

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Т. Л. ЧЕБАНОВА и В. М. МАКАРЕВИЧ

**К ВОПРОСУ О РОЛИ СТЕБЛЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ ХЛЕБНЫХ
ЗЛАКОВ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 3 VII 1951)

В классическом определении роли стебля, данном К. А. Тимирязевым ⁽¹⁾, указывается, что стебель, в основном, выполняет две функции: он является системой механической — несущей листья и системой проводящей — посредником между листьями и корнями. Наряду с этим, Тимирязев отмечает, что у ряда растений в стебле откладываются временные запасы пластических веществ, в дальнейшем используемые ими в процессе их роста и развития. П. М. Жуковский ⁽²⁾, подчеркивая роль стебля как посредника между основными органами питания: листьями и корнями, считает, что «в течение некоторого периода стебель является также органом ассимиляции, но еще в большей мере он служит для отложения запасных питательных веществ».

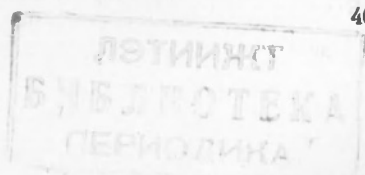
Роль стебля как органа запаса для ряда растений установлена очень давно: достаточно напомнить клубни картофеля и других клубнеплодов, корневую шейку корнеплодов и многолетних трав. Ярким примером стеблей как органов запаса могут служить и ветви наших плодовых деревьев, цветущих весной до появления листьев, а также стволы монокарпных растений, в которых в течение ряда лет накапливаются большие запасы углеводов, обуславливающие их цветение и плодоношение. Наконец, и для злаков накопление больших количеств сахаров в стеблях не является необычным, если вспомнить стебли сахарного сорго и сахарного тростника.

Проводившиеся одним из авторов в течение ряда лет исследования обмена веществ пшеницы, ржи и овса показали, что в стеблях этих хлебных злаков также накапливаются большие количества пластических веществ, преимущественно растворимых углеводов-сахаров.

Таблица 1

Содержание белков и сахаров в различных органах озимой ржи в г на 100 растений и в % от фазы кушения, 1948 г. (а — кушение, б — колошение)

	В г на 100 растений					б в % ка	
	Листья		Стебли		Колосья б	в листьях	в стеблях
	а	б	а	б			
Белки	1,92	1,53	1,76	5,06	2,30	80	288
Сумма сахаров	1,83	0,33	7,96	36,25	1,70	18	455



Так, в стеблях яровой пшеницы процентное содержание сахаров, по нашим данным, колебалось между 10 и 23%, в стеблях овса между 16 и 22,5% и в стеблях озимой ржи наиболее высокое содержание сахаров (33%) наблюдалось в фазе колошения, совпадающей с формированием половых органов цветка и непосредственно предшествующей цветению.

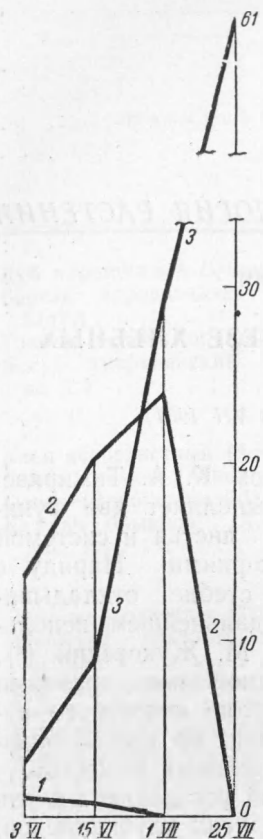


Рис. 1. Сумма сахаров в различных органах озимой ржи (в г на 100 растений, 1949 г.). 1 — в листьях, 2 — в стеблях, 3 — в колосьях. 3 VI — перед цветением, 15 VI — после цветения, 1 VII — молочная спелость, 25 VII — конец восковой спелости

Состав различных органов хлебных злаков сильно изменяется при переходе от одной фазы развития к другой. Изменения состава листьев при переходе от кушения к колошению имеют довольно неопределенный характер. Значительно постоянное изменения, происходящие в составе стеблей. Во всех исследованных случаях процентное содержание белков в стеблях в большей или меньшей степени понижается, а процент сахаров повышается. В отношении сахаров наблюдается только один случай отклонения от этого правила: в стеблях озимой ржи (Барыбино, 1948 г.) вместо обычного подъема сахаров от кушения к колошению наблюдается резкое снижение их (с 10,95 до 1,89%). Нельзя не указать, что эта рожь дала весьма низкий урожай, 4,8 ц/га, тогда как рожь с высоким содержанием сахаров (Долгопрудная, 1948 г.) дала урожай в 17,7 ц/га.

