

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

А. С. КРУЖИЛИН и З. М. ШВЕДСКАЯ

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАСТЕНИЯХ
ДВУХЛЕТНИКОВ В ПРОЦЕССЕ СТАДИЙНОГО РАЗВИТИЯ
ПРИ ПРИВИВКЕ ИХ НА ОДНОЛЕТНИКИ**

(Представлено академиком А. Л. Курсановым 18 VI 1954)

Рядом исследователей (^{1, 3-5}) установлен факт перехода двухлетников и озимых однолетних растений к цветению в первый год жизни при прививке их на яровые однолетники при отсутствии пониженных яровизирующих температур. Эти факты заставили по-новому рассматривать вопрос о роли температур и обмена веществ при прохождении стадий развития, а прививку — как метод особого подхода в изучении стадийных процессов.

В 1953 г. мы прививали неяровизированные сеянцы капусты сорта Номер первый и моркови сорта Нантская в фазу розетки (2—3 листа) на стебли белой горчицы и укропа в фазу их цветения, а затем, после приживания (через 5—6 дней после прививки) часть растений 2—3 недели выдерживалась на коротком 10-часовом дне (к. д.) и снова переводилась на длинный 17-часовой день (д. д.). Выращивание все время проводилось при 20—30°, т. е. при отсутствии яровизирующих температур.

Установлено, что сеянцы капусты перешли к стрелкованию через 41—44 дня, а сеянцы моркови — через 50—60 дней после прививки. Если исключить время на приживание прививок (5—7 дней) и видимую дифференциацию стеблевых почек (5—10 дней), примерно всего 10—15 дней, то окажется, что процессы первой и второй стадий развития у этого сорта капусты при прививках на горчицу полностью осуществлялись за 25—30 дней.

Если у моркови, так же как у капусты, отбросить 10—15 дней на приживаемость прививок и дифференциацию стеблевых почек (точек роста), то окажется, что процессы первой и второй стадий развития у этого сорта моркови при прививках на укроп осуществляются за 50—55 дней.

Нашими опытами установлено, что горчица в нормальных для нее условиях образует бутоны через 20—25 дней, а укроп — через 35—40 дней после всходов. Следовательно, примерно за этот период (даже несколько быстрее) у горчицы и укропа проходят первые две стадии развития. Сопоставляя эти данные с показателями привитых растений капусты и моркови, можно видеть, что для стадийного развития привоев-двухлетников потребовалось почти столько же времени, сколько и для подвоев, т. е. «сила» подвоев в этом почти полностью реализуется. Прививки сеянца моркови на семенник моркови развивались на 10—15 дней быстрее. Следовательно, продолжительность стадий развития привитых двухлетников изменяется в зависимости от характера подвоя.

Следует напомнить, что стрелкование сеянцев рассады капусты и моркови в возрасте 5—7 листьев при обычной яровизации наступает лишь после 60—70 дней выдерживания на пониженных температурах, а затем на длинном дне (?).

Нами, как и другими исследователями, замечено, что привитый сеянец капусты при сохранении своих листьев, как правило, не стрелкуется. Привитая морковь при сохранении своих листьев даже на коротком дне

и даже при отсутствии листьев подвоя застрелковалась, и при этом с небольшим запозданием. Это указывает на сильное влияние продуктов обмена, идущих из обезлиственных стеблей и корней укропа, значительно изменяющих («пересиливающих») обмен веществ в листьях привоя-двухлетника.

Мы воспользовались методом прививок для изучения физиологической природы стадийных процессов у двухлетних растений. Первые наши исследования, проведенные в 1951 г., показали, что в листьях неярковизированных сеянцев моркови активность пероксидазы и полифенолоксидазы в 1,5—2 раза ниже, чем в листьях бутонизирующего укропа. В листьях привитых сеянцев моркови (сорт Нантская) на укроп активность этих ферментов повысилась, а прививки зацвели через 2 мес. в условиях теплицы при температурах выше 15—30° (в августе). Высеянные в 1952 г. семена, полученные от прививки, дали двухлетние растения.

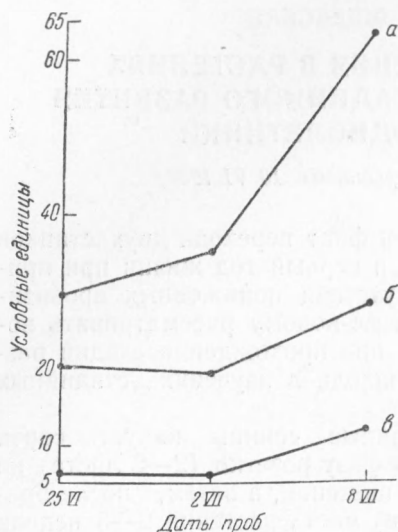


Рис. 1. Изменение активности пероксидазы в листьях капусты. а — стрелкование 7 VII; б — стрелкование 21 VII; в — розетка — контроль

Эти наблюдения позволили нам предположить, что ускорение процессов яровизации двухлетников при прививках и отсутствии пониженных яровизирующих температур определяется, с одной стороны, высокой активностью окислительных ферментов однолетника-подвоя, соответственно влияющих на обмен веществ привоя. Наблюдения за активностью ферментов в 1953 г. подтвердили исследования 1951 г. Активность пероксидазы в растениях опре-

делялась микрохимическим методом А. Н. Бояркина (2).

