

А.С. Кружилин  
З.М. Шведская

# УСТОЙЧИВОСТЬ ОЗИМЫХ РАСТЕНИЙ К ВЫПРЕВАНИЮ



ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ  
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ им. К. А. ТИМИРЯЗЕВА

*А.С. Кружилин*  
*З.М. Шведская*

# УСТОЙЧИВОСТЬ ОЗИМЫХ РАСТЕНИЙ К ВЫПРЕВАНИЮ

Ответственный редактор  
доктор биологических наук  
Г. А. САМЫГИН



МОСКВА  
«НАУКА»  
1986

**Кружилин А. С., Шведская З. М. Устойчивость озимых растений к выпреванию.** М.: Наука, 1986. 88 с.

В книге излагаются результаты физиологических и биохимических исследований состояния озимых растений в процессе выпревания и изменения их зимостойкости. Рассмотрены особенности выпревания озимых в различных экологических зонах (физиологическое истощение и фитопатологическое выпревание), влияние факторов света, температуры и влажности на ростовые процессы. Показана роль закаливания, влияние ретардантов и минерального питания в повышении устойчивости растений к выпреванию.

Книга рассчитана на физиологов растений, агрономов, селекционеров.  
Ил. 29. Табл. 34. Библиогр. на 5 с.

Рецензенты:

*В. Н. Жолкевич, А. И. Коровин*

## ВВЕДЕНИЕ

Выпревание озимых культур в зимний период чаще всего бывает в Нечерноземной зоне СССР, что сильно снижает урожай и сборы зерна. За последние 30 лет выпревание повторялось здесь неоднократно в следующие годы: 1951, 1956, 1960, 1966, 1970, 1972, 1977, 1978, 1980 и 1983. В отдельных областях и хозяйствах зоны гибель озимых достигала значительной величины, а в небольших размерах выпревание наблюдается почти ежегодно [Туманов, 1940; Яковлев, 1966; Тиунов и др., 1969; и др.].

Аналогичное явление наблюдается и в Польше, Чехословакии, ГДР, Финляндии, Швеции и Норвегии. При этом в Финляндии 3—4 раза в десятилетие озимые страдают от выпревания под глубоким снегом, выпадающим на талую почву при положительной температуре воздуха, а в Чехословакии и Польше — 2 раза в десятилетие от вымокания и выпревания [Сегета, 1960; и др.].

Учитывая необходимость повышения урожайности озимых и других культур, ЦК КПСС и Совет Министров СССР в 1974 г. наметили целый ряд мероприятий по Нечерноземной зоне<sup>1</sup>, которые успешно претворяются в жизнь.

Биологическая природа выпревания озимых культур изучена слабо, что сдерживает разработку более эффективных мер борьбы с ним. Мы в течение 12 лет изучали физиологию выпревания озимых в контролируемых условиях, а также обобщали литературные и производственные данные по этому вопросу, что и позволило подготовить настоящую работу. Исследования проводили в Институте физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР в Москве под руководством члена-корреспондента АН СССР И. И. Туманова.

Как известно, в период зимовки озимых растений (пшеница, рожь, клевер и др.) гибель их в отдельные годы происходит от разных причин: от сильных морозов, переувлажнения почвы, выпревания, ледяной корки, инфекций и др.

В руководствах по растениеводству выпреванием озимых называют их гибель под глубоким снегом от развивающейся снежной плесени или от морозов, но при этом не учитывают зональные особенности СССР. В европейской части СССР выпревание чаще всего наблюдается в Нечерноземной зоне протяженностью около 2 тыс. км, отличающейся по своим климатическим условиям. Например, в северо-восточной части Нечерноземья (Кировская, Пермская и соседние области) глубокий снежный покров (более 50—60 см) бывает почти ежегодно и лежит устойчиво в течение 4—5 мес. В западной части этой зоны (в Прибалтике, Белоруссии и др.)

<sup>1</sup> О мерах по дальнейшему развитию сельского хозяйства Нечерноземной зоны РСФСР. — В кн.: Справочник партийного работника. М.: Политиздат, 1974, вып. 14, с. 244—251.

снежный покров чаще всего бывает небольшим (около 20—30 см) и в теплые зимы может несколько раз таять. Следовательно, в указанных зонах создаются разные условия перезимовки озимых: в восточной части под глубоким и длительным снежным покровом растения, находящиеся почти в полной темноте и в отсутствие фотосинтеза, могут лишь расходовать накопленные запасы ассимилятов на дыхание, а в незамерзшем состоянии и на частичный рост; в западной части в течение всей зимы даже при небольшом снежном покрове и тем более без него растения получают зимой слабый солнечный свет, который в какой-то мере стабилизирует фотосинтетический аппарат, что сохраняет способность к ограниченному фотосинтезу.

Полевые опыты и производственные данные показывают, что если до выпадения снега почва промерзла на глубину более 30—40 см и растения вступили в вынужденный покой, то при отсутствии зимних оттепелей они хорошо зимовали как под глубоким, так и под неглубоким снежным покровом и не выпревали. Однако если мощный снежный покров образуется на талой почве и снег устойчиво лежит в течение нескольких месяцев, а температура под ним сохраняется около  $0 \pm 2^\circ$ , то озимые сильно повреждаются — выпревают. Если весна солнечная и теплая, то растения быстро отрастают; при холодной и влажной весенней погоде выпревание усиливается. Это показали и наши полевые обследования растений при выходе их из-под снега весной. Подобное явление 3—4 раза в 10 лет наблюдается в Кировской и других областях. У таких растений в конце зимы 2—3 нижних старых листа отмирают, а средние листья становятся желтыми, хотя и живыми, только верхние молодые 1—2 листочка сохраняются зелеными, но они не могут обеспечить весной нормальную регенерацию и продуктивность растений. При этом как зимой под снегом, так и весной озимые слабо поражаются снежной плесенью (*F. nivale* и др.). Профессор С. М. Тупеневич [1940, 1971] с сотр. (В. А. Пак и др.), много лет изучавшие роль этой инфекции при зимовке озимых в Кировской области, показали, что при температуре около  $0^\circ$  под снегом озимые поражаются слабо и гибель растений происходит главным образом от истощения, как это ранее установлено И. И. Тумановым [1935, 1940].

В западной части Нечерноземья, а также в Прибалтике и Белоруссии при сходе снега весной озимые находятся в зеленом состоянии без 1—2 нижних старых листьев, однако при длительной холодной погоде на них сильно развивается снежная плесень, а если почва переувлажнена, то совокупность указанных факторов вызывает значительное изреживание и даже гибель части посевов, особенно слабо развитых с осени. Так, например, установлено, что в Минской области наибольшая гибель озимых происходит от снежной плесени зимой и весной в конце марта—начале апреля, особенно при холодной погоде и медленном таянии снега, под которым сильно развивается снежная плесень на ослабленных растениях. При раннем сходе снега, сухой и солнечной погоде плесень быстро погибает и нормально развиваются даже ослабленные растения; для них вредными бывают лишь поздние заморозки.

Указанные различия в состоянии озимых при выходе их из-под снега весной в различных зонах, а также экспериментальные исследования в контролируемых условиях позволили нам конкретизировать и как бы «районировать» процесс выпревания озимых. В восточной части Нечерноземья под глубоким снегом при слабом свете на талой почве растения не прекращают

роста, активно дышат, истощаются и постепенно отмирают, т. е. происходит «физиологическое выпревание»; в западной части весной растения сильно поражаются грибной инфекцией и страдают от переувлажнения почвы, мы назвали это условно «фитопатологическим выпреванием» [Кружилин, 1973; Кружилин, Шведская, 1981]. Такое разделение явления выпревания позволяет дифференцировать роль отдельных факторов среды в различных зонах и меры борьбы с ним, а также определять задачи при выведении и районировании сортов. В данной книге рассматривается главным образом физиологическое выпревание и лишь частично затронуты вопросы инфекционных болезней.

Первые обстоятельные физиологические исследования выпревания озимых проведены И. И. Тумановым и др. [1935] в природных условиях под Ленинградом. В полевых условиях создавался слой снега в 100 см. В течение зимы температура под снегом держалась на уровне 0—2°. Роль света, влажности среды и инфекции при этом не изучалась.

На основании проведенных исследований И. И. Туманов [1940] предположил, что выпревание озимых является сложным многоступенчатым процессом, при котором сначала расходуется сахара, затем, возможно, белки, и истощенные ослабленные растения поражаются снежной плесенью, которая завершает их гибель.

В 20—30-е годы отдельные специалисты считали, что выпревание озимых под глубоким снегом обуславливается недостатком воздуха — «удушением» [Говоров, 1922; Колкунов, 1929; и др.] и накоплением углекислого газа [Срезневский, 1913]. И. И. Туманов установил, что содержание кислорода в воздухе под слоем снега в 100 см уменьшалось всего лишь на 1—1,5 % (на 20 % в относительных величинах) по сравнению с условиями на открытой площади. Этим было отвергнуто предположение о возможности «удушения» растений под снегом при выпревании. И. М. Васильев [1956] считал, что гибель озимых при выпревании происходит главным образом от поражения грибной инфекцией в процессе роста растений и мало зависит от истощения.

К сожалению, в последующем на протяжении более 30 лет эта проблема мало изучалась физиологами. В 1970 г. мы под руководством И. И. Туманова продолжили изучение физиологии выпревания озимых. Была поставлена задача вызвать выпревание озимых в искусственных контролируемых условиях и изучить его природу. Анализ литературных данных и собственные наблюдения подтвердили основные предположения И. И. Туманова о физиологических процессах при выпревании озимых. Нами показано принципиальное отличие гибели озимых от выпревания и морозов. При действии морозов ведущим фактором является низкая отрицательная температура и растения быстро погибают (стресс)<sup>2</sup>. При этом разрушаются внутриклеточные структуры (мембраны, органеллы), наступают необратимые изменения. В процессе выпревания при температуре около 0° в растениях рост и дыхание лишь замедляются, но не прекращаются, и поэтому в отсутствие фотосинтеза они постепенно расходуют запасы ассимилятов, и в результате истощения гибель растений наступает лишь через несколько месяцев.

<sup>2</sup> П. А. Генкель [1982] называет это фитострессом.

## ВЛИЯНИЕ ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА СОСТОЯНИЕ РАСТЕНИЙ

Для изучения выпревания озимых опыты ставили в камерах фитотрона Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, где создавали условия, близкие к природным (под глубоким снегом на талой почве), вызывающим физиологическое выпревание: температура  $0-2^{\circ}$ , отсутствие света или слабая его интенсивность и высокая влажность воздуха (около 90 %). В эти камеры помещали растения, выращенные в сосудах с почвой, в фазе кущения, предварительно закаленные и незакаленные. Закалку растений производили только по первой фазе, при  $2^{\circ}$  на свету; закалку по второй фазе, при отрицательной температуре ( $-3 \div -5^{\circ}$ ), не проводили, так как выпревание озимых изучали лишь при положительной температуре  $0-2^{\circ}$ . В процессе выпревания брали пробы для различных биохимических анализов и часть сосудов с растениями периодически выставляли в светлые оранжереи с постепенным повышением температуры для отращивания и учета их выживания. В камерах спонтанное развитие снежной плесени не наблюдалось в стерильных и нестерильных условиях. Для выявления роли этой инфекции при выпревании озимых ставили модельные опыты с растениями в стерильных условиях (в пробирках). Для повышения устойчивости растений к выпреванию изучали влияние ретардантов для торможения ростовых процессов и стабилизации органелл, а для усиления регенерации растений после выпревания использовали минеральное питание и некоторые физиологически активные препараты. Результаты исследований приведены, начиная с анализа влияния внешних факторов на общее состояние растений при выпревании, их рост, характер изменения листьев, их этиоляцию и др.

### ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

В природных условиях физиологическое выпревание озимых происходит под слоем снега более 50—60 см, если под ним продолжительное время сохраняется температура около  $0^{\circ}$  и талая почва. Если же почва с осени сильно промерзает и под снегом зимой держится отрицательная температура, то растения почти не выпревают.