Наряду с изменением состава при переходе от кушения к колошению, у хлебных злаков сильно изменяется и соотношение между различными органами. С начала трубкаования для характеристики общих запасов пластических веществ, накапливающихся в растении, все большее значение приобретает стебель. Вес растений возрастает за счет стеблей и колосьев, так как прирост листьев за время, прошедшее от кушения до колошения, совершенно ничтожен. Так, суточный прирост веса сухого вещества отдельных органов за время от кушения до колошения был (в г на 100 растений):

	Листья	Стебли	Колосья (метелки)
Рожь озимая . . .	0,10	3,9	1,3
Овес	0,08	1,5	0,9

Так как каждый орган хлебных злаков имеет характерное только для него содержание белков и сахаров, то изменение соотношения между органами приводит и к изменению соотношения между белками и сахарами в целом растении.

Прибавка веса стеблей и увеличение процентного содержания сахаров в них приводит к значительному повышению запасов сахаров в целом растении в фазу колошения (см. табл. 1). Увеличиваются также и запасы белков, но не в такой сильной степени, как запасы сахаров. Накопление белков и сахаров происходит с различной интенсивностью, белки увеличиваются втрое, сахара в 4,5 раза.

Накопление в стебле таких больших количеств сахаров натолкнуло нас на мысль, что и у хлебных злаков стебель может выполнять также роль временного органа запаса. Под временным органом запаса можно понимать те органы, запасы которых растение использует в течение онтогенетического цикла своего развития (корнеплоды и т. п.), в отли-

чие от постоянных органов запаса (плоды и семена), запасы которых растение использует только в процессе филогенеза.

Чтобы установить, действительно ли стебель хлебных злаков является временным органом запаса, мы провели в 1949 г. совместно с В. М. Макаревич более детальное исследование состава отдельных органов озимой ржи. Данные исследования приведены в табл. 2 и на рис. 1.

Листья, стебли и зеленые колосья имеют наиболее высокое процентное содержание белков в период колошения перед цветением, затем, по мере старения всех этих органов процент белков в них неуклонно понижается вплоть до восковой спелости, и белки из вегетативных органов передаются в плоды-зерновки, которые значительно увеличиваются в весе и обогащаются белком. Однако и к полной восковой спелости в соломе и половине озимой ржи сохраняется некоторое количество белков. Можно думать, что в процессе налива зерна используются запасные белки листьев и стебля, тогда как конституционные белки этих органов остаются незатронутыми.

Запасы растворимых углеводов-сахаров, накопленных в вегетативных органах, используются значительно полнее. Начиная с конца цветения, содержание сахаров в листьях снижается, а к периоду молочной спелости они полностью исчезают из листьев. В стеблях процентное содержание сахаров в конце цветения было ниже, чем в начале, к молочной спелости оно снова несколько увеличилось и достигло прежнего уровня, а к восковой спелости в стеблях были обнаружены только следы сахаров.

Аналогичные изменения содержания сахаров в стеблях озимой ржи были обнаружены А. М. Палеевым (3, 4). Палеев объяснял понижение содержания сахаров в стебле в период цветения тем, что сахара переходят в другие, нерастворимые формы углеводов, а новое повышение сахаров в период молочной спелости — обратным переходом нерастворимых углеводов в сахара. Он рассматривал стебель в период цветения вне связи его с другими органами растения. Такое рассмотрение стебля и процессов, совершающихся в нем, отдельно от жизни целого растительного организма представляется нам неправильным, так как, по меткому вы-

