

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

П. И. ГУПАЛО

**НОВЫЕ ДАННЫЕ О СТАРЕНИИ КЛЕВЕРА
В ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПОСЕВАХ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 22 V 1951)

В опубликованном ранее сообщении о возрастных изменениях клевера в хозяйственных посевах (1) были приведены данные о снижении урожая семян клевера на 3-м году жизни. При этом было указано на появление к этому времени качественных физиологических изменений клевера в травосмеси, охарактеризованных нами как онтогенетическое старение, главным образом, на основании показателей оводненности листьев.

В 1950 г. мы провели исследование ряда физиологических показателей у растений клевера на 2-м и 3-м году жизни в целях получения более полной характеристики тех физиологических изменений, которые охватываются понятием «старение растений».

В качестве объекта исследования был взят посев клевера в севообороте отдела агротехники Красноуфимской государственной селекционной станции, где участки с клевером 2-го и 3-го года вплотную примыкали друг к другу. Почва участков — дерново-деградированная. Клевер был посеян после озимой ржи с подсевом под яровую пшеницу из расчета 9 кг клевера и 5 кг тимофеевки на гектар. Сорт — местный стародавний («пермский»). Этот севооборот установлен с 1936 г. и прошел уже две ротации. Можно быть уверенным, что выбранные для исследования посева 2-го и 3-го года жизни в отношении почвенных, агротехнических и метеорологических условий вполне сравнимы.

В последние 10—15 лет понятие «старение растений» начинает прочно входить в советскую биологическую науку (2-6). Все больше и больше раскрывается физиологическое содержание этого понятия. Установлен ряд показателей, характеризующих старение растений:

1. Изменение физико-химического коллоидного состояния протоплазмы (4) и связанное с этим снижение оводненности и максимальной водоемкости тканей (2, 7), а также изменение проницаемости и вязкости протоплазмы (8) и т. д.

2. Снижение процента золы в сухом веществе и повышение содержания в золе кальция и снижение — калия (2, 9).

3. Изменение активности окислительно-восстановительных ферментов, в том числе понижение активности каталазы (10).

4. Изменение количества хлорофилла в листьях (6, 11).

5. Повышение содержания лигнина в стеблях (5, 12).

Мы вынуждены были в своей работе ограничиться теми показателями, определение которых оказалось доступным в условиях Красноуфимской селекционной станции в сезоне 1950 г., а именно: максимальная водоемкость тканей, содержание «сырой» золы, содержание кальция и калия, активность каталазы в листьях и содержание лигнина в стеблях.

Максимальная водоемкость ткани листьев определялась высушиванием до постоянного веса при температуре 95—100° после погружения срезанных стеблей нижними концами на 12 час. в воду; содержание золы — путем медленного сжигания в электрической муфельной печи; количественное определение кальция проводилось объемным методом с осаждением щавелевокислым аммонием (9); калия — весовым методом с применением реактива Тананаева, с извлечением калия из сухого вещества 0,01 *N* раствором HCl (9); активность каталазы определялась газометрически, как описано у Н. Н. Иванова (13); лигнин учитывался по Вильштеттеру и Цехмейстеру (13).

Кроме того, проводились наблюдения над сроками цветения клевера, определялась нектарность цветов (методом центрифугирования) и осемененность головок, а также проведен анализ почвы на содержание фосфора и калия и оценка пораженности растений грибными болезнями.

Пробы для исследования брали на расстоянии 3—5 м от межевой дорожки, разделяющей посев клевера 2-го и 3-го года жизни, через определенные промежутки без выбора. Основные данные см. табл. 1.

Таблица 1

Основные данные по физиологической характеристике клевера 2-го и 3-го года жизни

Дата взятия пробы	Фаза развития и части растений, взятые для анализа	Макс. водоем- кость ткани листьев (в % воды к сух. вещ.)		% золы к сух. вещ.		% кальция в золе		% калия в сух. вещ.		Активность каталазы	
		2-й г.	3-й г.	2-й г.	3-й г.	2-й г.	3-й г.	2-й г.	3-й г.	2-й г.	3-й г.
20 VI	Начало стебле- вания; один верх- ний лист, сидя- щий ниже моло- дого, но уже рас- крытого листа. Взяты пластинки листьев	359,0	343,4	10,72	9,20	28,1	30,5	0,844	0,775	22,4	21,5
17 VII	Фаза хорошо развитых бутонов (начало цветеная) а) Первый лист сверху, не считая листьев, обверты- вающих головку	330,4	309,6	10,25	8,59	40,7	39,8	не определяли			
	б) Второй лист	не определяли		16,21	9,6	33,6	40,8	0,681	0,549	—	—
	в) Третий лист	" "		16,65	9,73	34,8	41,2	не определяли			
5 VIII	Разгар цветен- ия. Листочки, обвертывающие головку					не определяли				21,4	20,3