Н. Н. Яковлев [1966], изучавший агроклиматические условия зимовки озимой пшеницы, пришел к выводу, что степень ее гибели от выпревания находится в прямой зависимости от слоя снежного покрова, его длительности и от температуры под ним. При глубине снега более 40—50 см, продолжительности около 5 мес и  $0^{\circ}$  растения погибают. Если снег лежит небольшим слоем и почва под ним быстро промерзает, то растения останавливаются в росте и повреждаются слабо. При осеннем повреждении растений морозом,

вредителями и инфекцией, они погибают под снегом быстрее, чем здоровые. По данным этого автора, в северо-восточной части Нечерноземья гибель озимых от выпревания бывает 3—4 раза в 10 лет. Как указывают Н. П. Першин [1973], А. Н. Тиунов и др. [1969] и др., например, в Кировской области значительная гибель озимой ржи (от 15 до 30 %) наблюдалась 11 раз за период с 1936 по 1980 г. В Удмуртской АССР большая гибель ржи за период с 1957 по 1978 г. наблюдалась 8 раз [Золотарев, 1977; и др.].

В. П. Мосолов [1934] изучал влияние разной глубины снега на перезимовку озимой ржи под Москвой. Оказалось, что под слоем снега в 57 см погибло 34,6 %, в 50 см — 20,4 %, а в 34 см — только 13,4 % растений.

А. И. Золотарев [1979] сообщает, что в 1967—1968 гг. во многих районах Удмуртской АССР снежный покров' слоем до 90 см держался более 5 мес, а температура под ним сохранялась с декабря по март на уровне 0—0,2°. В этих условиях погибло 9,9 % ржи. Когда же толщина снежного покрова была менее 40 см, а температура под ним снижалась до  $-8 \div -10^\circ$  (а над снегом доходила до  $-36 \div -42^\circ$ ) и почва промерзала, то рожь зимовала хорошо.

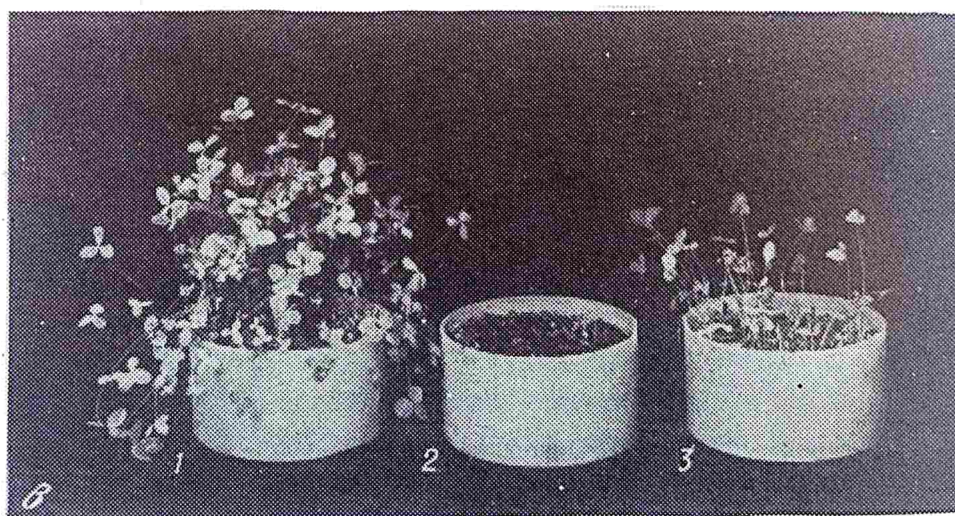
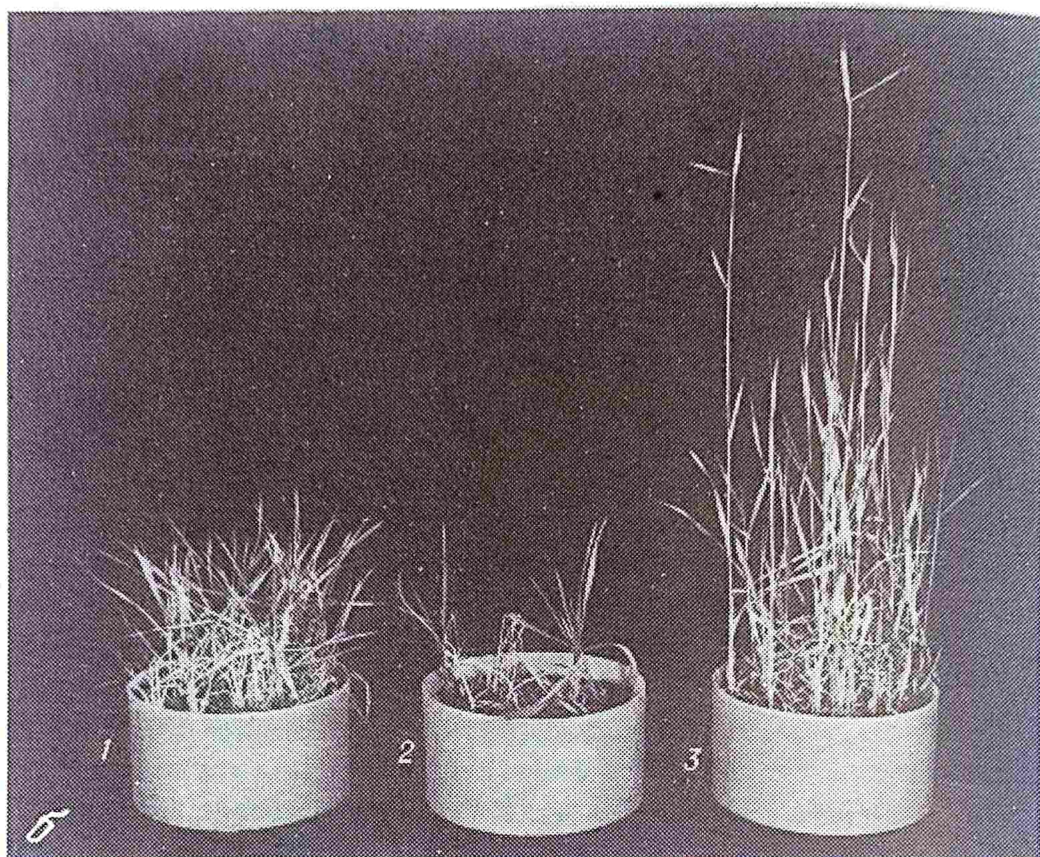
А. И. Коровин и др. [1960] в условиях Карельской АССР наблюдали, что после прикатывания снега почва промерзла на 75—80 см, свет лучше проникал к растениям, при отрицательной температуре они остановились в росте и к весне сохранились лучше, чем растения под неприкатанным снегом, где почва промерзла только на 5—8 см. В соответствии с этим устойчивость ржи сорта Вятка-2 в первом случае была на 10—12 %, а пшеницы сорта Ульяновка — на 20—25 % выше, чем во втором. Аналогичные результаты получены в опытах с рожью на Нарынской опытной станции в Сибири [Федоренко, 1960].

На опытных полях Северо-западного научно-исследовательского института сельского хозяйства Ленинградской области в зиму 1965/66 г. снег уплотняли дважды, в результате температура под ним была ниже  $-2 \div -3^\circ$ , рожь сохранилась на 90 %, а без уплотнения снега температура держалась около  $0^\circ$ , и выжило только 43 % растений [Стихин, Денисов, 1977]. В 1983/84 г. в Прибалтике (в Эстонии и Латвии) на полях слой снега на посевах озимых был глубоким, уплотнение его и разгребание дали также положительный эффект.

Естественная задержка таяния снега при положительной температуре воздуха весной приводит к продлению выпревания растений, и на них может быстро развиваться снежная плесень, как это было установлено опытами с рожью и пшеницей на Фаленской опытной станции Кировской области и на Свердловском опытном участке [Хоринко, 1960; Кедрова, Конюкова, 1974; и др.]. Для ускорения таяния снега весной и повышения теплоемкости его посыпают темными материалами: торфом, золой, фосфоритной мукой, калийной солью и др., которые важны и для питания растений; на Черниговской опытной станции получен положительный эффект от посыпания снегового покрова торфяной крошкой [Ярковой, 1975].

Как видно из приведенных выше данных, длительная температура около  $0^\circ$  и недостаток света под снегом являются основными факторами гибели озимых при выпревании.

И. И. Туманов [1940] проводил наблюдения за изменением температуры



**Рис. 1.** Влияние закалки на устойчивость озимых растений к выпреванию  
*a* — озимая пшеница сорта Мироновская-808 (выпревание 2 мес. Фото 22 декабря 1970 г.  
*1* — закаленные растения, *2* — без закаливания

воздуха под снегом разной глубины в течение января—марта. Оказалось, что при глубине снега 50 см и температуре воздуха над ним  $-28 \div -29^\circ$  температура под снегом устойчиво держалась в пределах  $0-2^\circ$ ; при слое снега в 10 см температура под ним колебалась и держалась ниже  $-4 \div -8^\circ$ , следуя за изменением температуры над снегом; при слое снега в 100 см температура под ним устойчиво сохранялась около  $0^\circ$ . Под слоем снега 50 см незакаленные растения саратовского сорта озимой пшеницы Гостианум-237 погибли через 3 мес, а закаленные жили более 4 мес; незакаленные растения озимой ржи сорта Вятка-1 после 3 мес сохранились на 55—75 %, а закаленные — на 85—100 %.

По нашим данным, закаленные растения озимой пшеницы Мироновская-808 также живут в условиях выпревания до 4 мес, а незакаленные — до 1,5—2 мес (рис. 1).

Закаленные растения озимой ржи Вятка-2 и сеянцы клевера также были более устойчивыми, чем незакаленные. Опыты с растениями озимой пшеницы сорта Мироновская-808 в камерах фитотрона в условиях выпревания показали, что у незакаленных растений уже через месяц при температуре  $1-2^\circ$  (какая обычно бывает под глубоким снегом почти в полной темноте на талой почве) погибло 43,8 % листьев, а через 44 дня — 53,2 %; при температуре  $4-5^\circ$  и тем более при  $10^\circ$  отмирание листьев происходило быстрее и в больших размерах (до 60—70 %), а полная гибель растений завершилась за 20 дней.

Зимой 1973/74 г., отличавшейся в зоне Москвы слабыми морозами и средней глубиной снежного покрова, мы провели опыт на полевом участке с сортами озимой пшеницы Мироновская-808 и Ульяновка, а также с сортами озимой ржи Вятка-2 и Харьковская-60, районированными для этой зоны. В середине августа был произведен посев, к началу октября растения раскустились нормально. При появлении устойчивых заморозков (в конце октября) для сохранения почвы в незамерзшем состоянии половину участка закрыли нейлоновой мелкоячеистой сеткой, а на нее насыпали древесные опилки слоем 25 см. С появлением снега дважды набрасывали его в течение зимы поверх опилок слоем до 60 см. Участок был огорожен досками для защиты снега от сдувания его ветром. В течение зимы почва под снегом оставалась талой. В начале апреля 1974 г. при температуре воздуха  $5-10^\circ$ , когда на открытом поле снег растаял, одна половина опытной делянки была освобождена от снега и опилок; все сорта оказались полностью погибшими. Так было и на другой половине делянки, где снег лежал до конца апреля.

