

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

В. А. АЛЕКСЕЕВ

**ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА НА ПРОДУКЦИЮ АУКСИНОВ  
И РОСТ РАСТЕНИЙ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 6 IX 1951)

На основании опытов 1948 г. с овсом «Победа» нами было высказано предположение, что основной причиной ростовых нарушений под влиянием засухи является нарушение обмена веществ, обусловленное обезвоживанием растений (2). Нарушения в обмене веществ выражаются, в частности, в нарушении продукции ауксинов, итогом чего являются коллоидно-химические изменения протоплазмы и задержка роста.

В работе (2) мы могли вопрос о связи продукции ауксинов с обменом веществ в растении поставить лишь в самой общей форме. С целью получения более определенных результатов по этому вопросу в 1949 г. были поставлены вегетационные опыты с пшеницей Гордеиформе 496, которая выращивалась в почве на фоне полного минерального удобрения. Опыты были поставлены в трех вариантах: I — контроль, 70% влажности почвы в течение всего вегетационного периода; II — засуха сразу после всходов, т. е. в начале световой стадии; III — засуха сразу после всходов, при отливе дана азотная подкормка в виде  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  (0,3 г на сосуд).

Посев производился проросшими семенами 20 V 1949 г. Поливка растений II и III вариантов была прекращена 24 V, а отлиты растения были 11 VI. Засуха, таким образом, продолжалась 18 дней. Растения были доведены до полного завядания. 2-й лист появился на 5-й день засухи, 3-й лист — на 10-й день засухи, 4-й лист — на 15-й день засухи. Эти листья закончили свой рост за период засухи. 5-й лист появился на 2-й день после отливания; 6-й лист — на 5-й день после отливания; 7-й лист — на 8-й день после отливания; 8-й лист — на 15-й день после отливания; 4-й, 5-й и 6-й листья во время засухи находились в зародышевом состоянии, а 7-й и 8-й листья формировались после отлива. Данные по содержанию воды в листьях сведены в табл. 1.

Из данных табл. 1 можно сделать выводы, что к концу засухи у опытных растений резко снижается содержание воды по всем ярусам листьев. После отливания содержание воды в листьях опытных растений, начиная с 5-го яруса, восстанавливается и становится даже несколько выше, чем у контрольных растений.

В листьях определялось содержание ауксинов.

Извлечение ауксинов производилось при помощи хлороформа по методу Н. И. Якушкиной (7), а определение ауксинов — по методу А. Н. Бояркина (3) в 3-кратной повторности. Определение ауксинов производилось в листьях разных ярусов по отдельности. В листьях 1-го и 2-го ярусов в конце засухи наблюдалось повышенное содержание ауксинов: первый лист контрольных растений содержал ауксинов 0,24  $\gamma$  на 1 г сухого веса листьев, а у опытных растений 0,68  $\gamma$ ; второй лист контрольных растений содержал ауксинов 0,85  $\gamma$ , а у опытных растений 1,37  $\gamma$ . Эти листья прошли свое эмбриональное развитие до засухи. Снижение про-

Содержание воды в листьях пшеницы  
Гордеиформе 496

Дата взятия проб	Вариан- ты	Ярусы листьев							
		1	2	3	4	5	6	7	8
11 VI, конец засухи	I а*	818,3	821,4	775,1	735,8	—	—	—	—
	II а	587,9	626,1	577,1	509,2	—	—	—	—
	б	71,8	76,2	74,4	69,2	—	—	—	—
	III а	587,9	626,1	577,1	509,2	—	—	—	—
	б	71,8	76,2	74,4	69,2	—	—	—	—
	б	71,8	76,2	74,4	69,2	—	—	—	—
22 VI, через 11 дн. после отлива	I а	—	752,2	694,9	666,7	568,2	515,1	432,8	—
	II а	—	654,6	578,6	576,8	583,3	604,3	521,8	—
	б	—	87,0	83,2	86,5	102,6	117,3	120,5	—
	III а	—	656,7	581,8	579,6	562,6	520,3	439,8	—
	б	—	87,3	83,7	86,9	99,0	101,0	101,6	—
	б	—	87,3	83,7	86,9	99,0	101,0	101,6	—
5 VII, через 25 дн. после отлива	I а	—	—	—	463,5	447,8	—	325,5	—
	II а	—	—	—	527,5	582,2	—	400,1	—
	б	—	—	—	113,8	130,0	—	122,3	—
	III а	—	—	—	524,7	503,0	—	397,2	—
	б	—	—	—	113,2	112,3	—	122,2	—
	б	—	—	—	113,2	112,3	—	122,2	—

\* а — в процентах от сухого веса, б — в процентах от контроля.

