

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

И. И. ГУНАР и Е. Е. КРАСТИНА

**К ФИЗИОЛОГИИ И БИОХИМИИ СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ
ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ**

(Представлено академиком А. И. Опариным 7 VII 1952)

Растение в процессе своего индивидуального развития проходит ряд закономерно сменяющихся, качественно различных стадий, каждая из которых характеризуется определенными требованиями растительного организма к условиям внешней среды (1). Эти положения теории стадийного развития, разработанной акад. Т. Д. Лысенко, должны быть положены в основу при изучении физиологических и биохимических процессов, связанных с развитием растений. Рядом исследований установлено, что в зависимости от прохождения растением той или другой стадии развития меняются его холодостойкость и морозостойкость (2-4), засухоустойчивость (5), углеводный и азотный обмен (6, 7), активность ряда ферментов (6, 8-10), физико-химические свойства протоплазмы (11-13), потребность в элементах минерального питания (14-17), содержание хлорофилла в листьях (18, 19, 25) и т. д., не говоря уже о потребности в определенной температуре, длине дня и интенсивности освещения. Одной из очередных задач фитофизиологов и биохимиков является обобщение имеющихся и получение новых данных с целью выяснения специфики обмена веществ растения на каждой стадии его развития и возможности направленного воздействия на обмен веществ, а через него — и на развитие организма.

Изучение закономерностей в ходе физиологических и биохимических процессов, обусловленных внутренним состоянием растения в различные стадии и фазы его развития, необходимо проводить в строго определенных и контролируемых условиях внешней среды.

В настоящей работе приводятся результаты опытов с яровой пшеницей Лютесценс 062, проведенных в лаборатории искусственного климата Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева с целью выяснения специфики обмена веществ в листьях пшеницы на разных стадиях ее развития. Растения выращивались в песчаных культурах на питательной смеси Кнопа при следующем температурном режиме: до фазы трубкования — днем 18° и ночью 15°, со времени выхода в трубку — днем 23° и ночью 15°. Растения получали 16-часовой день; дополнительное освещение создавалось люминесцентными лампами марки БС. Первый опыт проводился с 21 III по 26 VI 1951 г., второй — с 24 IX 1951 г. по 14 I 1952 г.

Пробы листьев пшеницы брались в стадию ярговизации ежедневно, в световую стадию — ежедневно или через день, далее — через 2—3 дня. Анализировался каждый ярус листьев отдельно. Определялись: активность каталазы, пероксидазы, полифенолоксидазы, общая редуцирующая способность ткани, интенсивность дыхания, отношение сахарозы к реду-

пирующим сахарам и белкового азота к небелковому. Не имея возможности привести все экспериментальные данные, мы в табл. 1 и 2 даем только начальные и конечные величины в пределах каждой стадии или фазы развития.

За начало световой стадии мы принимали момент, когда у развивающейся в нормальных условиях пшеницы появляется чувствительность к длине дня. В наших условиях, как показал специально проведенный опыт, Лютесценс 062 реагирует замедлением развития на короткий день (10 час. в нашем опыте) с момента, когда второй лист сравнивается примерно по величине с первым, за 4—5 дней до начала дифференциации точки роста, что соответствует также данным А. А. Корнилова для этого сорта пшеницы (20).

Вследствие того, что в опытах с песчаными культурами мы начинали анализировать материал только с момента появления у пшеницы второго листа, когда стадия яровизации ее подходила к концу (Лютесценс 062 — скороспелая пшеница, с короткой стадией яровизации), нами был проведен дополнительный опыт с проростками пшеницы, выращиваемыми на сетках кристаллизаторов с водопроводной водой и $\frac{1}{4}$ питательной смеси Кюпа.

Полученные нами результаты, во-первых, подтверждают имеющиеся в литературе данные (21-23) о корреляции между активностью пероксидазы и интенсивностью синтеза сахарозы, а также (22, 24) о параллелизме между синтезом азотистых веществ и активностью каталазы; во-вторых, дают возможность хотя бы приближенно охарактеризовать особенности обмена веществ у пшеницы в каждую стадию или фазу ее развития.

В листьях яровой пшеницы при прохождении ею стадии яровизации активность пероксидазы и полифенолоксидазы сравнительно невысока, тогда как активность каталазы находится на высоком уровне. В соответствии с этим синтез сахарозы подавлен, а синтез белковых веществ, наоборот, идет интенсивно. Дыхание листьев сильное, но резко снижающееся по мере развития листа.