В зиму 1975/76 г. такой опыт повторен с сортом озимой пшеницы Ульяновка и укрытием растений только снегом, без опилок. Снег выпал на мерзлую почву, но, несмотря на увеличение его слоя зимой до 60—70 см, пшеница перезимовала нормально. Весной на одной части делянки снег укрыт соломой, и его таяние было задержано на декаду. Здесь растения

←  
б — рожь сорта Вятка-2 (отращивание с 26 июня. Фото 25 июля 1975 г.): 1 — без закаливания, выпревание 30 сут; 2 — без закаливания, выпревание 60 сут; 3 — закаленные растения, выпревание 60 сут

в — клевер красный, гибрид Г-159 (отращивание с 21 сентября. Фото 17 октября 1972 г.): 1 — без закаливания, выпревание 39 сут; 2 — без закаливания, выпревание 63 сут; 3 — закаленные, выпревание 66 сут

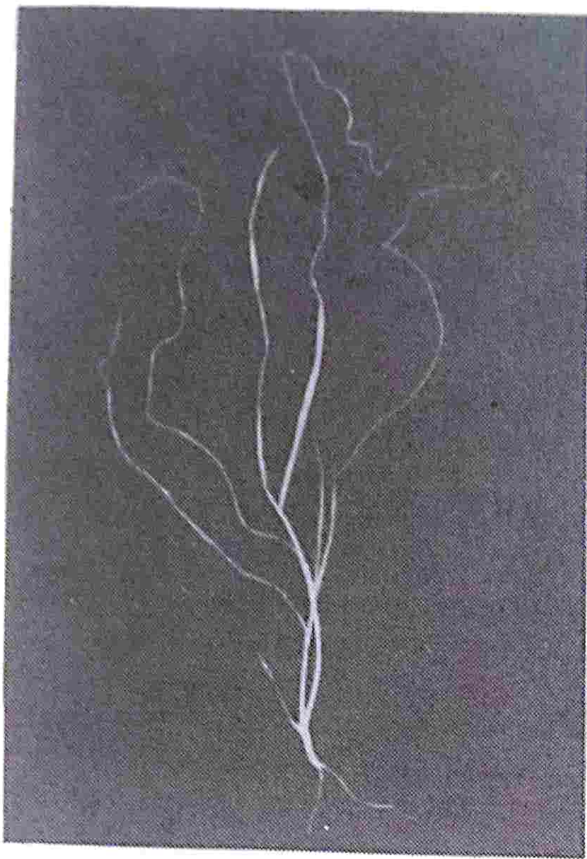


Рис. 2. Состояние незакаленных растений озимой пшеницы после двухмесячного выпревания (главный побег)

были сильно поражены снежной плесенью и частично погибли, а на открытой части делянки они сохранились нормально.

Наблюдения также показали, что как в камерах, так и в полевых условиях у растений сначала отмирали нижние старые листья, а затем — средние и концы верхних (рис. 2). Это типичное явление, которое может служить показателем оценки состояния растений и сортов озимых при выпревании. Последними отмирали узлы кушения с конусами нарастания и корнями.

В природных условиях иногда озимые частично повреждаются морозом осенью, после чего их устойчивость к выпреванию зимой снижается. На-

оборот, истощенные при выпревании растения, подвергающиеся воздействию последующих морозов, погибают быстрее. Для изучения указанных явлений поставлены соответствующие опыты. Озимую пшеницу Мироновская-808 выращивали в сосудах с почвой до фазы кушения, а затем растения закаливали. Одну часть растений промораживали перед выпреванием в течение 2—3 сут при постепенном снижении температуры до  $-10^{\circ}$  и последующем повышении до  $1-2^{\circ}$ , затем растения ставили в условия выпревания; другую часть промораживали в середине выпревания, а третью — после выпревания. Контрольные растения не промораживали. Для проверки влияния промораживания на устойчивость растений к выпреванию одну часть из всех вариантов выставляли на отращивание сразу после промораживания, а другую — после выпревания; отращивание проводили при нормальном освещении и постепенном повышении температуры.

Растения, замороженные перед выпреванием при  $-5^{\circ}$  и  $-10^{\circ}$  и поставленные сразу на отращивание, сохранились полностью, а поставленные на выпревание, снизили свою устойчивость.

Растения, замороженные в середине выпревания (через 45 сут) при  $-10^{\circ}$ , полностью погибли как при немедленном отращивании, так и после выпревания (104 сут). Это указывает на снижение морозостойкости при предварительном истощении (выпревание 45 сут). Количество растений, замороженных при  $-5^{\circ}$ , сохранилось на 75 % после 45 сут выпревания, а после дальнейшего выпревания — на 55 %, но они отличались замедленным ростом (рис. 3) и не колосились.

Промораживание растений после 104 сут выпревания показало, что при воздействии температурой  $-10^{\circ}$  они полностью погибли, а после  $-5^{\circ}$  сохранились на 40 %, но затем слабо росли и не выколашивались. Это указывает на дальнейшее снижение морозостойкости и более сильное



**Рис. 3.** Морозостойкость закаленной озимой пшеницы сорта Мироновская-808 в процессе выпревания (отращивание с 25 февраля. Фото 3 марта 1982 г.)  
 1 — контроль — непромороженные растения; 2 — промораживание при  $-5^{\circ}$  на 45-й день выпревания

истощение растений в сравнении с выпреванием в течение 45 сут. Количество непромороженных растений сохранялось на 95 % после 104 сут выпревания.

Если же они находились на выпревании 45 сут после промораживания при  $-10^{\circ}$ , то изредились на 15 %, а оставленные до конца выпревания (104 сут) — на 30 %; в последнем случае на 15 % изредились и растения, промороженные при  $-8^{\circ}$ , а после 45 сут выпревания изреживания не было.

Таким образом, при промораживании растений перед выпреванием они выдержали мороз  $-10^{\circ}$ , но в условиях выпревания снизили свою устойчивость: после 45-суточного выпревания растения выдержали только  $-5^{\circ}$ ; после 104-суточного выпревания растения были еще менее устойчивыми. Наоборот, истощение растений перед выпреванием снижает их морозоустойчивость.

Следовательно, подмораживание озимых перед выпреванием вредно, так как оно усиливает его, в то же время чем больше истощены растения, тем ниже их морозостойкость, что было видно при промораживании после выпревания. Именно поэтому в природных условиях даже небольшие морозы весной, повреждающие истощенные озимые, ослабляют их рост, выживаемость, колошение и снижают продуктивность.

### **ВЛИЯНИЕ ВЛАЖНОСТИ СРЕДЫ НА ВЫПРЕВАНИЕ ОЗИМЫХ**

Как отмечалось выше, выпревание озимых под глубоким снегом происходит лишь на незамерзшей талой почве. В этом случае, когда воздух под снегом насыщен влагой, а почва может быть даже переувлажненной, растения более активно растут и дышат, расходуют запасы пластических веществ и быстрее истощаются, чем в условиях сухой среды. Влияние влажности

на выпревание озимых никем не изучалось, это и послужило нам основанием для исследований.

**Влажность воздуха.** В темных камерах изучалось влияние различной влажности воздуха на выпревание озимых при температуре 1—2°. Перед выпреванием часть растений закаливали. В одной камере влажность воздуха поддерживалась на высоком уровне (90—95 %), какая обычно бывает под снегом с талой почвой, в другой — 60—70 %; влажность почвы в обоих случаях 70 % от полной влагоемкости.

Наблюдения за растениями озимой пшеницы сорта Мироновская-808 показали, что в камере с высокой влажностью воздуха снижение веса растений и отмирание тканей листьев происходили быстрее, чем в камере с пониженной влажностью. В первой камере отмирающие листья были все время влажными, их ткани быстро разрушались, а у живых листьев наблюдались рост и увеличение листовых влагалищ. В камере с влажностью 60—70 % отмирающие листья были желтыми и жесткими; растения не росли и жили на 2—3 нед дольше, чем в камере с влажным воздухом. В обоих вариантах закаленные растения жили дольше, чем незакаленные; они погибали при потере 45—55 % площади и веса листьев, а незакаленные — при потере уже 30—40 %.

В камере с влажностью воздуха 90—95 % после 3 мес выпревания сохранилось растений на 15,4 % меньше и урожай зерна на сосуд был на 24 % ниже, чем в камере с влажностью воздуха 70 %. При повышении температуры до 5° отрицательная роль высокой влажности проявлялась еще сильнее, но под светом даже слабой интенсивности ее действие было слабее.

Опыт с растениями ржи белорусского сорта Белта и кировского сорта Вятка-2 дал аналогичные результаты (табл. 1).

При высокой влажности воздуха растения этих сортов оказались менее устойчивыми. Однако в обоих случаях сорт Вятка-2 был более устойчив, особенно при длительном выпревании (4 мес). Это соответствует условиям северо-восточной части Нечерноземья (Кировская область), в которых сорт формировался и где растения длительное время находятся под глубоким снегом, при повышенной влажности воздуха и слабом освещении. По отношению к высокой влажности почвы корневая система у западного сорта Белта была более устойчивой, чем у восточного Вятка-2.

Наблюдения за изменением содержания воды в растениях в почвенной культуре в течение 3 мес выращивания в камерах показали, что оно выше у незакаленных (рис. 4). В закаленных растениях воды содержалось меньше, что связано с повышенным накоплением в них сахаров, белков и других веществ.

В начале выпревания в связи с уменьшением содержания сахаров и других веществ наблюдалось относительное увеличение оводненности живых тканей, особенно у незакаленных растений. В середине выпревания растения содержали наибольшее количество воды. Затем у незакаленных растений за 10—15 дней до гибели содержание воды в живых тканях уменьшалось. Это снижение было значительно сильнее при 95 % влажности, т. е. в условиях почти полного торможения транспирации. Резкое снижение, вероятно, связано с ослаблением водоудерживающих сил клеток при уменьшении в них концентрации сахаров, а также с возможным усилением проницаемости мембран клеток, снижением поглотительной способности

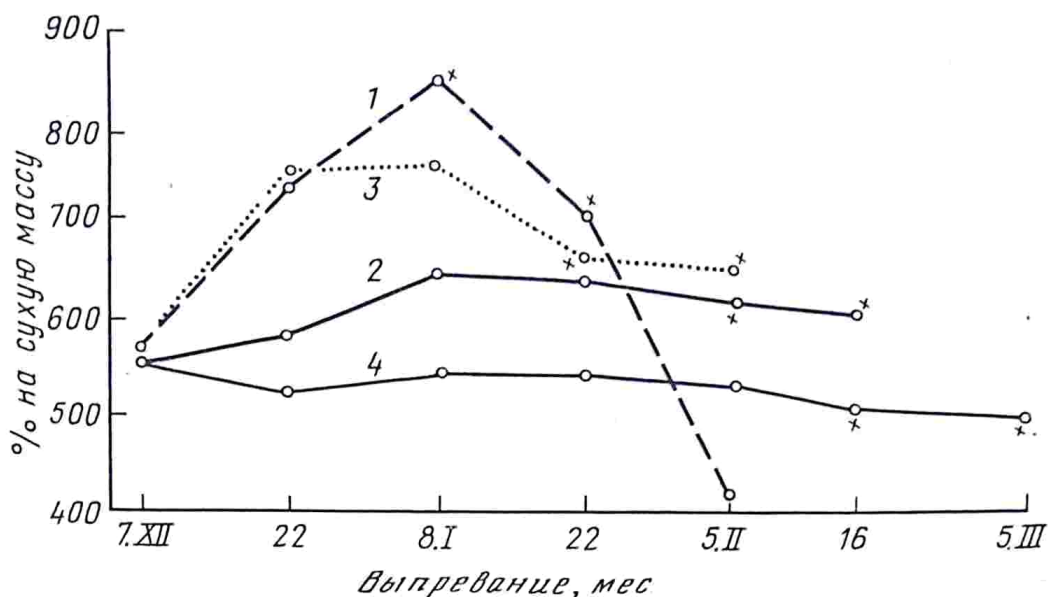


Рис. 4. Изменение содержания воды в живых тканях листьев озимой пшеницы в процессе вызревания (в % на сухую массу). Вызревание 3 мес (1971 г.)