дукции ауксинов под влиянием засухи наблюдалось, начиная с листьев 3-го яруса; у контрольных растений листья содержали 1,09  $\gamma$  ауксинов, а у опытных растений 0,38  $\gamma$ . Содержание ауксинов не восстанавливалось и после отливания растений. Правда, на 10-й день после отливания наблюдалось повышение содержания ауксинов в листьях 5-го и 6-го ярусов, но оно было лишь временным и на 25-й день отлива снова снизилось. У растений III варианта, которые при отливании получили азотную подкормку, продукция ауксинов была значительно выше, чем у растений II варианта, которые не получили азотной подкормки (см. табл. 2). Азотная подкормка повышает продукцию ауксинов.

Для выяснения связи продукции ауксинов с обменом веществ был учтен азотный обмен листьев: определялось содержание триптофана (по Фюрту <sup>(5)</sup>), растворимого и белкового азота (по Кьельдалю <sup>(4)</sup>), в 3-кратной повторности. Содержание белкового азота в листьях опытных растений в конце засухи было ниже, чем у контрольных растений. Содержание растворимого азота в листьях опытных растений II варианта было в течение всего учетного периода выше, чем у контрольных растений. Наши опыты показали, что между содержанием ауксинов в листьях и триптофаном имеется определенная связь. Это видно из табл. 2.

Из табл. 2 видно, что у контрольных растений наблюдалась положительная корреляция между содержанием ауксинов и содержанием триптофана в листьях. У растений II варианта, испытывавших засуху, наблюдается отрицательная корреляция между теми же величинами. Отрицательный знак коэффициента корреляции во втором случае говорит, что задержка синтеза ауксинов в условиях засухи сопровождается накоплением триптофана, а большая величина коэффициента корреляции говорит о значительной сопряженности указанных процессов. При оптимальных условиях увлажнения у растений с повышенной синтетической активностью расход триптофана на синтез ауксинов, очевидно, с лихвой покрывается новообразованием его в листьях и сопряженность его со-

Содержание ауксинов (в  $\gamma$  2,4-дихлорфеноксиуксусной кислоты на 1 г сух. веса) и триптофана (в % от сух. веса) в листьях пшеницы

Варианты	11 VI, конец засухи		18 VI, 7-й день после отлива		21 VI, через 10 дн. после отлива				5 VII, через 25 дн. после отлива				Коэффиц. коррел. между ауксином и триптофаном
	1—4 лист		1—4 лист		2—4 лист		5—7 лист		5—6 лист		7—8 лист		
	ауксин	триптоф.	ауксин	триптоф.	ауксин	триптоф.	ауксин	триптоф.	ауксин	триптоф.	ауксин	триптоф.	
I	0,79	0,25	—	0,36	1,99	0,37	0,53	0,26	8,6	0,37	0,82	0,22	+0,65
II	0,81	0,37	—	0,40	1,04	0,26	1,47	0,19	0,48	0,47	0,75	0,42	-0,97
III	0,81	0,37	—	—	1,41	0,27	1,40	—	1,16	0,23	0,99	0,16	+0,07

держания с содержанием ауксинов становится положительной, но вместе с тем и значительно менее тесной. У растений III варианта, которые получили азотную подкормку при отливании, эта связь совсем нарушена.

Наличие сопряженности между содержанием триптофана в листьях пшеницы и содержанием в них ауксинов наводит на мысль, что ауксины эти должны быть азотсодержащими ауксинами типа гетероауксина. Н. А. Максимов (6) указывает, что гетероауксин распространен и у высших растений, в частности, в проростках кукурузы основная масса ростовых веществ приходится на его долю. Интересно, что Кнооп (8) связывает синтез гетероауксина в животном организме с триптофаном. Связь понижения под влиянием засухи продукции ауксинов непосредственно с углеводным обменом представляется нам мало вероятной по следующим соображениям. Многими авторами показано, что углеводный обмен в листьях пшеницы после засухи возвращается к норме, тогда как синтез ауксинов, как было указано выше, в этом случае не восстанавливается.

В опытах 1948 г. с овсом

«Победа» мы показали наличие связи между количеством ауксинов и ростом листьев у растений, испытавших засуху. В опытах 1949 г. с пшеницей Горлеинформе 496 мы получили такую же связь. На рис. 1 показаны размеры площади листьев разных ярусов у растений трех вариантов опыта.

