

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. Н. ГУДКОВ

ОБРАЗОВАНИЕ ПИГМЕНТА В КОЛОСКОВЫХ ЧЕШУЯХ И ЗЕРНОВКАХ ПШЕНИЦ

(Представлено академиком Н. И. Вавиловым 22 III 1940)

Пигментация колоса и зерна пшеницы играет крупную роль в экспериментальных исследованиях физиологов, селекционеров и в практической работе по семеноводству, где она дает легко уловимые внешние отличия групп и сортов у растений самой разнообразной организации. Интенсивность окраски колоса, по наблюдениям Ст. Левицкого⁽¹⁾, находится в большой зависимости от интенсивности света и засоленности почвы. Percival⁽²⁾ и Маслова⁽³⁾ считают, что главными факторами, влияющими на окраску колоса, являются: осадки, температура воздуха и освещение ко времени созревания растений. Фосс⁽⁴⁾ для распознавания окраски колоса на ранних стадиях развития растений (после выколашивания) применил кварцевую аналитическую лампу. Было исследовано 114 яровых и 549 озимых сортов пшеницы и во всех случаях у красноколосых форм наблюдалось или отсутствие свечения, или они давали темнобурое свечение, а белоколосые формы давали беловато-голубую флуоресценцию. Растения, взятые в более поздней стадии их спелости, не проявляют склонности к какому-то ни было свечению. И, наконец, наши работы⁽⁵⁾ позволяют устанавливать окраску колоса и зерна пшеницы спустя 10 дней после выколашивания и до полного их



Фиг. 1. Колосья пшеницы. Колосковые чешуи: *a*—закрыты влагалищным листом; *b*—открыты наполовину влагалищным листом; *c*—совершенно открыты (полное выколашивание).

созревания—путем обработки 6%-ным раствором NaOH колосковых чешуй и зерна.

Сопоставляя данные фенологических наблюдений с данными выявления окраски колоса 6%-ным раствором NaOH по не вполне зрелым растениям, было установлено, что образование пигмента в колосковых чешуях начинается вскоре после освобождения их от влагалищной части листа.

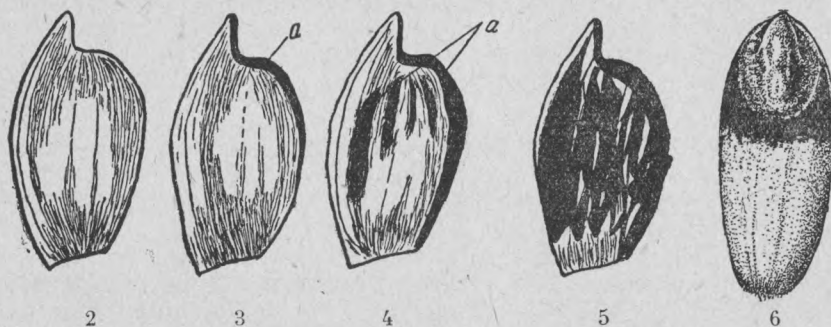
Для того чтобы точнее установить момент образования пигмента, мы

провели следующий опыт: взятые с поля колосья озимой и яровой пшеницы были разбиты на отдельные группы по фазам развития колоса.

Таких групп было выделено три:

1. Колосья полностью закрыты влагалищной частью листа (фиг. 1, *a*).
2. Одна сторона колосов открыта листом наполовину, а вторая, противоположная часть колоса совершенно закрыта (фиг. 1, *b*).
3. Колосья полностью открыты (фаза колошения) влагалищной частью листа (фиг. 1, *c*).

Колосковые чешуи этих групп снимались с колоса, и каждая группа отдельно обрабатывалась в течение 10 мин. 6%-ным раствором NaOH. Результаты опыта приведены в табл. 1.



Фиг. 2—6. 2—Закрытая влагалищным листом колосковая чешуя после обработки щелочью. Пигмента нет. 3—Колосковая чешуя, открытая влагалищным листом; *a*—место начала образования пигмента. 4—Колосковая чешуя, обработанная щелочью в фазе колошения; *a*—места образования пигмента. 5—Образования пигмента через 10 дней после выколашивания. 6—Начало образования пигмента (затушевано тушью) в зерновке.

Таблица 1

	Окраска колосковых чешуй	
	до обработки NaOH	после обработки NaOH
Колосковые чешуи, закрытые листом	Бледнозеленые	Не окрашиваются
а) Колосковые чешуи открыты листом на половину колоса	Зеленые	Розовые
б) Колосковые чешуи с того же колоса, но закрыты листом	Бледнозеленые	Не окрашиваются
Колос совершенно открыт листом (полное выколашивание)	Зеленые	Розовые

Опыт повторялся неоднократно (до 15 раз), и всегда мы получали одни и те же результаты, т. е. окрашивание колосковых чешуй щелочью происходило тогда, когда они были свободны от влагалищной части листа, и чешуи совершенно не окрашивались, если они были закрыты влагалищным листом.