1 — вызревание при влажности воздуха 90—95 %; 2 — при влажности воздуха 60—70 %; 1 и 3 — незакаленные растения; 2 и 4 — закаленные растения. Стрелкой указано отмирание растений

корней. У закаленных растений содержание воды снижалось незначительно. В камере с пониженной влажностью воздуха (60—70 %) растения содержали воды меньше и снижение ее содержания в конце вызревания было слабее, чем во влажной камере. Все это указывает на отрицательную роль высокой влажности воздуха.

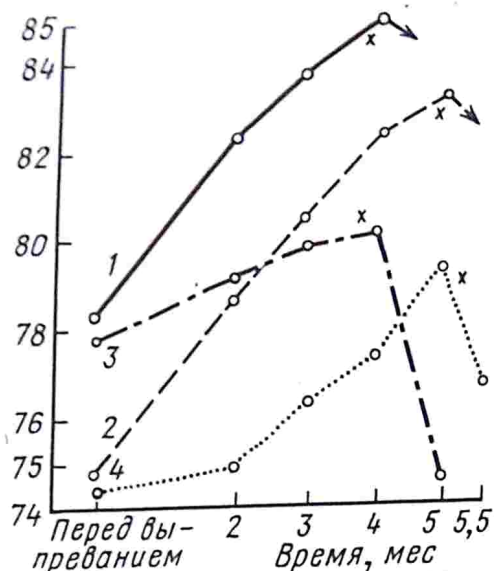
В стерильных условиях (в пробирках) содержание воды в живых тканях изменялось аналогично: в середине вызревания оно было наиболее высоким, а перед началом гибели растений резко снижалось (рис. 5) даже в корнях, хотя они находились в воде. Это является ярким примером ослабления водоудерживающих сил клеток и тканей на последней стадии истощения растений.

Как видно, высокая влажность воздуха, обычно сохраняющаяся под глубоким снегом на талой почве, играет отрицательную роль в физиологическом вызревании. К тому же, как известно, высокая влажность воздуха

Таблица 1

Влияние влажности воздуха на устойчивость закаленных растений озимой ржи к физиологическому вызреванию (в % живых растений)

Влажность воздуха, %	Сохранилось при отращивании после вызревания 3 мес		Сохранилось при отращивании после вызревания 4 мес	
	на 8-й день	на 28-й день	на 8-й день	на 28-й день
	<b>Сорт Белта</b>			
90—95	25	8	9	Погибли
65—70	50	42	16	»
	<b>Сорт Вятка-2</b>			
90—95	42	33	33	30
65—70	58	50	42	42



**Рис. 5.** Динамика содержания воды в листьях и корнях озимой пшеницы при выпревании в стерильных условиях (в % на сырую массу). Выпревание 5 мес (1972 г.)

1 — листья, закаливание растений на воде; 2 — листья, закаливание растений на сахарном растворе; 3 — корни, закаливание растений на воде; 4 — корни, закаливание растений на сахарном растворе; x — срок отмирания растений

является важнейшим условием и для развития снежной плесени (см.: [Тупеневич, 1940, 1971; и др.]).

**Влажность почвы.** Переувлажнение и тем более затопление почвы в осенне-зимний период ослабляют закалку озимых [Туманов, 1940; и др.], что может снижать устойчивость их и к физиологическому выпреванию. Известно, что в условиях переувлажнения нарушается аэрация, снижается содержание кислорода в почве. Даже при кратковременном переувлажнении почвы дефицит кислорода в ней составляет 30—40 %, а при длительном — он достигает 75—80 %. В условиях анаэробноза снижается фотосинтез, поступление в растения из почвы азотных и других солей, нарушаются дыхание и метаболизм, прежде всего в корнях, находящихся в непрерывном контакте с почвой, ослабевают процессы синтеза веществ и передвижения их в надземные органы даже на свету. Кроме этого, в почве накапливаются токсические соединения алюминия, железа, марганца, что также отрицательно влияет на активность корневой системы [Тиунов и др., 1969; Авдонин, 1969]. В таких условиях на растениях развивается различная инфекция, особенно снежная плесень. Подкормка растений азотом улучшает их состояние [Сказкин, 1960; Остаплюк, 1975; и др.].

Следовательно, переувлажнение почвы является отрицательным фактором в зимовке озимых, усиливающим их выпревание. Известно, что осеннее переувлажнение почвы в сочетании с истощением растений под снегом бывает не только в западных районах Нечерноземной зоны, но и в центральных, а иногда и в восточных. В последних двух зонах такие явления наблюдались в зимы 1965/66, 1973/74, 1976/77, 1977/78, 1979/80 и 1982/83 гг.

Влияние затопления и переувлажнения почвы на яровые и другие растения в период весенне-летней вегетации широко изучено и освещено в обстоятельных монографиях [Стефановский, 1965; Сказкин, 1960; Остаплюк, и др., 1975; Гринева, 1975; Белецкая, 1979; и др.]. И. И. Туманов [1940] исследовал влияние осеннего затопления почвы в полевых условиях под Ленинградом на последующую устойчивость озимых к морозу. Им показано, что при длительном переувлажнении озимая пшеница и рожь плохо закаливаются и поэтому отличаются слабой морозостойкостью. Н. Н. Яковлев [1966] проводил полевые опыты в этой же зоне с озимой пшеницей сорта Московская-2411. На посевах с разным переувлажнением почвы

накапливался снег слоем 60—70 см в течение зимы, под которым отрицательная температура держалась на уровне  $0 \div -5^\circ$ . В результате весной на почве с нормальной влажностью погибло лишь 24 % растений, а на переувлажненной — 57 %. В этих условиях отрицательное значение, несомненно, имело и недостаточное освещение растений под снегом, что автором не учитывалось. В полевых опытах И. А. Стефановского [1965] с рожью было показано, что на переувлажненной почве без снега при зимнем освещении погибло только 10 % растений, а при укрытии их (в темноте) — 47 %.

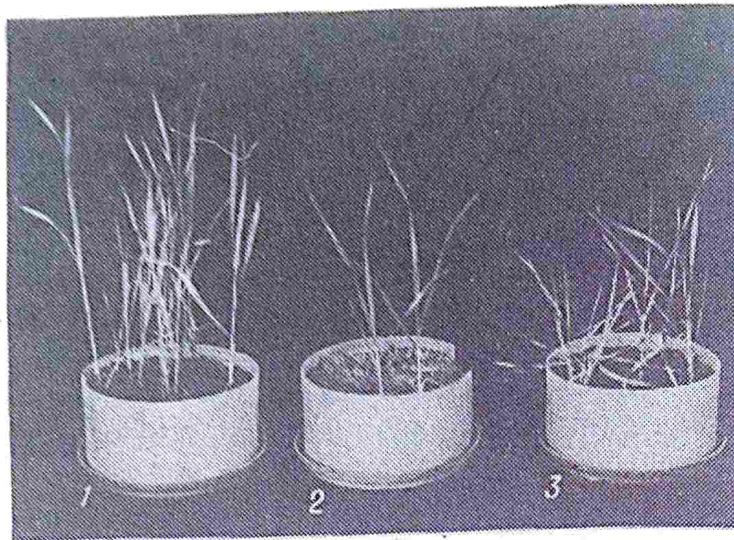
Указанные авторы [Стефановский, 1965; Яковлев, 1966] также отмечают, что в условиях переувлажнения почвы снижается интенсивность фотосинтеза растений, в них растения слабо закаливаются, плохо кустятся, снижается содержание сахаров, весной образуют меньше колосков и зерен в колосе.

Отрицательная роль переувлажнения почвы изучалась многими авторами как самостоятельное явление, а также в связи с морозостойкостью озимых. Влияние переувлажнения почвы на устойчивость озимых к выпреванию не изучалось. Можно ожидать, что переувлажнение почвы, нарушающее активность корневых систем, метаболизм в них, должно снижать их устойчивость к выпреванию.

Переувлажнение почвы, часто наблюдающееся в западных и центральных районах Нечерноземной зоны, происходит в разное время года — осенью, при длительных оттепелях зимой, а также весной. Поздней осенью — в начале зимы переувлажнение может совпадать с отсутствием снега при нормальном зимнем освещении, но разной температуре; иногда на переувлажненной почве устанавливается снежный покров при температуре воздуха около  $0^\circ$ , и под ним длительное время сохраняется талая почва при слабом освещении. Аналогичные условия бывают зимой после оттепелей при слабом освещении, а также в начале весны, когда еще лежит снег, но под ним уже накапливается вода, при разной температуре, но усиливающимся освещении.

Для изучения влияния переувлажнения почвы на выпревание мы провели опыты с озимой пшеницей сорта Мироновская-808 в камерах фитотрона. В течение 10 сут растения находились в условиях переувлажнения почвы при  $15-18^\circ$  и 12-часовом освещении (люминесцентные лампы интенсивностью 5 тыс. лк), т. е. в условиях, близких к полевым в осенний период. Закаленные растения в фазе кущения подвергали воздействию переувлажнения почвы в различные сроки. (В условиях переувлажнения влажность почвы 100 %.) Одна часть растений находилась 10 сут в условиях переувлажнения почвы перед выпреванием при  $15-18^\circ$ , а затем переносилась в темные камеры на 3 мес для выпревания при  $1-2^\circ$ , влажности воздуха 90—95 % и почвы 70 %. В эти условия ставили контрольные растения, не подвергавшиеся влиянию переувлажнения почвы. Другая часть растений находилась 45 сут в условиях выпревания без переувлажнения, затем их переносили в условия переувлажнения почвы на 10 сут при температуре  $15-18^\circ$ , после чего растения возвращали в камеру для выпревания. Третья группа растений подвергалась в течение 10 сут воздействию переувлажнения почвы при тех же условиях после 3-месячного выпревания.

После этого растения всех перечисленных групп переносили в оранжерею с нормальной температурой ( $20-25^\circ$ ) и освещением 10—12 тыс. лк для отращивания. Наблюдения за состоянием растений после выпревания показали (рис. 6), что переувлажнение почвы наносит вред во все сроки



**Рис. 6.** Влияние переувлажнения почвы на устойчивость закаленной озимой пшеницы к выпреванию (отращивание растений после выпревания с 11 сентября. Фото 11 ноября 1981 г. Срок выпревания 3 мес)

1 — контроль, влажность почвы 70 % ПВ; 2 — переувлажнение почвы перед выпреванием; 3 — в середине выпревания (через 45 сут)

воздействия, усиливая гибель растений от выпревания; у растений, оставшихся живыми, отмирают 2—3 нижних старых листа. Более сильное отрицательное влияние оказало переувлажнение почвы перед выпреванием (20 % живых растений), чем в середине его. Это объясняется тем, что в первом случае растения, по-видимому, утрачивали приобретенную до выпревания закалку. В природных условиях также более вредным бывает осеннее переувлажнение почвы, ухудшающее закалку озимых, поглотительную и синтетическую активность корневой системы [Ткачев, 1971; и др.].

Растения второй группы — при переувлажнении почвы в середине выпревания (45 сут) — повреждались меньше (70 % живых растений), так как перед выпреванием они находились в нормальных условиях роста и сохранили закалку.

Растения третьей группы в условиях переувлажнения почвы после выпревания (90 сут) пострадали сильнее (40 % живых растений), чем растения второй группы, так как ухудшились условия для роста.

Следующий опыт был поставлен для изучения влияния ретардантов на повышение устойчивости пшеницы к переувлажнению почвы в условиях выпревания. Растения того же сорта Мироновская-808 выращивали в сосудах с почвой до фазы полного кущения, закачивали и затем разделяли на две группы, одну из которых за 3 нед до выпревания обрабатывали хлорхолинхлоридом (препарат ТУР), а другую не обрабатывали. Затем одну часть растений каждой группы переносили в условия переувлажнения почвы перед выпреванием на 10 сут при температуре 15° и освещении 5 тыс. лк, а другая часть растений находилась при нормальном увлажнении. После этого все растения одновременно ставили в условия выпревания на 3,5 мес (104 сут).

Срок выпревания в 3—3,5 мес был взят на основании наших предыдущих исследований, показавших, что только в течение этого периода происходит значительная гибель закаленных растений озимой пшеницы.

