

Большое внимание мы обратили на строение сосудисто-волокнистых пучков листьев опытных растений. В листьях пшеницы чередуются попеременно большие и малые сосудистые пучки: большие состоят из развитых ксилемной и флоэмной частей и сильно развитой механической ткани, почти окружающей весь пучок, малые состоят главным образом из флоэмы; элементы ксилемы составляют обычно небольшую часть поперечного разреза малого пучка. Эти пучки по обыкновению окружены крупными клетками обкладки⁽²⁾. Чередование пучков в листе пшеницы (*Hordeiforme* 0189) различно, в зависимости от положения листа (яруса) и действия внешних факторов. В нижних листьях контрольной серии (2-й и 3-й ярусы сверху) между двумя большими пучками располагаются 2—3 малых (чаще 3). В верхнем листе той же серии чередование иное: между двумя большими располагается большей частью только один малый пучок. В листьях растений, подвергавшихся закаливанию, чередование пучков изменено. В серии растений, закаленных в начале кущения, в нижних листьях (2-й и 3-й ярусы) между двумя большими пучками располагаются один, реже два, малых. В верхнем листе различий с контрольными растениями нет. У закаленных в стеблевании растений наблюдается резкий переход от редкого расположения больших пучков в листе 3-го яруса сверху к частому их расположению во 2-м и 1-м ярусах.

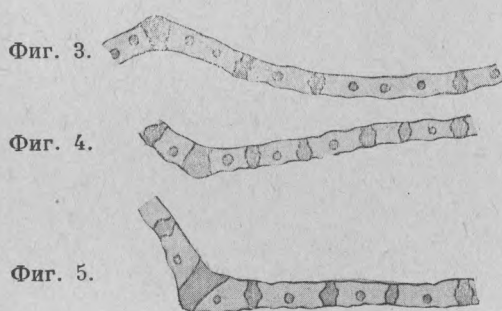


Схема чередования больших и малых пучков (лист, 2-й ярус).

Фиг. 3.—Контроль (постоянная оптимальная влажность 60%).

Фиг. 4.—Закаливание в начале кущения.

Фиг. 5.—Закаливание в стеблевании.

состоящие главным образом из флоэмы, выполняют задачу собирания и оттока продуктов ассимиляции. Большие пучки с сильно развитой ксилемой выполняют преимущественно функции водоснабжения. Естественно, что с уменьшением количества малых пучков (в случае закалывания растений) и соответственным уменьшением общего количества клеток обкладки понижается продуктивность транспирации* (табл. 2).

При определении транспирационного коэффициента и продуктивности транспирации растений мы дифференцировали расчеты отдельно на общую массу и на зерно. Из данных табл. 2 видно, что у растений, подверженных закаливанию, наблюдается при повышенном транспирационном коэффициенте значительно пониженная продуктивность транспирации (см. расчеты по зерну), т. е. неэкономная трата воды. При расчетах на общую

Таким образом под влиянием закалывания в листьях 2-го и 3-го ярусов пшеницы изменяется соотношение между большими и малыми пучками за счет уменьшения последних (фиг. 3, 4, 5). Изменение соотношения между большими и малыми пучками изменяет и ход физиологических процессов. Как установлено работами Александрова⁽²⁾ и подтверждено нашими исследованиями, растения с листьями, содержащими обкладку вокруг малых сосудистых пучков, обладают большей энергией фотосинтеза и большей продуктивностью транспирации. Очевидно малые пучки,

* Продуктивность транспирации—количество сухого вещества (в граммах), образовавшегося в растении за известный период вегетации при потреблении 1 кг воды⁽²⁰⁾.

массу исключение составляют растения, подвергавшиеся закаливанию в стеблевание, так как урожай вегетативной массы последних немногим отличался от контрольных растений (22).