Полученные экспериментальные данные (табл. 1) показывают, что пигмент действительно образуется вскоре после освобождения части или всего колоса от влагалищного листа. Накопление пигмента в колосковых чешуях идет довольно быстро и обычно заканчивается в течение 7—9 дней (табл. 2). Процесс образования и накопления пигмента проходит в следующем виде: у колосковых чешуй, закрытых полностью влагалищной частью листа, пигмент совершенно не обнаруживается щелочью (фиг. 2). Если же небольшая часть или отдельные колосковые чешуи освобождаются от вла-

галищной части листа и подвергаются действию света, то пигмент обнаруживается щелочью по краям колосковых чешуй в виде розовой окраски (фиг. 3), в то время как колосковые чешуи другой стороны колоса, закрытые влагаллищной частью листа, совершенно не окрашиваются щелочью, что указывает на отсутствие в них пигмента.

В стадии полного выколашивания окраска краев колосковых чешуй от щелочи усиливается и, кроме того, наблюдается появление розовой окраски в верхней части чешуи (фиг. 4).

Через 7—9 дней после выколашивания колосковые чешуи, обработанные щелочью, окрашиваются в яркокрасный цвет (фиг. 5), это указывает на завершение процесса накопления пигмента, так как дальнейшая обработка их дает одну и ту же интенсивность окрашивания (табл. 3).

Таблица 2

Яровая пшеница Тулун ЗА/32

Дата взятия пробы	Окраска колосковых чешуй	
	до обработки NaOH	после обработки NaOH
3 VII	Зеленые—колос частично освободился от листа	Слабо окрашиваются в розовый цвет края колосковых чешуй
4 VII	Зеленые—колос полностью освободился от листа	Более интенсивная окраска краев колосковых чешуй
5 VII	То же	Края окрасились в яркокрасный цвет, остальная поверхность не окрасилась
7 VII	» »	Края окрасились в яркокрасный цвет, а поверхность в розовый
8 VII	» »	Края окрасились в яркокрасный цвет, поверхность в красный
9 VII	» »	Края и верхняя часть окрасились в яркокрасный цвет
10 VII	» »	То же
12 VII	» »	» »

Что же касается места залегания пигмента в колосковых чешуях, то по этому вопросу имеются весьма подробные анатомические исследования Ст. Левицкого, которые показали, что пигмент локализуется, главным образом, в наружном эпидермисе, в длинных его клетках, иногда даже занимает и серповидные.

Таблица 3

Яровая пшеница Тулун ЗА/32

Дата взятия пробы	Фаза развития растения	Окраска колосковых чешуй	
		до обработки NaOH	после обработки NaOH
8 VII	Колошение	Зеленая	Красная
14 VII	Цветение	»	»
29 VII	Молочная спелость	»	»
9 VIII	Переход от молочной к восковой спелости	Желтоватая	»
15 VIII	Восковая спелость	Желтая	Темнокрасная
21 VIII	Полная спелость	Красная	Коричневая

О природе красящегося вещества имеется обширная литература, но с противоречивыми данными. Так, например, в зрелых колосковых чешуях Ст. Левицкий нашел каротин, определенный им по калиевому методу Молиша, причем автор не может точно гарантировать определение каротина; и «скорее всего, — пишет он, — мы имеем дело с каротиновой группой, к которой относится также и ксантофилл».

Вильштеттер*, изучая химический состав каротина и ксантофилла, дает им следующие формулы: каротин $C_{40}H_{56}$, ксантофилл $C_{40}H_{56}O_2$.

Таким образом по Вильштеттеру каротин отличается от ксантофилла отсутствием двух атомов кислорода, в оптическом отношении они очень близки, устойчивы против щелочей и свободно разлагаются кислотами.

Акад. Любименко, исследовавший зрелые колосковые чешуи полб, полагает, что в пленках находятся следы каротиноидов, причем красная окраска зависит не от них, а от красящего вещества неизвестного состава, оно нерастворимо в спирте, серном эфире, сероуглероде, но легко растворяется и извлекается щелочью.