Растения, обработанные препаратом ТУР, были более устойчивыми к выпреванию (табл. 2).

Таблица 2

Влияние препарата ТУР на устойчивость закаленных растений озимой пшеницы к переувлажнению почвы при выпревании в течение 104 сут (в % выживших и колосящихся растений)

Вариант	Без обработки	Обработка
Контроль, влажность почвы 70% ПВ, в темноте	55,7	81,3
Переувлажнение почвы перед выпреванием, на свету	50,0	92,3
Переувлажнение почвы после выпревания, в темноте	33,3	52,4

Обработка препаратом ТУР уменьшила отрицательное влияние переувлажнения почвы как перед, так и после выпревания, а также без переувлажнения.

Таким образом, переувлажнение почвы вредно во все сроки воздействия: перед выпреванием, в середине и после. При этом во все сроки переувлажнения почвы выявляется положительная роль света и опрыскивания растений препаратом ТУР.

В зонах с частым переувлажнением почвы создаются сорта, отличающиеся замедленным ростом в этих условиях и большей устойчивостью. Г. В. Удовенко, М. В. Ткачев [1970] и М. В. Ткачев [1971] показали, что западные сорта ржи, например Беняконская и Приекульская, более устойчивы к переувлажнению почвы весной при нормальной температуре и более продуктивны, чем южные степные — Воронежская, Харьковская-55 и др., несмотря на более высокую морозостойкость последних. Следовательно, между морозостойкостью и устойчивостью к переувлажнению среды нет достаточной связи.

Разная устойчивость сортов к затоплению показана нашими опытами с проращиванием семян, погруженных в воду при 23—27° на определенные сроки. Семена ржи сортов Вятка-2 и Белта урожая 1978 г. получены из Института земледелия БССР. Семена растений восточного сорта Вятка-2 быстрее прорастали в воде, однако в последующем живых проростков сохранилось меньше, чем у западного белорусского сорта Белта (табл. 3). Это обусловлено тем, что сорт Вятка-2 сформирован в зоне недостаточного увлажнения, а сорт Белта — в увлажненной зоне, с частыми и значительными переувлажнениями почвы и даже затоплением ее, поэтому лучше приспособлен к этим условиям.

Испытание семян озимой пшеницы показало, что они более устойчивы к затоплению, чем семена ржи: после 48 ч в воде и на второй день отращивания у пшеницы сорта Мироновская-808 остался 81 % живых растений, а у сорта ржи Вятка-2 — только 50 %, после 72 ч в воде — 74 и 8 % соответственно. Из последних данных видно, что семена ржи не выдерживают и 3 сут (72 ч) затопления при 23—27° (74 и 8 %). Как известно, семена ржи прорастают быстрее, чем семена пшеницы, поэтому проростки ржи отличаются повышенной требовательностью к кислороду, к тому же они обладают меньшим запасом пластических веществ в эндосперме [Стефановский, 1965; Белецкая, 1979]. Из сортов озимой пшеницы наиболее устойчивым оказалась Мироновская-808 как лесостепной экотип по сравнению со степными Одесской-51 и Северодонской (после 48 ч в воде было 81, 61 и 57 %, а после 72 ч в воде — 74, 43 и 38 % живых растений соответственно). По-видимому, по устойчивости проростков озимых к затоп-

Таблица 3

Проращивание семян ржи (в % проросших к числу всхожих) в воде и после погружения в воду (после пребывания в воде)

Сорт	После 48 ч в воде				После 72 ч в воде		
	в первый день	через 1 сут	через 2 сут	через 5 сут	в первый день	через 1 сут	через 4 сут
Белта	33,0	46,0	99	70	7,1	11	14,6
Вятка-2	19,0	46,0	50	56	5,2	8	10,5

лению водой можно отбирать и оценивать сорта для переувлажненной зоны.

По данным М. В. Ткачева [1971], при 10—15-дневном затоплении весной различных сортов ржи их рост и дифференциация конусов нарастания сильно задерживались, а в растениях снижалось содержание сахаров, особенно у неустойчивых сортов.

Устойчивость озимых растений к переувлажнению определяется не только особенностями роста и метаболизма, но и анатомо-морфологическими свойствами, прежде всего корневой системой, первой воспринимающей влияние внесения удобрения, орошения, а также закисления и засоления почвы и пр. Устойчивость корневой системы различных злаковых культур к переувлажнению почвы неодинакова. Первичные и вторичные корни озимой ржи растут быстрее, поэтому осенью она лучше укореняется, а весной регенерирует сильнее, чем озимая пшеница. Устойчивость растений к затоплению во многом определяется хорошо развитой аэренхимной тканью корней и надземных органов, через которую поступает кислород из листьев. У разных видов растений аэренхима развита неодинаково. Е. П. Алешин и А. В. Пономарев [1979] сообщают, что в корнях риса на аэренхиму приходится 37 % общего объема корней, у кукурузы — 10 %, а у ячменя — только около 1 %. Г. М. Гринева [1975] установила, что у кукурузы наиболее развита сосудистая система в нижней части стеблей.

П. А. Власюк и др. [1973] и Е. К. Белецкая [1979] установили, что сорта ржи и пшеницы различаются по степени развития сосудистой системы корней. Авторы определяли это пикнометром и рекомендуют данный способ для оценки сортов на устойчивость к переувлажнению почвы.

И. И. Туманов [1940] указывает, что в условиях затопления в клетках озимых увеличиваются размеры вакуолей, затем разрушаются клеточные стенки и цитоплазма. К. П. Тиуновой [1954] установлено, что у озимой пшеницы при затоплении происходит мацерация меристемных, а затем и склеренхимных тканей листовых влагалищ, распад хлоропластов, клеточных стенок, ослабление тургора, а затем мацерация всего растения.

Таким образом, опытами в искусственных условиях показано, что длительное переувлажнение и затопление почвы вредны для озимых во все сроки их вегетации. Наибольшее отрицательное влияние наблюдается в первый период, когда формируется узел кущения и происходит закалка растений. Переувлажнение почвы нарушает указанные процессы, поэтому при последующих неблагоприятных условиях растения теряют устойчивость к выпреванию.

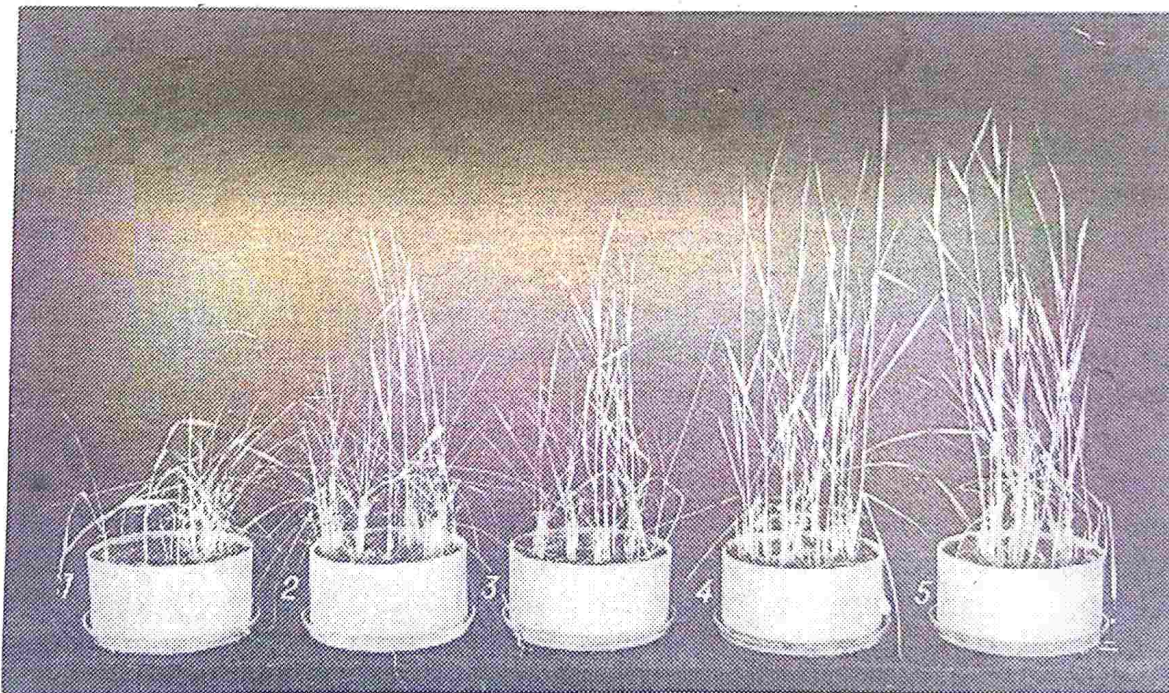
В природных условиях всех зон, и особенно в западных районах

Нечерноземья, переувлажнение почвы наиболее вредно для озимых также в начале их вегетации — осенью, так как затем в зимний период они теряют свою устойчивость к переувлажнению и к затоплению почвы весной. Поэтому в производстве используются своевременный спуск воды с полей и подкормка озимых азотом, повышающие их устойчивость и урожайность.

## РОЛЬ СВЕТА В ПЕРИОД ЗИМОВКИ РАСТЕНИЙ

Под глубоким снежным покровом озимые находятся практически в темноте. По данным Н. А. Калитина [1931], при слое снега 10—15 см в центре европейской части СССР на поверхность почвы проникает до 6 % зимнего слабого солнечного света (250—300 лк), при слое 50 см — лишь около 1 %, а на глубину снега более 70—80 см свет уже не проникает. Понятно, почему растения, находящиеся под глубоким снегом 3—4 мес, весной выходят бледными, с низким содержанием в них хлорофилла. При неглубоком снежном покрове (менее 20 см) растения зимой получают хотя и небольшое количество света, но ежедневно, поэтому до весны не теряют зеленой окраски, у них желтеют и отмирают лишь нижние, старые листья, более истощенные.

В Нечерноземной зоне в зимний период продолжительность дня 6—8 ч, при этом интенсивность света в ясную погоду достигает лишь 3—4 тыс. лк, а под снегом она во много раз слабее. Для изучения влияния света разной интенсивности на устойчивость озимых к выпреванию нами ставились опыты в камерах фитотрона. Незакаленные растения озимой пшеницы сорта Мироновская-808 в фазе кущения были поставлены на выпревание и находились в камере в течение 52 сут при 1—2°, влажности воздуха 90—95 % и почвы 70 % ПВ. Одна группа растений ежедневно получала



**Рис. 7.** Влияние продолжительности действия слабого света (100—120 лк) в период выпревания на устойчивость незакаленной озимой пшеницы (выпревание 52 сут, с 27 мая по 18 июля; отращивание с 19 июля. Фото 5 сентября 1980 г.)

1 — контроль, все время в темноте; 2 — свет по 15 мин ежедневно; 3 — по 1 ч ежедневно; 4 — по 3 ч ежедневно; 5 — по 6 ч ежедневно



Рис. 8. Влияние слабого света в процессе выпревания на устойчивость растений (интенсивность света 100—150 лк)

*а* — озимая пшеница сорта Мироновская-808 (выпревание 67 сут; отращивание с 30 августа. Фото 9 октября 1974 г.): 1 — закаленные растения, без подсвечивания; 2 — то же, свет по 15 мин ежедневно (5 раз в неделю); 3 — без закаливания, свет по 15 мин ежедневно; 4 — вариант погиб

*б* — рожь Вятка-2 (отращивание с 4 июня. Фото 16 июля 1975 г.): 1 — закаленные растения без подсвечивания; 2 — с подсвечиванием

освещение в течение 15 мин, 1, 3 и 6 ч от ламп накаливания интенсивностью 100—150 лк, расположенных на высоте 40 см над растениями (3—5 % зимнего света); другая группа растений находилась (контроль) в темноте. Периодически часть растений обеих групп выставлялась на отращивание в оранжерею с температурой 20—25° и интенсивностью света 10—12 тыс. лк.

