

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

К. Г. МИРОШНИЧЕНКО

**ОБМЕН УГЛЕВОДОВ У ЯРОВЫХ ПШЕНИЦ В ФАЗЕ
КОЛОШЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ПОЧВЕННОЙ ЗАСУХИ**

(К ВОПРОСУ О ФИЗИОЛОГИИ КРИТИЧЕСКОГО ПЕРИОДА У ЗЛАКОВ)

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 24 I 1948)

Изучение обмена углеводов у пшениц в условиях засухи в фазе колошения представляет особый интерес. К этому времени растения почти полностью завершают рост и дифференцировку основных репродуктивных органов, и продукты ассимиляции в основной массе используются для формирования запасных веществ эндосперма зерновок. В связи с этим должно происходить передвижение, накопление и превращение значительной массы углеводов, в преобладающей своей части идущих на формирование запасного крахмала, составляющего у яровых пшениц до 70% запасных веществ эндосперма. Нарушение нормального хода углеводного обмена под влиянием засухи в этот период должно иметь самое непосредственное и специфическое влияние на величину и состав урожая.

Настоящая работа проводилась с двумя сортами яровых пшениц — неустойчивой к засухе Гарнет и засухоустойчивой Лютесценс 1467. Определялись моносахариды, сахароза, крахмал и гемицеллюлозы в корнях, стеблях, листьях и колосьях. Пробы на анализ углеводов были взяты в день прекращения полива 16 VII и спустя 5 и 7 дней (21 и 23 VII) после этого срока, когда содержание влаги в почве понизилось до 30—35% от полной влагоемкости. Последняя проба у контрольных растений была взята 31 VII.

Необходимо остановиться на динамике основного пластического материала — сахаров и крахмала — у растений, произраставших в условиях нормальной влажности (табл. 1).

Таблица 1
Динамика сахаров и крахмала у растений контрольной серии
(в мг на 1 г сухой массы)

	Срок учета	Моносахариды				Сахароза				Крахмал
		корень	стебель	лист	колос	корень	стебель	лист	колос	
Гарнет	16 VII	12,5	23,0	38,5	122,5	10,3	56,7	98,8	67,5	40,0
	31 VII	17,0	17,5	32,0	36,5	42,4	107,4	148,0	129,7	129,4
Лютесценс . . .	16 VII	12,5	17,0	54,5	122,5	8,8	35,0	66,5	40,5	40,5
	31 VII	13,5	20,5	33,0	30,0	29,0	122,5	68,0	99,5	176,5

На протяжении фазы колошения с 16 по 31 VII наблюдается снижение содержания моносахаридов в надземных вегетативных органах и особенно резкое в колосьях. Если 16 VII моносахаридов в листьях Лютесценс в 4,5 раза, а в колосе почти в 10 раз больше, чем в корнях, то спустя 15 дней содержание моносахаридов в листьях и колосьях только в 2,5 раза превышает содержание в корнях. Содержание же моносахаридов в корнях изменяется незначительно. Вместо прогрессивного нарастания моносахаридов по органам от корня к колосу, имевшего место в начале фазы, происходит выравнивание их количества по органам растений. Одновременно возрастание количества крахмала в колосьях является очевидным следствием как оттока моносахаридов из вегетативных органов, так и резкого их снижения в колосьях.

В то же время с 16 по 31 VII по всем органам растений значительно возрастает количество сахарозы. Среди вегетативных органов наибольшее абсолютное обогащение сахарозой наблюдается в транспортирующих органах — стеблях (Гарнет 51,0 мг, Лютесценс 87,5 мг). Значительно также обогащение колосьев, где содержание сахарозы удваивается; однако 31 VII оно представляет уже убывающую величину, достигнув максимума у Гарнет к 25 VII (142,7 мг), а у Лютесценс к 23 VII (123,0 мг). Характерно также, что прибыль сахарозы относительно более велика в корнях (до 400%) и относительно менее велика в органах, ближе расположенных к колосу (стебли Гарнет 189%, листья 139,0%). Очевидно, движение сахарозы подчинено общему процессу оттока и превращения в колосе, но оно протекает замедленно, тогда как моносахариды оказываются более мобильным, энергично потребляемым пластическим материалом.