В световую стадию активность пероксидазы и полифенолоксидазы в листьях пшеницы несколько повышается, растет и отношение сахарозы к редуцирующим сахарам; активность каталазы и синтез белковых веществ находятся на высоком уровне. Интенсивность дыхания несколько повышается к концу световой стадии, несмотря на процесс старения листьев, сильно сказывающийся на дыхании.

Начало выхода пшеницы в трубку (период в несколько дней, когда раздвигается первое междоузлие) характеризуется снижением интенсивности окислительно-восстановительных процессов в листьях пшеницы, а также подавлением синтеза сахарозы в них. Активность полифенолоксидазы доходит до нуля, сильно падает активность пероксидазы, несколько снижаются общая редуцирующая способность тканей, активность каталазы и интенсивность дыхания, уменьшается отношение сахарозы к редуцирующим сахарам. Очевидно, в этот период идет усиленная перестройка обмена веществ. И действительно, после этого периода резко меняется соотношение между отдельными биохимическими процессами. В первые стадии развития яровой пшеницы (яровизации и световой) соотношение между активностью пероксидазы и каталазы складывалось в пользу последней, в углеводном обмене преобладал гидролиз, в азотистом — синтез.

При трубковании пшеницы резко активируются пероксидаза и полифенолоксидаза, соотношение между активностью пероксидазы и каталазы изменяется в пользу первой, что создает неблагоприятные условия для синтеза белковых веществ; в соответствии с изменившимися окислительно-восстановительными условиями в тканях листьев ослабляется синтез белковых веществ, накапливаются растворимые углеводы,

среди которых сильно увеличивается удельный вес сахарозы. Редуцирующая активность тканей листа и интенсивность дыхания увеличиваются к концу трубкования пшеницы.

Таблица 1

Опыт № 1 (март — июнь 1951 г.) (Первая цифра каждой колонки относится к началу, вторая — к концу стадии или фазы развития)

Стадии и фазы развития	№ листа, считающаяся снизу	Активн. пероксидазы (в мг пурпургаллина на 1 г за 5 мин.)	Активн. полифенолоксидазы (в мг пурпургаллина)	Белк. азот	Сахароза
				небелков. азот	редуц. сахара
Конец яровизации . . .	1	7,2—12,0	0—0	10,2	0,2—0
	2	24,0—34,8	1,2—1,2	10,3—10,0	0,1—0
Световая стадия . . .	2	26,7—46,8	2,1—1,2	9,2—14,0	0—0,6
	3	18,0—37,5	1,2—0	9,8—14,0	0—0,8
Начало выхода в трубку	3	14,4—14,4	0	12,4—13,8	0,4
	4	15,0—19,2	1,8—0	10,5—14,0	0
	5	19,2	0	10,4	
Трубкование	5	17,4—90,0	1,8—3,6	9,9—4,1	0—2,3
	6	105,7—103,2	2,4—4,8	8,0—9,4	0,2—2,3
Перед колошением . .	6	103,2—94,5	4,8—1,5	7,9—6,7	2,0—0
	7	67,2—54,0	4,8—3,6	2,7—4,5	0,7—0,2
Колошение	6	84,6—71,1	1,8—0,9	6,5—9,9	1,0—0,8
	7	70,5—57,0	1,5—0,6	7,5—9,8	1,6—1,2
Цветение	6	90,0—55,2	6,0—2,4	8,1—11,2	1,3—2,1
	7	75,0—54,0	1,8—3,6	10,1—11,1	2,2—1,5
Молочная спелость . .	7	55,8—71,4	1,8—0,6	6,4—7,1	2,1—1,8

При колошении пшеницы снижается активность каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы, а также интенсивность дыхания листьев, тогда как отношение сахарозы к редуцирующим сахарам падает несколько раньше (перед колошением), а в период колошения опять возрастает. Цветение пшеницы вызывает резкий скачок в интенсивности ряда процессов, в том числе в дыхании листьев, в активности полифенолоксидазы, в синтезе белковых веществ и сахарозы. В литературе неоднократно отмечалось повышение интенсивности физиологических и биохимических процессов при цветении растений (6, 25, 26 и др.). После цветения в листьях пшеницы ослабляется синтез белков, увеличивается количество небелкового азота и растворимых углеводов, что способствует реутилизации питательных веществ для налива и формирования зерна. Анализ колосьев перед выколашиванием и после него показал, что в их тканях во время цветения также возрастает активность пероксидазы и полифенолоксидазы, тогда как редуцирующая способность сильно падает (что отмечается и в листьях пшеницы в это время). При колошении и цветении пшеницы в ее колосе накапливаются растворимые углеводы и небелковые формы азотистых веществ.