Наблюдения показали, что после подсвечивания в течение 3 ч и тем более после 6 ч растения полностью сохранились и выколосились (рис. 7). Несколько хуже сохранились и частично изредились растения после подсвечивания в течение 1 ч и 15 мин, но они мало отличались между собой и также выколосились. Контрольные растения были наиболее слабыми, отставали в развитии и на этот срок отращивания (48 дней) еще не образовали стеблей.

В другом опыте незакаленные растения после 67 дней выпревания с ежедневным подсвечиванием по 15 мин были изрежены, но выколосились (рис. 8), в то время как контрольные погибли. Закаленные и подсвеченные растения полностью сохранились и выколосились, а неподсвеченные были изрежены. Аналогичные результаты получены и с подсвечиванием незакален-

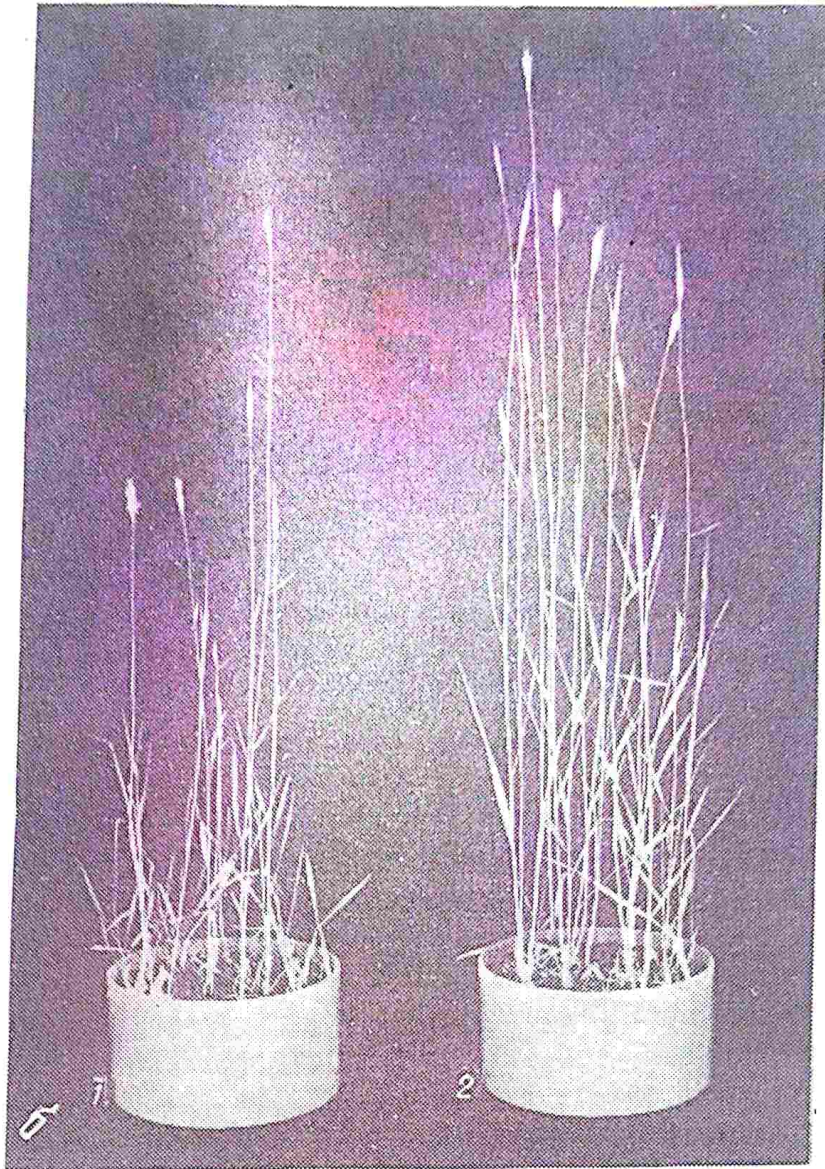


Рис. 8. (окончание)

ной озимой ржи сорта Вятка-2 (см. рис. 8): после 2 мес выпревания подсвеченные растения сохранились на 80 %, а контрольные — на 47 %.

Следует отметить, что, несмотря на видимые изменения окраски озимых при выпревании, динамика пластидных пигментов никем не изучалась. Наши наблюдения за растениями озимой пшеницы показали, что в процессе выпревания происходит быстрое и значительное снижение содержания пигментов в листьях преимущественно за счет хлорофилла *a*. Например, без подсвечивания через 7 дней оно снизилось на  $\frac{1}{3}$ , через 14 дней — в 2 раза, а через 29 дней уменьшилось в 6 раз по сравнению с исходным содержанием — перед выпреванием (табл. 4). При подсвечивании по 15 мин через 29 и 40 дней выпревания содержание хлорофилла *a* снизилось только в 2—2,5 раза.

Менее резкие изменения наблюдались в содержании хлорофилла *b*, которого примерно в 4 раза меньше, чем хлорофилла *a*; после 40 дней выпревания без подсвечивания содержание его в листьях снизилось лишь на  $\frac{1}{4}$ , а с подсвечиванием — еще меньше. Такое замедленное снижение содержания хлорофилла *b*, возможно, связано с частичным пополнением его за счет биосинтеза из хлорофилла *a* [Шлык, 1965; и др.]. Только

Таблица 4

Динамика содержания пигментов в листьях среднего яруса незакаленной озимой пшеницы при выпревании (в мг/г сухой массы)

Вариант	Перед выпреванием (исходное)	Продолжительность выпревания, дни				
		7	14	29	40	67
Хлорофилл <i>a</i>						
Без подсвечивания растений (контроль)	5,0	3,5	2,4	0,8	0,7	0,50
С подсвечиванием	5,0	Не учитывалось	2,8	2,0	2,0	0,70
Хлорофилл <i>b</i>						
Без подсвечивания	1,1	0,90	0,85	0,80	0,7	0,36
С подсвечиванием	1,1	Не учитывалось	Не учитывалось	1,05	1,0	0,96
Сумма каротиноидов						
Без подсвечивания	1,5	1,4	1,3	1,3	0,7	0,23
С подсвечиванием	1,5	Не учитывалось	Не учитывалось	1,3	0,7	0,25

накануне гибели неподсвеченных растений (через 67 дней выпревания) содержание его начало резко снижаться, а соотношение его с хлорофиллом *a* стало почти равным:  $a : b = 1,5 : 1,0$ .

В динамике содержания суммы каротиноидов наблюдались также сначала замедленные изменения: через 29 дней выпревания содержание их уменьшалось только на  $\frac{1}{5}$  (см. табл. 4). Однако через 40 дней выпревания содержание каротиноидов снизилось в 2 раза. Соотношение суммы каротиноидов с суммой хлорофилла  $a + b$  также изменялось; если перед выпреванием каротиноидов содержалось в 4 раза меньше, то через 29 дней выпревания соотношение стало 3 : 1, а через 40 дней — уже 2 : 1.

Следовательно, и по соотношению пигментов видно, что в первый период выпревания более быстро разрушается хлорофилл (особенно хлорофилл *a*), а затем — уже и каротиноиды (рис. 9).

Подсвечивание растений не влияло на изменение содержания каротиноидов: через 40 дней выпревания оно было одинаковым в листьях обоих вариантов (по 0,7 мг/г), а через 67 дней — 0,23 и 0,25 мг/г соответственно.

Таким образом, даже слабый кратковременный свет (в наших опытах 100—150 лк на высоте 40 см над растениями) оказывал положительное влияние на растение и тормозил разрушение хлорофилла. В природных условиях северо-восточной части Нечерноземья растения получают лишь слабый солнечный свет при слое снега 30—40 см. Однако при глубине снега около 50 см, когда на почву проникает всего лишь около 1 % солнечного света (примерно 40—50 лк), но ежедневно и в течение всего дня, то при сохранении температуры под снегом около 0° этого достаточно, чтобы предохранить озимые от полной этиоляции до весны. Только при более глубоком (70—80 см) и длительном снежном покрове без света на талой почве и при сохранении слабого роста происходит сильная этиоляция и гибель растений. В западных районах при малом снежном покрове (10—20 см) растения получают свет в течение всей зимы, что повышает устойчивость растений к выпреванию (при 0—2°). Сорты озимых, выведенные

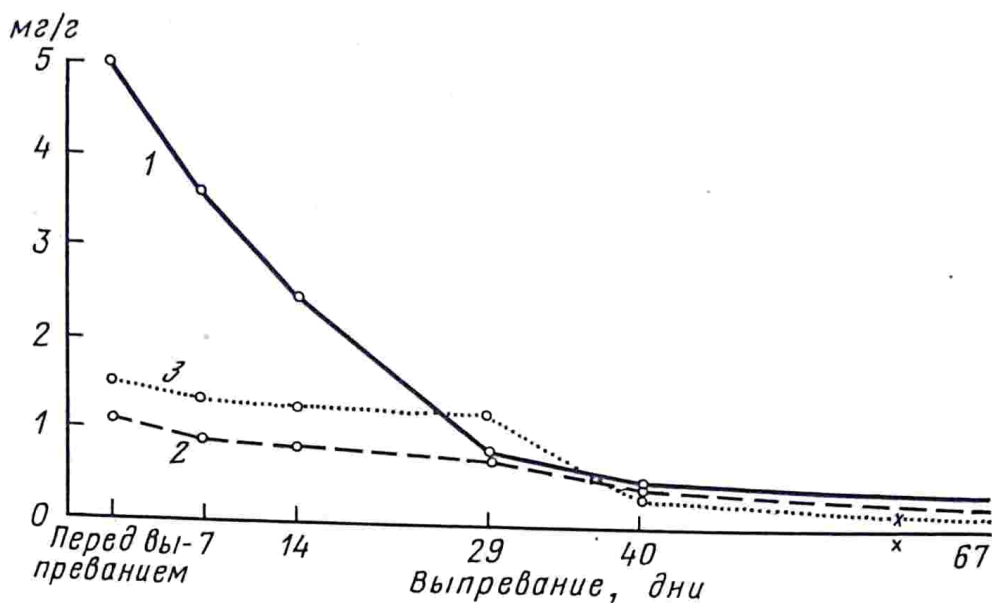


Рис. 9. Динамика содержания пигментов в листьях озимой пшеницы при выпревании (в мг/г сухой массы) (1974 г.)

1 — хлорофилл а; 2 — хлорофилл b; 3 — каротиноиды

в западных районах, проявляют меньшую устойчивость к выпреванию в темноте под глубоким снегом.

На основании проведенных исследований мы приходим к заключению, что даже слабый свет зимой играет важную роль в повышении устойчивости озимых к выпреванию. Это связано, вероятно, со стабилизацией внутриклеточных структур — хлоропластов и др.

И. И. Туманов и др. [1976], И. И. Туманов [1979] показали, что после кратковременного 10-минутного подсвечивания озимой пшеницы в течение 20 дней растения оказались более морозостойкими, чем без подсвечивания.

Возникает вопрос, не может ли быть причиной гибели озимых в процессе физиологического выпревания их «этиоляция». Как известно, отрастающие почки клубней картофеля в темноте образуют вытянутые этиолированные побеги. По нашим данным, это наблюдается и в случае роста цветочных стрелок (стеблей) с редуцированными листьями у корнеплодов свеклы, редьки и др. при температуре 18—20° в темноте. Однако такие побеги, несмотря на отсутствие хлорофилла, живут в темноте до тех пор, пока имеются энергетические питательные вещества в запасяющих органах. Следовательно, они погибают не от этиоляции, а от истощения запасов органических веществ.

При физиологическом выпревании озимые осенью попадают под глубокий снег в зеленом состоянии, а зимой происходит разрушение хлорофилла и других пигментов, полное прекращение их синтеза.