Сопоставление величины суммарной убыли моносахаридов по органам с 16 по 31 VII с величиной прибыли крахмала показывает, что моносахариды могут обеспечить большую часть прибыли крахмала в этот период, но что их недостаточно для покрытия всей суммы прибыли. Остальная часть должна иметь своим источником другие сахара, прежде всего, очевидно, обильно содержащуюся в тканях растений сахарозу.

Сопоставление абсолютных величин убыли моносахаридов за время с 16 по 31 VII с прибылью сахарозы говорит о том, что первые не являются источником сахарозы, так как величина прибыли последней в вегетативных органах в несколько раз выше убыли моносахаридов (табл. 1). Сопоставление динамики сахаров также говорит об относительной независимости их движения в этот период. Так, в стеблях большей прибыли сахарозы (51, 87 мг) соответствует незначительная убыль моносахаридов у Гарнет (5,5 мг). В стеблях Лютесценс и корнях обеих пшениц увеличение сахарозы сопровождается также некоторой прибылью и моносахаридов. Утрата значительного количества моносахаридов в листьях Лютесценс сопровождается прибылью ничтожного количества сахарозы.

Углеводный обмен в условиях засухи. В целях экономии места в табл. 2 приводятся только величины прибыли и убыли сахаров и крахмала по органам растений после прекращения полива (в мг на 1 г сухой массы).

Как видно из табл. 2, в процессе засухи содержание сахарозы в вегетативных органах пшениц снижается, падая значительно ниже контроля, и одновременно растения обогащаются моносахаридами. Это явление в исследованиях по засухоустойчивости отмечено (1,2). Возрастание количества моносахаров следует рассматривать прежде всего как следствие распада сахарозы. При засухе наблюдается также и гидролиз крахмала. Так, он исчезает в надземных вегетативных органах, но одновременно накапливается в корнях и колосьях. Количественное сопоставление

Таблица 2

Углевод	Срок учета	Гарнет					Лютесценс				
		корень	стебель	лист	колос	сумма вегет. органов	корень	стебель	лист	колос	сумма вегет. органов
Моносахара	21 VII	+ 3,5	+20,5	+16,0	+13,5	+40,0	+ 3,3	+14,5	+ 7,5	-16,0	+24,8
	23 VII	+ 4,5	+25,5	+15,0	- 6,5	+45,0	+ 5,5	+15,0	+ 6,0	+12,0	+26,5
Сахароза . .	21 VII	-16,2	-29,2	-24,7	+17,7	-70,1	-13,2	- 1,7	- 5,8	+38,0	-20,7
	23 VII	-22,0	- 9,3	-23,8	+17,0	-55,1	-29,7	-53,0	-20,0	+21,5	-102,7
Крахмал . .	21 VII	+18,8	-22,2	+ 5,2			+ 7,6	-15,7		+50,5	
	23 VII	+12,1	-36,7	+ 9,4			+17,5	-37,5		+32,7	

динамики крахмала по органам показывает, что только у Гарнет 23 VII крахмал может быть частичным источником моносахаридов. Одновременно с обогащением колосьев крахмалом у последних увеличивается и содержание сахаров. Это свидетельствует о том, что засуха стимулирует накопление углеводов в колосе. Действительно, наряду со значительным снижением урожая соломы и зерна (Гарнет, соответственно, 76,8 и 27,1%, Лютесценс —78,4 и 81,9% от контроля) растения обнаруживают либо небольшое снижение веса 1000 зерен, либо некоторое повышение этого показателя — у засухоустойчивого Лютесценс до 104,0% от контроля.