Содержание лигнина определяли в стеблях, взятых к концу цветения клевера — 1 IX, и именно таких, у которых верхушечная головка находилась в одинаковой фазе — самые верхние цветы головки еще не расцвели. Стебли при этом еще имели зеленую окраску. В анализ шла верхняя часть стебля длиной 15 см. В результате анализа в стеблях клевера 2-го года жизни найдено 19,4% лигнина от веса абсолютно сухого вещества, а у растений 3-го года — 22,6%.

Данные о содержании нектара в цветах приведены в табл. 2.

По фенологическим данным различий до цветения между травостоем клевера 2-го и 3-го года жизни не отмечено, но в наших опытах цвете-

ние клевера 3-го года началось на 5 дней раньше, и цветоносные стебли в этом травостое начали отмирать с 25 VIII, в то время как клевер 2-го года жизни цвел и зеленел до октября, когда он был скошен.

Летом и осенью 1950 г. в Предуралье шли почти непрерывные дожди. Поэтому осемененность головок оказалась крайне низкой, а именно: 2,6% у клевера 3-го года и 2,1% у клевера 2-го года жизни. Некоторое превышение осемененности у клевера 3-го года обусловлено тем, что он за-

Таблица 2

Содержание нектара (в мг на головку) в цветах клевера 2-го и 3-го года жизни

Дата определения	2-й год	3-й год
11 VIII	17,3	13,5
23 VIII	42,4	20,6

Таблица 3

Процент полноценных семян к общему их количеству у клевера 2-го и 3-го года жизни

Год жизни клевера	Процент полноценных семян	
	по числу семян	по весу семян
Второй	19,43	32,1
Третий	18,90	24,8

цвел раньше, когда в течение нескольких дней стояла ясная погода, в то время как клевер 2-го года жизни этого проблеска ясной погоды уже не захватил. Большинство семян оказалось неполноценными (шуплыми), но процент полноценных семян по годам жизни оказался различным (см. табл. 3). Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что растения клевера на 3-м году жизни действительно обнаруживают комплекс признаков физиологического старения.

В данном случае мы употребляем термин старения в узком смысле этого слова, т. е. как совокупность физиологических изменений, свойственных нормальному онтогенезу растений на нисходящей ветви их возрастной кривой. Эти изменения связаны с самим процессом жизнедеятельности, однако, как известно, они могут резко усиливаться или ослабляться некоторыми условиями внешней среды, что особенно подчеркивает автор теории циклического старения и омоложения растений Н. П. Кренке^(3, 4) в полном соответствии с основными положениями мичуринской биологии.

Наибольшее значение при этом имеют водный режим почвы и условия питания. Как было указано выше, начиная с июля шли почти непрерывные дожди, почва и воздух были насыщены влагой, поэтому специальные определения влажности почвы не проводились. Определение содержания в почве фосфора и калия в доступной для растений форме было проведено в пробах, взятых 6 VI на глубине 15 см*. Определение калия производилось по методу Пейве, а фосфора — по методу Кирсанова⁽⁹⁾. При этом на 100 г сухой почвы найдено P_2O_5 3,75 мг на обоих участках, а K_2O под клевером 2-го года жизни 5,66 мг, под клевером же 3-го года даже следов подвижного калия не обнаружено.

Обнаруженные различия в содержании калия в почве будут вполне понятны, если мы примем во внимание интенсивность поглощения калия как самим клевером, так и особенно его спутником — тимофеевкой в смешанном травостое^(14, 15).

Возможно, что с этим связана и эффективность азотных подкормок в период цветения клевера, поскольку имеются данные⁽¹⁶⁾, что недостаток калия резко снижает азотфиксирующую активность клубеньковых бактерий. Поэтому в агротехнических мероприятиях по поддержанию

* Определение фосфора и калия в почве проведено Н. В. Поповой.