При длительном выпревании, несмотря на резкое снижение содержания хлорофилла в первый месяц в живых этиолированных верхних листьях, они после этого еще долго живут в темноте благодаря узлам кущения и имеющимся в них запасам энергетических веществ. Растения сохраняют способность при перемещении на свет зеленеть, отрастать, особенно при подкормке сахарами.

Следовательно, не этиоляция является причиной гибели озимых при выпревании, а их истощение. Устойчивость растений к выпреванию связана

не со степенью разрушения хлорофилла, а, по-видимому, с сохранением способности хлоропластов на свету быстро синтезировать зеленые пигменты при одновременном усилении углеводно-белкового метаболизма.

При выпревании постепенное отмирание нижних старых листьев сопровождается разрушением хлоропластов и, по-видимому, связано с общим углеводно-белковым истощением. На это указывают опыты с положительным влиянием экзогенного введения сахаров и других веществ (подкормки). Так, например, Ю. Г. Молотковский, И. М. Жесткова [1964], А. В. Петренко и Л. М. Митрахович [1981] для стабилизации хлоропластов в темноте вводили в растения сахара и цитокинины, получив положительный эффект. Обработка этиолированных проростков пшеницы цитокининами ускоряла их позеленение на свету. Аналогичные результаты дает обработка растений молибденом. Сохранение способности хлоропластов к биосинтезу хлорофилла после выпревания особенно важно в «критический» момент жизни растений, перед утратой ими способности к регенерации.

При слабом освещении фотосинтез, вероятно, не компенсирует расхода ассимилятов на дыхание. Поэтому положительная роль такого света состоит, вероятно, в стабилизации фотосинтетического аппарата и пигментов, благодаря чему растения остаются зелеными в течение зимы. Положительная реакция растений даже на кратковременное подсвечивание и использование ими слабого света для сохранения активности хлоропластов, вероятно, связана с фитохромами, контролирующими многие процессы в клетке. Известно, например, что фитохром Ф-600, образующийся в этиолированных листьях, даже в темноте способствует усилению синтеза нуклеиновых кислот, белков, ферментов и ростовых процессов [Reimbach, Benedict, 1982; и др.].

В полевых условиях под глубоким и длительным снежным покровом при температуре около 0—2°, когда растения не получают и минимума света, они утрачивают зеленую окраску вследствие разрушения хлорофилла и ослабления активности хлоропластов. Поэтому для районов с глубоким и длительным снежным покровом при селекции важен подбор сортов с более высокой устойчивостью хлоропластов к недостатку света в зимний период. Например, растения клевера, зимующие вместе с озимыми злаками в условиях выпревания, сохраняются до весны в зеленом состоянии и не погибают. По-видимому, их хлоропласты и пигменты являются более устойчивыми к отсутствию света или его недостатку.

\* \* \*

Изучение роли внешних факторов показало, что при снижении температуры до 0°, повышении влажности среды выше оптимума под глубоким снегом и недостатке света выпревания озимых усиливается, а в природных условиях приводит к значительной их гибели. Закаливание растений повышает их устойчивость к выпреванию.

Для уменьшения гибели озимых от выпревания необходимо создавать условия выращивания закаленных растений. Увеличение освещенности растений солнечным светом зимой и понижение температуры почвы ниже 0° путем уменьшения слоя снега и снижения переувлажнения почвы ослабляют процессы выпревания озимых. При селекции важно выводить и подбирать сорта озимых, устойчивых к переувлажнению среды и недостатку света под глубоким снегом, с более устойчивым пластидным аппаратом.

# ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАСТЕНИЯХ

## РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

Снижение устойчивости озимых хлебных злаков (пшеница, рожь и др.) к различным неблагоприятным условиям зимовки во многом связана с перерастанием и слабой закалкой растений в осенний период, с частичным ростом и активным дыханием зимой при температуре около  $0^{\circ}$  и с утратой закаливания. При отрицательной температуре ниже  $-1 \div -2^{\circ}$  рост всех органов у озимых культур прекращается [Гриф, 1958; Козлов, 1980; и др.], дыхание сильно ослабевает и снижается расходование энергетических веществ (сахаров и др.) на указанные процессы. Так как связь выпревания с ростовыми процессами и развитием растений никем не изучалась, поэтому мы провели соответствующие исследования.

Для изучения ростовых процессов растения выращивали в сосудах с почвой до фазы кущения при нормальной температуре и освещении. Затем их помещали в темные камеры фитотрона при температуре  $0-2^{\circ}$  и высокой влажности среды на несколько месяцев. В течение этого времени учитывали изменение содержания сухого вещества и веса растений. С этой целью периодически брали по 10 шт. целых растений (без корней), отмывали водой и обсушивали фильтровальной бумагой, затем взвешивали отдельно живые и мертвые части растений. После этого растения высушивали при  $105^{\circ}$  до постоянного веса. Учитывали изменение веса целого растения, отдельно живых органов и мертвых (листьев, побегов и узлов кущения).

Как известно, при недостатке водного и минерального питания, ослаблении фотосинтеза прежде всего отмирают нижние старые листья, а последними — молодые листья, почки и корни. Так происходит и при выпревании: первыми отмирают нижние листья (см. рис. 2), затем — средние, молодые и последними — узлы кущения с почками и корнями, когда наступает полная гибель всего растения. При этом устойчивость отдельных органов и указанная последовательность их отмирания являются настолько характерными, что, например, по срокам отмирания листьев можно диагностировать состояние растений в процессе выпревания, а также оценивать степень устойчивости отдельных сортов озимых.

В связи с отмиранием части листьев общий вес сухой массы растений снижается (рис. 10) у незакаленных быстрее, чем у закаленных, при этом масса живых частей растений уменьшается, а масса отмерших увеличивается. Таким образом, соотношение указанных частей все время возрастает в сторону увеличения доли мертвых тканей и уменьшения доли живых. За 3 мес выпревания сухая масса отмерших частей у закаленных растений составляла 40—45 %, а живая ткань 55—60 % [Кружилин, Шведская, 1974].

Следует отметить, что растения теряют способность к отрастанию гораздо раньше, чем отмирают все листья, побеги и ткани. Например, у незакаленных растений эта способность утрачивается через 1,5—2 мес после начала выпревания при отмирании уже половины тканей.

Отмирание каждого листа происходит также постепенно: ко времени полной гибели нижнего листа начинается отмирание верхушки расположенного выше листа, потом его средней и нижней частей, далее в такой же

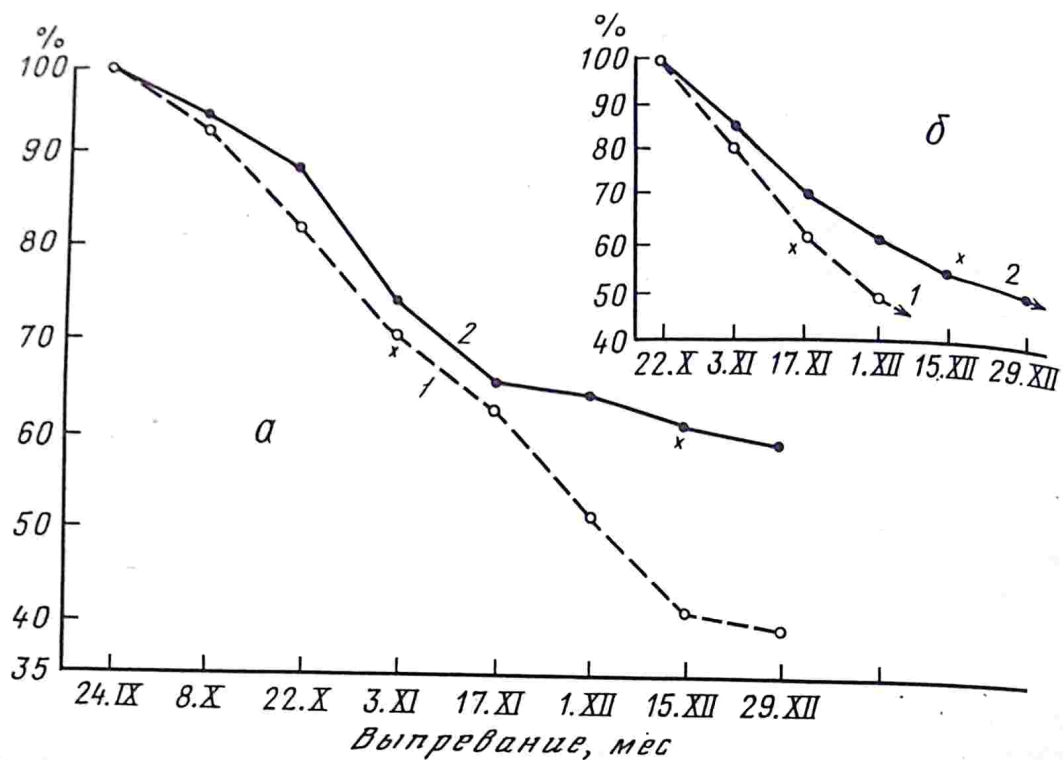


Рис. 10. Изменение веса одного растения озимой пшеницы в процессе выпревания в фазе кушения (в % к исходному). Выпревание 3 мес (1971 г.)  
*a* — целое растение; *б* — только живые ткани; 1 — незакаленные растения; 2 — закаленные растения; *x* — срок отмирания растений

последовательности происходит отмирание третьего и других листьев. Живые ткани дольше сохраняются во влагищах средних и зеленых верхних листьев, а также в узлах кушения. Продолжительность жизни отдельных листьев в условиях выпревания неодинаковая. Например, у незакаленных растений озимой пшеницы, находившихся в фазе кушения, нижние первый и второй листья живут 10—15 дней, третий лист — около 20 дней, четвертый, пятый листья главного побега — 30—40 дней, а шестой, седьмой — около 2 мес. У закаленных растений нижние первый и второй листья также живут недолго — 15—20 дней, третий лист — 25—30 дней, четвертый, пятый — до 60—70 дней, верхние шестой, седьмой листья — более 80—90 дней. У боковых ранних побегов их собственные листья живут: первый нижний — около месяца, второй у незакаленных растений — до 40 дней, а у закаленных — до 2 мес, верхние третий и четвертый листья живут более 2—3 мес [Кружилин, Шведская, 1974, Шведская, Кружилин, 1980].

Промеры растений, имевших три побега, показали, что во время выпревания высота всех побегов в первый месяц немного увеличивалась. Через 30 дней выпревания высота первого побега увеличивалась в среднем на 1,5 см, а через 50—64 дня все побеги удлинялись в среднем еще на 0,5 см. Кроме этого, появился четвертый побег. Увеличилось и число листьев: перед выпреванием на первом побеге было 5 листьев, а через 38 дней выпревания — 6 (табл. 5). Одновременно с образованием новых побегов и листьев происходила этиоляция и гибель старых листьев. Уже на ранних сроках выпревания выявился общий характер гибели отдельных листьев: сначала из зеленых они становились зелено-желтыми и позже жел-

Таблица 5

Изменение длины (в см) листьев на первом (главном) побеге озимой пшеницы во время выпревания

Продолжительность выпревания, дни	Порядок листьев снизу вверх		
	1-й	2-й	3-й
Перед выпреванием	6,0 ± 0,30 Желтый	9,5 ± 0,50 Желтый	6,27 ± 0,44 Зеленый
15	6,55 ± 0,36 Желтый и начало отмирания	10,6 ± 0,70 Желтый	14,75 ± 0,95 * Зелено-желтый
30	8,6 ± 1,20	11,5 ± 1,27	14,8 ± 0,80 * Погибли
38		Погибли	Погибли
50		»	»
64		»	»
86		»	»

\* Для всех случаев рассчитана  $P$  — вероятность достоверности по отношению к исходным растениям (перед выпреванием).  $P > 99,9 \%$ . В остальных случаях  $P < 95 \%$ .