Таким образом, полученные нами данные позволяют отметить некоторую периодичность в изменениях обмена веществ, соответствующую, очевидно, качественной перестройке растительного организма при переходе от одной стадии развития в другую. Особенно ясно проявляется сдвиг в обмене веществ яровой пшеницы после окончания световой стадии, когда растение начинает выход в трубку, причем этому сдвигу предшествует некоторое ослабление ряда процессов обмена веществ.

Опыт № 2 (сентябрь 1951 г. — январь 1952 г.)

Стадии и фазы развития пшеницы	№ листа, считая снизу	Активн. пероксидазы (в относит. един.) *	Активн. каталазы (в мг O ₂ за 5 мин.)	Интенсивн. дыхания (в мг CO ₂ на 1 г за 1 час)
Конец яровизации	1	1,3	7,4—9,0	0,86—0,56
	2	0,7	7,6—8,8	1,50—1,44
Световая стадия	2	1,2—4,2	8,2—8,4	0,83—0,58—0,75
	3	0,7—0,8	7,8—8,3	0,88—0,97
Начало выхода в трубку	2	2,9—2,1	7,0—7,1	0,61—0,48
	3	0,9—1,9	7,5—7,2	0,62—0,57
	4	1,3—1,0	6,6—6,8	1,02—0,91
Трубкавание	4	3,8—10,0	11,5—9,1	0,51—0,77
	5	3,7—11,0	10,6—8,9	0,69—0,77
	6	3,1—4,9	9,7—8,6	
Колошение	7	9,1—8,3	7,9—7,7	0,57—0,58
Цветение	7	10,0	7,4	0,81

* Цифры являются частным от деления 100 на скорость реакции окисления гваяковой смолы в присутствии ферментной вытяжки в секундах.

Московская сельскохозяйственная академия
им. К. А. Тимирязева

Поступило
23 VI 1952

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Т. Д. Лысенко, *Агробиология*, 1946. ² Ф. М. Куперман, *Яровизация*, № 2 (1935). ³ И. И. Гуманов, *Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений*, XI Тимирязевское чтение, 1951. ⁴ Е. С. Сапрыгина, *Тр. Днепропетр. СХИ*, 2 (1948); 3 (1948). ⁵ Ф. Д. Сказкин, *ДАН*, 27, № 9 (1940). ⁶ Л. Г. Добрунов, *Автореферат докт. диссертации*, Алма-Ата, 1950. ⁷ Б. А. Рубин, *Агробиология*, № 2 (1949). ⁸ Н. М. Сисакян, И. И. Филиппович, *ДАН*, 76, № 3 (1951). ⁹ Н. М. Сисакян, *Биохимия*, 2, в. 2 (1936). ¹⁰ А. И. Опарин, В. А. Зенченко, *Проблемы биохимии в мичуринской биологии*, Сборн. 1, 1949. ¹¹ А. А. Рихтер, *Природа*, № 2 (1934). ¹² М. А. Бассарская, *Яровизация*, № 6 (1936). ¹³ Г. И. Аболина, *Селекция и семеноводство*, № 11 (1949). ¹⁴ М. С. Миллер, *Зап. Ленингр. СХИ*, в. 3 (1939). ¹⁵ Л. Г. Добрунов, *Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР*, 7, в. 1 (1950). ¹⁶ Н. И. Березницкая, *ДАН*, 30, № 2 (1941). ¹⁷ С. К. Овечкин, *ДАН*, 30, № 4 (1941). ¹⁸ В. Н. Любименко, В. А. Бриллиант, *Окраска растений*, 1924. ¹⁹ А. А. Зайцева, *ДАН*, 25, № 8 (1939). ²⁰ А. А. Корнилов, *ДАН*, 76, № 6 (1951). ²¹ Б. А. Рубин, Н. М. Сисакян, *Биохимия*, 4, в. 2 (1939). ²² Н. С. Туркова, *Тр. Почвенн. ин-та им. Докучаева*, 33 (1950). ²³ Н. Н. Дьячков, *Биохимия*, 6, в. 4—5 (1941). ²⁴ Г. Ф. Иванова, *Докл. Тимиряз. с.-х. акад.*, в. 11 (1949). ²⁵ Е. Р. Гюббенет, *Растение и хлорофилл*, 1951. ²⁶ А. Л. Курсанов, К. А. Брюшкова, *Биохимия*, 5, в. 2 (1940).