Следует обратить внимание еще на то обстоятельство, что под влиянием закалывания изменяется не только соотношение между большими и малыми

Таблица 2

Транспирационный коэффициент и продуктивность транспирации у яровой пшеницы *Hordeiforme* 0189 при различных условиях водоснабжения

Серия опыта	К общей массе		К зерну	
	Транспир. коэффиц.	Продукт. транспир.	Транспир. коэффиц.	Продукт. транспир.
Контроль (постоянная оптимальная влажность 60%)	512	1.95	1337	0.75
Закалывание в начале кущения	638	1.57	2156	0.46
Закалывание в стеблевание	432	2.31	2125	0.47

сосудистыми пучками, но и самое строение последних. Среди малых пучков в листьях растений, подвергавшихся закаливанию, встречается большой процент содержащих развитые элементы ксилемы. Более раннее закалывание влечет и более сильное развитие ксилемы в малых пучках, что уменьшает значение их как собирателей продуктов ассимиляции. Таким образом закалывание, приводящее к своеобразной «перегруженности» листа водоснабжающими сосудистыми пучками и в следствие этого к большой непродуктивной трате воды (низкая продуктивность транспирации), не может обеспечить интенсивный синтез органического вещества. Наоборот, приводя к изменениям в структуре, затрудняющим отток ассимилятов, снижению энергии ассимиляционного процесса, оно приводит к снижению урожая. В практике орошаемого хозяйства нужно стремиться к созданию оптимального водоснабжения и минерального питания как необходимого условия для изменения структуры растений, способствующей максимальной их продуктивности.

Институт физиологии растений
им. К. А. Тимирязева.
Академия Наук СССР.

Поступило
5 IV 1938.

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Г. Александров, Тр. Тифл. ботанич. сада, серия 2, вып. 2 (1920).
² В. Г. Александров, Записки научно-иссл. отд. Тифл. ботанич. сада, вып. 4 (1924). ³ В. Г. Александров, К. Г. Цхакая, Тр. с.-х. опытн. учр. Дона и Сев. Кавказа (1926). ⁴ И. М. Васильев, Тр. с.-х. оп. учр. Дона и Сев. Кавказа (1925). ⁵ И. М. Васильев, Соц. растениеводство, серия А, № 14 (1935).
⁶ В. Р. Заленский, Дневник XI съезда русск. естествоиспыт. и врачей, СПб (1901). ⁷ В. Р. Заленский, Изв. Киевск. политехн. ин-та, кн. 1 (1904).
⁸ В. Р. Заленский, Протокол засед. Киевск. о-ва естествоиспытат. (1911).
⁹ В. Р. Заленский, Тр. III Всерос. съезда по селекц. и семеноводству, вып. 1 (1920).
¹⁰ П. В. Казнов, Записки С.-х. ин-та в Воронеже, III (1918). ¹¹ С. И. Колкунов, Изв. Главн. ботанич. сада СССР, XXVIII, вып. 1—2 (1929). ¹² В. В. Колкунов, Изв. Киевск. политехн. ин-та, 5, кн. 4 (1905). ¹³ В. В. Колкунов,

Хозяйство, № 17—18, сообщ. 2-е (1907-а). ¹⁴ В. В. Колкунов, Изв. Киевск. политехнич. ин-та (1907-б). ¹⁵ В. В. Колкунов, Хозяйство, № 34 (1910). ¹⁶ В. В. Колкунов, Журн. оп. агр., 14 (1913). ¹⁷ В. В. Колкунов, Наука на Украине, № 2 (1922). ¹⁸ А. Курсанов, В. Благовещенский и М. Казакова, Бюл. Моск. о-ва испыт. природы, XI, II (2), № 3—4 (1933). ¹⁹ Е. В. Лебединцева, Изв. Главн. бот. сада, XXV, вып. 4 (1926). ²⁰ Н. А. Максимов, Тр. пр. бот. и сел., прилож. 26-е (1926). ²¹ Н. С. Петин-нов и Г. А. Зак, ДАН, XVIII, № 1 (1938). ²² Н. С. Петин-нов, ДАН, XVIII, № 1 (1938). ²³ Ф. Д. Сказкин и Л. А. Сказкина, Уч. записки Лен. педаг. ин-та им. Герцена, IV, вып. 2 (1937). ²⁴ И. И. Туманов, Тр. пр. бот., ген. и сел., 16, вып. 4 (1926). ²⁵ О. В. Якушкина, Н. И. Вавилов, Журн. оп. агр., XIII (1912). ²⁶ A. P i p p e l, Beiheft z. bot. Zentralbl., 36, 187 (1919). ²⁷ R y w o s c h, Bot. Ztg., 66 (1908).