Фосс считает, что красный пигмент после колошения еще не образовался, но чешуи красноколосых и белоколосых форм пшеницы уже различаются по своему химическому составу. Колосковые чешуи красноколосых сортов содержат соединения группы катехола, белоколосые — пирогаллола. В своей работе мы не ставили целью изучение природы красящего вещества, но те данные, которые были получены нами в процессе всей нашей более чем двухлетней работы, дают основание предполагать, что природа красящего вещества не относится ни к каротиновой группе, ни к группе катехола, потому что, во-первых, красный пигмент образуется тотчас же, как только колосковые чешуи освобождаются частично или полностью от влагаллищной части листа, и во-вторых, красный пигмент с момента его образования и до полного созревания растения в наших опытах растворялся и извлекался щелочами (NaOH, KOH и в слабой степени нашатырным спиртом). Все это показывает, что мы действительно имеем дело с красящим веществом неизвестного состава, а поэтому необходимы дальнейшие специальные микрохимические исследования в этом направлении.

Что же касается стойкости пигмента, то по мнению проф. Фляксбергера (6) красный пигмент в зрелых колосковых чешуях полб может сохраняться в течение 4 000 лет.

В нашей работе мы имели материал в виде зеленых (стадия цветения) колосьев различных сортов озимой и яровой пшеницы трехлетней давности. Колосковые чешуи после обработки их щелочью всегда давали нам обычную интенсивную красную окраску; это указывает на то, что пигмент у зеленых растений может сохраняться продолжительное время.

Применение 6%-ного раствора NaOH позволяет устанавливать также и окраску зерна на всех стадиях его развития, а следовательно, и время образования пигмента. Александрова (7) считает, что окраска зерна дикой однозернянки обусловлена разрушением хлорофилла и пропитыванием клеточных оболочек продуктами разрушения хлорофилла — каротиноидами. Наши работы в этом направлении показали, что образование пигмента в зерновке происходит в весьма ранней стадии развития зерновки.

Для того чтобы выяснить время образования и накопления пигмента в зерне пшеницы, были поставлены опыты, позволившие проследить этот процесс с первых стадий развития семени. Опыт состоял в следующем: в стадии развития менее $\frac{1}{3}$ семени яровой пшеницы Новинка ежедневно, а позднее через 1—2 дня, отбиралось несколько семян с одной части колоса

* Цитируется по книге Любименко и Бриллиант, Окраска растений, 1924.

для обработки 6%-ным раствором NaOH (в течение 30 мин. и после этого выдерживанием их в закрытых чашках Петри в течение 1 часа), а вторая часть колоса оставлялась в качестве контроля до полного созревания.

Из приведенных в табл. 4 данных видно, что впервые пигмент появляется на зерне через 10 дней после цветения, в виде небольшого слабоокрашенного в розовый цвет ободка на спинной стороне семени (фиг. 6). Через 8—10 дней с момента появления пигмента накопление его заканчивается, так как характер и интенсивность окрашивания щелочью остаются без видимых изменений до полного созревания семян.

Белозерная форма яровой пшеницы Тулун 70 В/8 на протяжении всего нашего опыта не проявляла признаков образования пигмента.

Таблица 4

Дата взятия пробы	Фаза развития зерновки	Характер окраски зерна после обработки щелочью	
		Яр. пшеница Новинка	Яр. пшеница Т70 В/8
10 VII	Цветение	—	—
17 VII	$\frac{1}{3}$ зерна	Зеленое	Зеленое
19 VII	Более $\frac{1}{3}$ зерна	»	»
20 VII	$\frac{1}{2}$ зерна	Через 5 час. в области зародыша окрасилось в розовый цвет	»
22 VII	Начало молочной спелости	Все зерно через 4 часа окрасилось в розовый цвет	»
23 VII	То же	То же	»
27 VII	Молочная спелость	Все зерно через 4 часа окрасилось в красный цвет	»
29 VII	То же	Все зерно через 1,5 часа окрасилось в красный цвет	»
31 VII	» »	То же через 40 мин.	»
2 VIII	» »	» » » 30 мин.	»
5 VIII	» »	» » » 30 мин.	»
7 VIII	Восковая спелость	» » » 30 мин.	Слабозеленоватое
11 VIII	» »	Через 30 мин. зерно окрасилось в коричневый цвет	Беловатое
20 VIII	Полная спелость	То же	Белое

Ленинградская государственная селекционная станция
Пушкин

Поступило
10 II 1940

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ С т. Левицкий, Тр. пр. бот. (1916). ² J. Percival, Wheat Plant (1921).
³ К. С. Маслова, Тр. пр. бот., ген. и сел., XXIV, вып. 2 (1929—1930). ⁴ J. Voss, Sorteneigene Fluoreszenzerscheinungen bei Weizen. Angew. Bot., 16, 510—518 (1934).
⁵ А. Н. Гудков, Журн. селек. и семен., № 1 (1939). ⁶ К. А. Фляксбергер, Сборн. памяти ак. Любименко, АН УССР (1938). ⁷ О. Г. Александрова, Тр. пр. бот., ген. и сел., серия 2 (1916). ⁸ В. Н. Любименко и В. А. Бриллиант, Окраска растений (1924).