Таблица 2

Содержание белков, сумма сахаров и вес сырой массы различных органов озимой ржи, 1949 г., Долгопрудная (а — перед цветением, б — после цветения, в — молочная спелость, г — восковая спелость)

	Листья				Стебли				Колосья				Зерно			
	а		б		а		б		а		б		в		г	
	г	в	г	в	г	в	г	в	г	в	г	в	г	в	г	
Белки в % к в. с.	20,43	14,37	12,25	7,06	8,31	6,75	6,16	4,81	16,25	12,94	9,37	3,69	12,69	15,06		
Сумма сахаров в % к в. с.	6,54	4,82	0,40	0,00	13,40	12,60	13,53	0,00	11,07	22,80	3,76	0,00	39,42	46,88		
Вес сырой массы 100 раст. в г	56	30	17		398	373	472	240	82	91	176	83	57	128		

ражению А. А. Авакяна, «органы в организме существуют не обособленно каждый для себя, они суть оружия целого организма» (5).

Как показывают данные табл. 2, одновременно с понижением содержания сахаров в листьях и стеблях, к концу цветения резко увеличилось (с 11,07 до 22,80%) содержание сахаров в колосьях, причем накопление сахаров в колосе в период цветения значительно обогнало накопление белков, процентное содержание которых за это же время снизилось (с 16,25 до 12,94%).

Эти данные позволяют отметить, что в период цветения хлебные злаки предъявляют очень высокие требования к наличию свободных сахаров в тканях растения и весьма интенсивно используют в этой фазе репродуктивного развития запасы сахаров, ранее отложенные в стеблях.

Новый подъем содержания сахаров в стеблях к началу молочной спелости связан как с изменением формы углеводов в самом стебле, отмеченным Палеевым, так и с тем, что растения в нашем опыте от конца цветения до молочной спелости еще сохраняли ассимилирующую поверхность, тогда как рост стебля после цветения полностью останавливался (6). Остановка роста вызвала резкое снижение расхода ассимилятов на frostовые процессы, что при продолжающемся фотосинтезе и привело к новому отложению запасов сахаров в стебле. В период налива зерна запасы сахаров, отложенные в стебле, полностью перешли в состав зерна (см. рис. 1).

А. М. Палеев (1, 7) показал, что для налива зерна используются не только растворимые углеводы-сахара, но происходит также частичное раздревеснение и использование углеводов клеточных стенок стебля озимой ржи. Значение запасов стебля для налива зерна подтверждается также и указаниями на увеличение абсолютного веса зерна при послеуборочном дозревании хлебов в снопах. По данным А. П. Щербакова и З. С. Броницкой (8), отлежка в снопах повысила содержание углеводов в зерне пшеницы на 20,9% по сравнению с зерном, обмолоченным непосредственно после уборки хлебов.

Полученные нами данные дают основание считать, что стебель хлебных злаков действительно выполняет функции временного органа запаса. Повидимому, стебли хлебных злаков как временные органы запаса и такие общепризнанные органы запаса как корнеплоды, корневища, луковицы и клубни различаются только по длительности того периода, в течение которого запасы остаются неиспользованными. Естественно, что хлебные злаки с их одногодичным циклом развития используют запасы стебля быстрее, чем двухлетние растения. Назначение же запасов, отложенных в стеблях хлебных злаков, таково же, как и запасов стеблей других растений: эти запасы используются для формирования генеративных органов.

Таким образом, развитие мощного стебля, наряду с крупным колосом, является непременным условием получения высокого урожая.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
1 VI 1951

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ К. А. Тимирязев, Соч., 3, М., 1948. ² П. М. Жуковский, Ботаника, 1949, стр. 152. ³ А. М. Палеев, Биохимия, 2, в. 1 (1937). ⁴ А. М. Палеев, Биохимия, 3, в. 2 (1938). ⁵ А. А. Авакян, Агробиология, № 1 (1948). ⁶ Н. Кулешов и Г. Ланцевич, ДАН, 76, № 2 (1951). ⁷ А. М. Палеев, Биохимия, 5, в. 1 (1940). ⁸ А. П. Щербаков и З. С. Броницкая, Тр. ИФР АН СССР, 4, в. 2 (1945).