Как видно из рис. 1, некоторое уменьшение площади под влиянием засухи начинается уже с 3-го яруса листьев, что совпадает как раз с началом снижения продукции ауксинов в листьях. Особенно резкое уменьшение площади произошло у 5-го и 6-го листьев, у которых содержание ауксинов также резко снижено (см. табл. 2). На рисунке видно, что сильно страдают от засухи листья 4-го, 5-го и 6-го ярусов, которые в период засухи находились в зародышевом состоянии; 7-й и 8-й листья развивались уже после отлива и не пострадали от засухи.

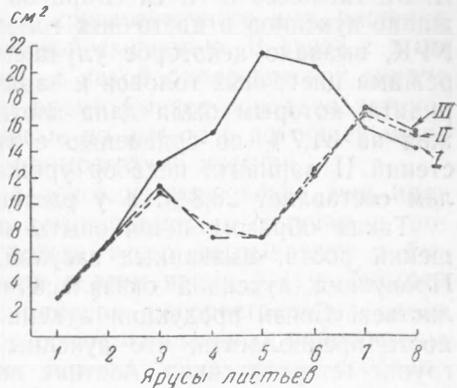


Рис. 1. Конечный размер площади листьев пшеницы разных ярусов. I—I вариант — контроль, II—II вариант, III—III вариант

В табл. 3 приведены данные по структуре урожая.

Таблица 3

Структура урожая пшеницы Гордеиформе 496

Варианты	Длина главного стебля		Длина колоса главного стебля		Число колосков в колосе главного стебля				Число зерен в колосе главного стебля		Урожай зерна на сосуд в г	
	в см	в % от контр.	в см	в % от контр.	всего колосков	в % от контр.	число колосков с зерном	в % от контр.	всего	в % от контр.	$M \pm m$	в % от контр.
I	84,0	100	5,3	100	13,6	100	11,5	100	23	100	11,43 $\pm 0,28$	100
II	74,9	89,2	4,7	88,7	11,3	83,1	9,6	83,5	19,0	82,6	8,20 $\pm 0,33$	71,7
III	83,7	99,6	5,1	96,2	10,9	80,1	9,8	85,2	21,1	93,0	11,05 $\pm 0,33$	96,7

Под влиянием засухи сильно снизились длина стебля, длина колоса и, главным образом, сократилось число колосков и число зерен в колосе. В результате подкормки азотом при отливе растений повысилась продукция ауксинов и тем самым улучшился питательный режим, что и сказалось на повышении числа зерен, приходящихся на один колос. А. М. Алексеев и А. В. Старцева (1) показали, что повышенное содержание ауксинов в цветочных головках клевера, получившего подкормку NPK, вызвало некоторое улучшение водного режима и питательного режима цветочных головок и завязей. В наших опытах растения III варианта, которым была дана азотная подкормка, дали повышение урожая на 34,7% по сравнению с урожаем растений II варианта. У растений II варианта недобор урожая по сравнению с поливным контролем составляет 28,3%, а у растений III варианта — всего лишь 3,4%.

Таким образом, наши опыты показывают тесную зависимость нарушений роста, вызванных засухой, от продукции ауксинов в листьях. Продукция ауксинов оказалась тесно связанной с азотным обменом листьев. Связь продукции ауксинов с азотным обменом дает возможность предполагать, что ауксины в листьях пшеницы принадлежат к группе гетероауксинов. Азотная подкормка после ранней засухи приводит к некоторому повышению продукции ауксинов и к улучшению питательного режима и тем самым влияет на урожай зерна пшеницы.

Приношу глубокую благодарность проф. А. М. Алексееву, под руководством которого проведена работа.

Казанский государственный университет  
им. В. И. Ульянова-Ленина

Поступило  
6 IX 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> А. М. Алексеев и А. В. Старцева, ДАН, 71, № 5 (1950). <sup>2</sup> В. А. Алексеев, ДАН, 67, № 3 (1949). <sup>3</sup> А. Н. Бояркин, ДАН, 59, № 9 (1948). <sup>4</sup> Н. Я. Демьянов и Н. Д. Прянишников, Общие приемы анализа растительных веществ, 1933. <sup>5</sup> А. Р. Кизель, Практическое руководство по биохимии растений, 1934, стр. 164. <sup>6</sup> Н. А. Максимов, Краткий курс физиологии растений, 1948, стр. 292. <sup>7</sup> Н. И. Якушкина, ДАН, 56, № 5 (1947). <sup>8</sup> Н. S. Kpoop, Zs. f. physiol. Chemie, 148, 294 (1925).