Можно полагать, что в условиях засухи, так же как и в условиях нормальной влажности, моносахариды сохраняют свою мобильность. Так, в колосе количественно моносахариды не только уступают сахарозе, но в отдельные сроки учета (23 VII у Гарнет, 21 VII у Лютесценс) снижаются относительно контроля. Этим срокам соответствует повышенное накопление крахмала, причем большей величине снижения моносахаридов в колосе Лютесценс отвечает и бóльшая величина накопления крахмала.

Гидролиз сахарозы, обильно накапливающейся в тканях растений в фазе колошения, превращение ее в моносахариды, должен явиться, таким образом, важным условием стимуляции углеводного обмена. Характерно, что наиболее высокая прибыль моносахаров при засухе наблюдается в транспортирующих органах — стеблях, где она (например у Лютесценс) в 2—3 раза выше, чем в корнях и листьях.

Убыль сахарозы в вегетативных органах при засухе в преобладающем большинстве случаев значительно превосходит величину прибыли моносахаридов. Так, увеличение моносахаридов у Гарнет 21 VII и 23 VII по вегетативным органам равно 40—45 мг, убыль же сахарозы, соответственно, 55—70 мг. Очевидно, к моменту учета соответствующие количества сахарозы (помимо возможных затрат ее на дыхание), а также продуктов ее гидролиза уже переместились в колосья, где они и учитываются в виде суммы сахаров и крахмала.

Засухоустойчивая Лютесценс характеризуется более высокой энергией углеводного обмена, о чем свидетельствуют: 1) высокие количества накопления крахмала, 2) более низкое сравнительно с Гарнет содержание моносахаридов в стеблях и листьях в конце фазы и 3) более высокое содержание в колосьях сахарозы, вовлечение которой в дальнейший метаболизм вообще протекает замедленно.

Стимуляция углеводного обмена в фазе колошения находится в органической связи с ускорением развития растений под влиянием недостатка влаги в почве. Гарнет и Лютесценс, выращенные при 40% влажности, сократили продолжительность вегетационного периода, соответственно, на 8 и 11 дней. Высказанный некоторыми исследователями

взгляд, согласно которому засуха проявляется прежде всего в явлениях деградации жизненного процесса, представляется нам недостаточным. Действительно, под влиянием засухи угнетается рост растений и снижается количество репродуктивных органов, однако сохранившиеся репродуктивные органы (зерновки) в связи с усилением обмена веществ испытывают у Гарнет только незначительное ослабление питания, а у Лютесценс даже пользуются усиленным углеводным питанием.

Ускорение темпов развития растений, стимуляция обмена веществ при засухе, с точки зрения естественного отбора может быть оценено как явление положительное, обеспечивающее сохранение вида.

Что касается движения гемицеллюлоз по органам растения при засухе, то оно не находится в непосредственной связи с динамикой остальных углеводов. Имеющийся в литературе взгляд на гемицеллюлозы как вероятный источник растворимых углеводов при засухе ⁽¹⁾ не находит подтверждения в нашем исследовании. В действительности при засухе наблюдается известное перераспределение гемицеллюлоз — передвижение их из стеблей в корни и листья ⁽³⁾, что позволяет допустить их положительную роль как водоудерживающих коллоидов в засухоустойчивости растений. Увеличение же количества растворимых углеводов в растении при засухе объясняется Н. А. Максимовым ⁽⁴⁾ прекращением роста в этих условиях при еще сохранившейся способности к фотосинтезу.

Лаборатория физиологии растений
Ленинградского естественно-научного института
им. Лесгафта

Поступило
24 I 1948

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ И. М. Васильев, Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 2, в. 5 (1936). ² Н. М. Сисакян, Биохимические основы засухоустойчивости растений, М., 1940. ³ К. Г. Миросниченко, ДАН, 22, № 1 (1941). ⁴ Н. А. Максимов, Усп. совр. биол., 9, в. 1 (1939).