жизненности клевера на 3-м году жизни на достаточно высоком уровне, наряду с такими мероприятиями, как глубокое рыхление и прореживание (17), существенное значение должно иметь, вероятно, и достаточное калийное удобрение, притом в сульфатной форме. Соответствующие опыты в этом направлении нами начаты.

Снижение плодovitости организмов на нисходящей ветви их возрастной кривой является общебиологической закономерностью. У сельскохозяйственных растений практическое значение этой закономерности отмечено у плодоягодных культур (18, 19), а также у люцерны (15, 20).

Однако причину снижения семенной продуктивности люцерны в старых травостоях многие авторы видят только в накоплении болезней и вредителей и изменении количества доступной влаги в почве (15). Физиологические изменения самих растений при этом игнорируются.

Мы полагаем, что приведенные нами данные с достаточной убедительностью показывают факт физиологического старения растений клевера на 3-м году жизни. При обследовании по нашей просьбе А. С. Бояковой пораженности болезнями подопытных растений было найдено поражение антракнозом ниже средней степени (балл 1,0—1,6) при несколько более высоком поражении клевера 3-го года жизни по сравнению с клевером 2-го года. Других грибных и бактериальных заболеваний в заметном количестве не обнаружено. Известно, что антракноз является фитозаболеванием, приуроченным к нисходящей ветви онтогенеза растений или их частей (21). Поэтому повышенное поражение клевера на 3-м году жизни антракнозом, повидимому, в большей степени следствие физиологического старения растений, чем его причина.

Многokратно проведенные нами анализы свидетельствуют, что наличная оводненность тканей и максимальная водоемкость их, а также содержание золы, калия и лигнина являются достаточно чувствительными показателями старения растений.

Особое внимание мы хотели бы обратить на такой давно известный и незаслуженно забытый показатель, как содержание золы в растениях. Следует вспомнить тот большой и убедительный фактический материал о закономерном снижении содержания золы в онтогенезе растений, который приведен в классическом труде А. Фаминцына (22). Что же касается кальция, то, как видно из табл. 1, его содержание менее строго коррелировано с общим возрастным физиологическим состоянием растения, что, вероятно, связано с резким изменением содержания кальция в связи с онтогенезом самих листьев.

Красноуфимская государственная
селекционная станция

Поступило
24 V 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. Гупало, Д. Савченко и И. Мохнаткин, ДАН, 72, № 1 (1950).
² Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений, 1948. ³ Н. П. Кренке, Теория циклического старения и омоложения растений в онтогенезе, 1940.
⁴ Н. П. Кренке, Регенерация растений, 1950. ⁵ А. В. Благовещенский, Биохимия растений, 1934. ⁶ А. В. Благовещенский, Биохимические основы эволюционного процесса у растений, 1950. ⁷ Д. М. Новогрудский, ДАН, 52, № 8 (1946). ⁸ Н. А. Максимов и Л. В. Можяева, ДАН, 42, №№ 5 и 6 (1944).
⁹ А. В. Петербургский, Практикум по агрохимии, 1947. ¹⁰ А. П. Шербаков, Тр. ИФР АН СССР, 6. в. I (1948). ¹¹ Е. С. Черненко, ДАН, 73, № 2 (1950).
¹² Н. Я. Демьянов и Н. Д. Прянишников, Общие примеры анализа растительных веществ, 1934. ¹³ Н. Н. Иванов, Методы физиологии и биохимии растений, 1946. ¹⁴ Э. Дж. Рэссел, Почвенные условия и рост растений, 1936. ¹⁵ МСХ СССР Всес. н.-и. ин-т кормов им. В. Р. Вильямса, Вопросы кормодобывания, 1947.
¹⁶ М. В. Федоров и В. П. Подъяпольская, ДАН, 73, № 5 (1950).
¹⁷ Н. В. Проферансова, Докл. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, в. 12, 116 (1950). ¹⁸ П. Г. Шитт и З. А. Метлицкий, Плодоводство, 1940. ¹⁹ М. А. Лисавенко, Сад и огород, № 1 (1950). ²⁰ Ф. Филатов, Газ. „Соц. земледелие“, № 83 (1950). ²¹ М. С. Дуниин, Иммуногенез и его практическое использование, 1946. ²² А. Фаминцын, Обмен веществ и превращение энергии в растениях, 1883.