Сопоставляя показатели активности пероксидазы с примерными сроками завершения стадии яровизации и световой стадии и наступления фазы стрелкования, можно видеть, что у капусты в растениях первых двух вариантов наблюдается «скачок» (повышение в 2—3 раза) в период от 2 к 8 VII, т. е. при завершении световой стадии развития (рис. 1).

Как видно, в листьях горчицы активность пероксидазы все время выше, чем в листьях привоев капусты. Под влиянием подвоев активность пероксидазы в листьях значительно повысилась. При этом, по мере приближения привоя к стрелкованию, активность ее возрастает и по своим показателям приближается к показателям подвоя.

А. И. Опарин (6) получил аналогичные результаты при яровизации семян озимой пшеницы (правда, при пониженных температурах), в которых активность инвертазы в процессе прохождения этой стадии возрастала (а содержание сахаров снижалось) и приближалась к показателям активности в неярковизированных зерновках яровой пшеницы.

Сеянцы капусты, привитые на семенники капусты, не зацвели, как не зацвели они и на подвоях горчицы без листьев. Активность пероксидазы в листьях этих привоев капусты была низкой и осталась почти без изменений. Обратные прививки — горчицы на сеянец капусты и укропа на семенник моркови — не задержали развития привоев.

Определение содержания углеводов в листьях по комплексам глюкоза + фруктоза и сахароза + фруктоза капельным микрохимическим методом А. Н. Бояркина, где при качественных реакциях по интенсивности окраски пятен представляется возможность судить о преобладании глю-

козы, фруктозы или сахарозы или наличии суммы трех сахаров, показали, что по мере приближения привоев растений капусты отдельных вариантов к стрелкованию содержание моносахаров (глюкоза + фруктоза) в них возрастает (рис. 2), что указывает на усиление гидролитических процессов. Аналогичные явления отмечаются и по группе сахара + фруктоза.

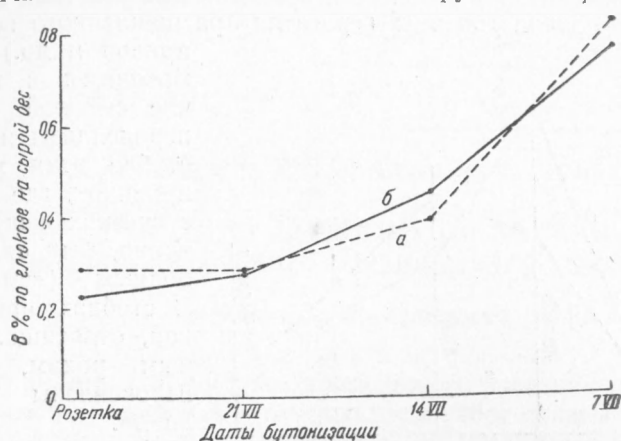


Рис. 2. Содержание глюкозы + фруктозы в листьях привоя капусты. а — 8 VII; б — 2 VII

Так как у капусты с приближением растений к стрелкованию, 14 VII и особенно к 8 VII, отмечается резкий скачок (увеличение в 2 раза) содержания моносахаров в листьях (сопоставить с фазой стрелкования — 23 VII), что указывает на усиление гидролиза, то по этому процессу, так же как и по активности пероксидазы, можно судить о завершении в этот период стадийных изменений.

Анализ содержания восстановленной формы аскорбиновой кислоты методом Тильманса при прививках показал, что в листьях привитой капусты ее всегда содержалось больше, чем в листьях подвоя горчицы. Эти различия находятся в определенной связи с подвоями, что видно при сравнении их с непривитыми растениями (контроль) или при отсутствии листьев на подвое, имевшими пониженные показатели. Чем ближе привой капусты находился к началу стрелкования, тем содержание аскорбиновой кислоты в привое и подвое было ниже и ближе друг к другу у обоих компонентов. У моркови были обратные показатели: чем ближе привой находился к стрелкованию, тем содержание аскорбиновой кислоты в листьях было выше.

