

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 большая 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 <sup>(1)</sup> не находит подтверждения в нашем исследовании. В действительности при засухе наблюдается известное перераспределение гемицеллюлоз — передвижение их из стеблей в корни и листья <sup>(3)</sup>, 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 <sup>(4)</sup> 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

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