Нами проводился анализ на содержание аминокислот в листьях капельным методом А. Н. Бояркина, который показал, что в листьях привоя растений капусты по мере приближения их к стрелкованию имеется тенденция к повышению содержания свободных аминокислот. В сеянцах капусты без прививки и привитых на семенники, не образовавших стрелок, содержание аминокислот осталось без изменений.

Интересные результаты получены в предварительных наблюдениях за обменом веществ в каллусе. Известно, что место срастания компонентов представляет собой массу неорганизованных клеток и тканей, образовавшихся из существующих клеток и притекающих к этому месту пластических веществ обоих компонентов, превращающихся вначале в смешанную массу неклеточного живого вещества и после — в клетки. Также известно, что на раневой поверхности всегда развивается высокая активность окислительных процессов — повышается дыхание и активность ферментов, увеличивается содержание аскорбиновой кислоты и пр. Смесь пластических веществ разных родов растений, например капусты и горчицы, моркови и укропа, а также, возможно, процесс образования из них неклеточного живого вещества и новых клеток, могут также накладывать

свой отпечаток на усиление активности окислительных процессов в раневой ткани каллюса («раздражение» и пр.). Все это не может не сказаться на стадийных и других процессах в привоях.

Учитывая это, мы через 30—40 дней после прививки провели анализ активности пероксидазы в каллусе и прилегающих участках стеблей привоя капусты и подвоя горчицы («рогатки» расщепленного подвоя, клин привоя и др.) (рис. 3).

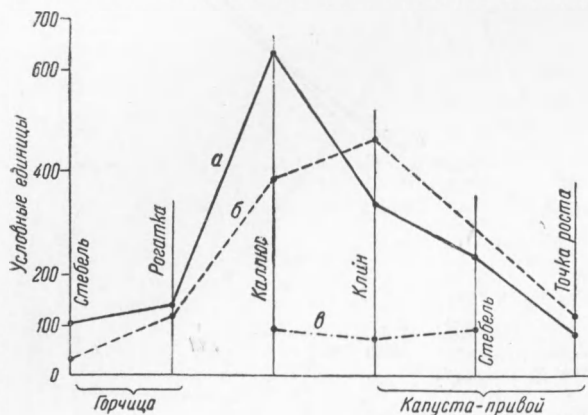


Рис. 3. Активность пероксидазы в каллусе и других частях растений капусты и горчицы. а — 11 VII; б — 25 VII; в — контроль 25 VII

Бросается в глаза наличие высокой активности пероксидазы в каллусе и стебле этих межродовых прививок, где состав пластических веществ, несомненно, был сильно разнородным («смешанным»). В стеблях привоя и подвоя, относящихся к разным родам, активность пероксидазы была различна.

В случае прививки сеянца капусты на сеянец капусты (контроль) активность пероксидазы в каллусе и в клину привоя, а также в рогатках

и стеблях подвоя осталась без изменений и была очень низкой, несмотря даже на то, что в стеблях и рогатках подвоя она была в 2 раза выше, чем во всех частях привоя.

Следовательно, высокая активность в месте прививки связана с взаимодействием веществ растений разных родов, а не с раневыми реакциями, т. е. имеет стадийно-гибридную природу, с чем, повидимому, и связано образование из этого места «химерных» гибридных побегов.

Таким образом, можно заключить, что сеянцы двухлетних растений, привитые на однолетние растения, дают цветочные стрелки и формируют семена в первый год жизни в условиях отсутствия пониженных температур (около $+3^{\circ}$), обычно требуемых для яровизации двухлетних растений. Так как семена, полученные от прививки, дают обычные двухлетние растения, то это указывает на отсутствие переделки стадийной природы двухлетников при однократной межродовой их прививке на однолетники внутри семейства.

Следовательно, процессы стадийных изменений непосредственно связаны с комплексом и качеством продуктов обмена веществ, измененными под воздействием ведущих факторов онтогенеза — температуры, питания, света и пр. Например, в листьях однолетних растений активность пероксидазы выше, чем двухлетних, поэтому прививка последних на первые соответственно увеличивает активность этого фермента у двухлетников, которая возрастает по мере приближения их к стрелкованию.

Содержание моносахаров и аминокислот в листьях двухлетников по мере прохождения стадий развития под влиянием подвоя-однолетника возрастает.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева
Академии наук СССР

Поступило
18 VI 1954

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. А. Авакян, *Агробиология*, 2 (1950). ² А. Н. Бояркин, *Биохимия*, 15, № 4 (1951). ³ Л. Даниель, *Яровизация*, 3 (1939). ⁴ Б. В. Квасников, *Агробиология*, 4 (1952). ⁵ С. Я. Краевой, *ДАН*, 60, № 5 (1948). ⁶ А. И. Опари́н, *Проблемы биохимии в мичуринской биологии*, в. 1, 1949. ⁷ Ф. Э. Реймерс, *Стадийное развитие овощных растений*, М., 1941.