Таблица 5 (продолжение)

Продолжительность выпревания, дни	Порядок листьев снизу вверх		
	4-й	5-й	6-й
Перед выпреванием	13,1 ± 0,65 Зеленый	16,78 ± 0,54 Зеленый	Нет
15	13,5 ± 1,2 Зеленый	16,2 ± 0,67 Зеленый	»
30	13,5 ± 1,2	16,2 ± 0,67	»
38	Погибли	16,4 ± 0,46 Желтый	13,6 ± 0,48 * Зелено-желтый
50	»	16,5 ± 1,22 Желтый	15,45 ± 0,45 * Желтый
64	»	16,6 ± 1,1 Желтый	16,0 ± 0,68 * Желтый
86	»	16,9 ± 0,68 Желтый	16,8 ± 0,46 * Желтый

тыми, а затем отмирали верхушки этих листьев. Такие изменения стали проявляться уже через 15 дней выпревания, когда первый лист снизу начал отмирать, а второй — желтеть. Через месяц выпревания погибло в среднем 3 нижних листа на главном побеге, а через 38 дней — уже 4 листа. В дальнейшем при выпревании на растениях осталось только 2 желтых живых листа, и в таком состоянии они были до конца наших наблюдений. Самый молодой верхний лист обычно свертывался и приобретал трубкообразную форму.

Подобные изменения наблюдались и на листьях боковых побегов. Они так же росли и вытягивались в процессе выпревания. После 30 дней выпревания наблюдалось частичное пожелтение, а через 50 дней начиналось отмирание верхушек листьев.

По изменению площади разноокрашенных листьев можно было судить о состоянии листьев при выпревании. Уже через 15 дней выпревания появились желтые листья, а через 38 дней уменьшилась площадь зеленых

листьев до 21 %, увеличилась площадь желтых до 20 % и мертвых до 58 % (рис. 11). Через 64 дня выпревания наступила сильная этиоляция растений. В это время оставалось 11,3 % площади зеленых листьев и 65 % погибших. После 3 мес выпревания площадь зеленых листьев была 2,4 %, желтых — 30 % и погибших — 65 %. Так было в почвенной культуре.

В стерильных условиях наблюдались аналогичные изменения. Для этого опыт был поставлен следующим образом.

Семена озимой пшеницы, стерилизованные в 0,1 %-ном растворе сулемы и затем промытые 4 раза в дистиллированной воде, высаживали на столики Готре со стеклянными подставками в биологические пробирки со средой Уайта. Затем эти пробирки переносили в камеры с температурой 20—22° и при 16-часовом освещении ксеноновыми лампами на 10 тыс. лк. В фазе трех листочков отбирали одинаковые неинфицированные растения, пересаживали в пробирки без среды Уайта, одну группу на 12 %-ную сахарозу, а другую — на бидистиллированную воду, затем их закаливали при 0—2° с освещением лампами ДРЛФ (20 тыс. лк) по 16 ч ежедневно в течение 2 нед. После этого у растений обеих групп питательные растворы заменяли на воду и помещали в камеры для выпревания с температурой 1—2° без освещения. В процессе выпревания брали пробы для анализа. В стерильных условиях при 0—2° в темноте у проростков отмирание листьев происходило в такой же последовательности, как и у почвенной культуры, т. е. от нижних к верхним.

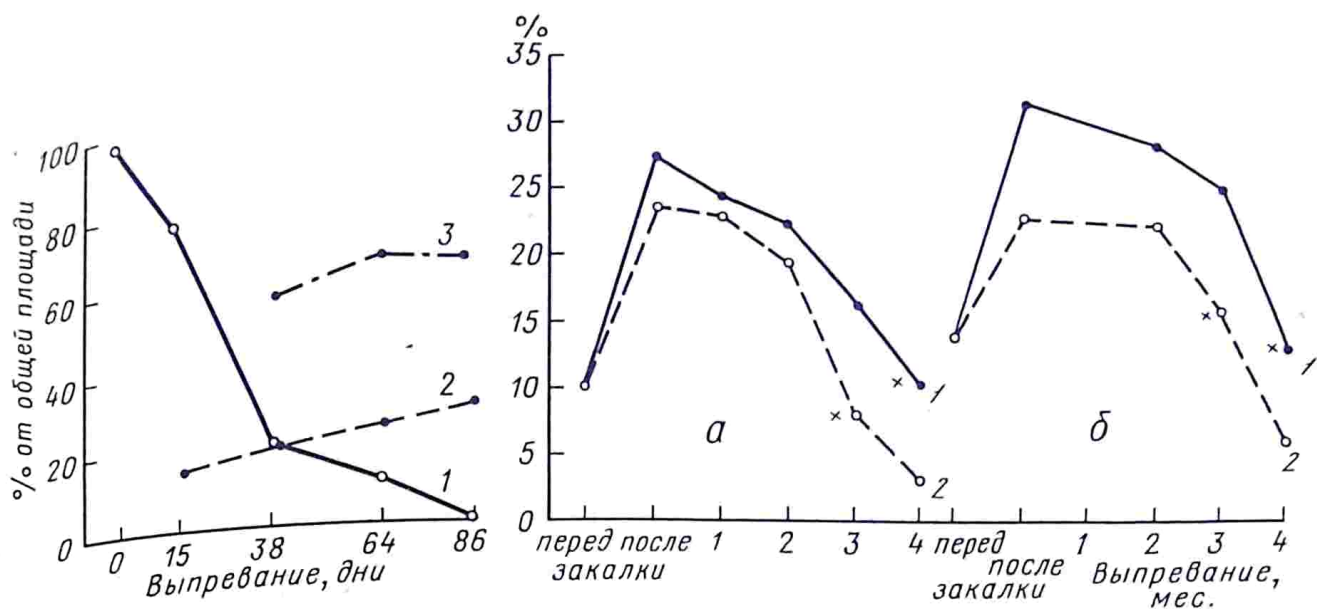
Содержание сухих веществ в листьях после закаливания на свету быстро повышалось (особенно после закалки их на сахарозе), а в темноте оно непрерывно снижалось: через 5 мес оно уменьшилось почти в 2 раза и листья начали отмирать. Рост же корневой системы, хотя и ослабевал постепенно, но продолжался, по-видимому, за счет притока к ним ассимилятов из листьев и узлов кущения. Однако одновременно с отмиранием листьев стали отмирать и корни, особенно у незакаленных растений.

Следовательно, при истощении листьев, побегов и узлов кущения в условиях выпревания происходит истощение корневой системы. Наши наблюдения за динамикой содержания сахаров в растениях при стерильной культуре показали, что в корнях озимой пшеницы накапливается почти одинаковое количество сахаров, как и в листьях (рис. 12), но расходование идет не так быстро, как в листьях. В корнях содержание сахаров уменьшается после того, как в листьях их количество уже резко снизилось (после 2 и 3 мес).

Полученные данные подтверждают сделанные ранее выводы, что при физиологическом выпревании озимых в почвенной культуре вегетационных опытов, как и в природных условиях под глубоким снегом, гибель озимых связана с расходованием ассимилятов на ростовые процессы и дыхание. Это обуславливает отмирание листьев и истощение узлов кущения, в них одновременно снижается и содержание воды (см. рис. 4).

По нашим наблюдениям, растения озимых в молодом возрасте (1—2 листочка) в условиях выпревания погибали быстрее, чем раскустившиеся растения. Такое явление наблюдается и в природных условиях зимой при поздних посевах и всходах, со слабым закаливанием растений, как было, например, зимой 1976/77 и 1977/78 гг. почти во всех районах Нечерноземной зоны.

Иногда осенью раскустившиеся озимые к началу зимы теряют много листьев под влиянием засухи, повреждения инфекцией, насекомыми и



**Рис. 11.** Изменение площади листьев незакаленной озимой пшеницы в процессе выпревания (расчет на 1 растение в % к исходному) (почвенная культура, 1979 г.; выпревание 3 мес)  
 1 — зеленые листья; 2 — желтые живые листья; 3 — мертвые листья

**Рис. 12.** Влияние продолжительности выпревания озимой пшеницы в стерильных условиях на динамику содержания сахаров в растениях (в % на сухую массу). Выпревание 4 мес (1974 г.)

а — надземные органы; б — корни; 1 — закаленные растения на 12 %-ной сахарозе; 2 — то же, на воде

др. Вместе с листьями утрачивается большое количество ассимилятов, уменьшается их содержание в узлах кущения. Это снижает устойчивость растений к морозу, выпреванию, вымоканию и др. Влияние этого процесса на выпревание мы проверили в специальном опыте с удалением листьев в разные сроки: перед выпреванием и в середине его. Опыт проводили с раскутившимися незакаленными растениями озимой пшеницы сорта Мироновская-808. Наблюдения показали, что у контрольных растений при оставлении всех листьев после 50 сут выпревания сохранилось и выколосилось 85,7 % растений, при удалении всех листьев через 30 сут выпревания с оставлением растений еще на 20 сут в условиях выпревания сохранилось и выколосилось 55 %, а при удалении всех листьев перед выпреванием сохранилось и выколосилось только 9 %. При этом в предыдущем варианте образование новых листьев и колошение запаздывали на 6—7 дней по сравнению с контрольными, а в последнем варианте отрастание листьев было более замедленным и единичное колошение наблюдалось с опозданием на 2 нед.

Следовательно, чем раньше и больше утрачивается листьев, тем сильнее снижается устойчивость растений к выпреванию. Это указывает на то, что в устойчивости озимых к физиологическому выпреванию (истощению) большая роль принадлежит листьям.

При утрате листьев почки (зачатки побегов) временно живут за счет запасов питательных веществ узлов кущения, а когда эти запасы уменьшаются до критического уровня (3—5 %), то побеги не отрастают [Туманов, 1940; и др.]. Это подтверждают опыты с проростками озимой пшеницы в темноте при 2°. После удаления первого листа на уровне 2 см от почвы

через несколько дней он снова отрастал своим основанием и был зеленым, этот лист повторно срезался на «пенек» в 1 см, его основание опять отрастало, но было коротким и уже желтым — этиолированным. После удаления и этой части отрастания уже не наблюдалось, так как в эндосперме были исчерпаны запасы питательных веществ; новые листья также не появлялись.

Аналогично все происходило в случае удаления листьев у раскустившихся растений озимой пшеницы при 2° в темноте. У растений, срезанных на уровне 2 см от поверхности почвы, через 8 дней листья отросли на 4—5 см и были зелеными. Затем эти «отростки» были срезаны на уровне 1 см от основания и через 20 дней отросли до 2—3 см за счет питательных веществ узлов кущения, но были уже желтыми — этиолированными. После выставления таких растений на свет при температуре 20° уже на третий день отростки листьев увеличились до 4—5 см и стали зелеными. Одновременно происходило образование новых листьев из узлов кущения за счет активной меристемы почек. Позеленение желтых этиолированных отростков указывало на то, что в них и в узлах кущения имелось много активных хлоропластов, которые на свету быстро восстановили биосинтез хлорофилла.

При многократном удалении листьев (3—4 раза) у раскустившихся растений при 20° и в темноте способность меристем листьев и узлов кущения к регенерации органов очень быстро прекращалась вследствие сильного расходования запасов ассимилятов и отсутствия фотосинтеза.

Как видно, потеря способности к отрастанию (регенерации) побегов и листьев при выпревании связана с изменением состояния меристем и количества питательных веществ в них.

Таким образом, гибель озимых при выпревании связана с продолжающимся ростом растений в этих условиях, расходом пластических веществ на этот процесс и дыхание, обуславливающим отмирание листьев и узлов кущения.

**Развитие растений.** В какой мере устойчивость озимых к выпреванию связана с особенностями развития растений — прохождением стадийных процессов и морфогенеза?

Отдельные авторы указывают, что устойчивость озимых снижается после завершения ими яровизации [Тупеневич, 1971; и др.].

Наши наблюдения показали, что в условиях выпревания у озимой пшеницы и ржи различных сортов яровизация завершается в нормальные сроки, как и на свету (за 40—50 дней); этому не препятствуют высокая влажность среды и отсутствие света [Кружилин, 1960; Кружилин, Шведская, 1964; и др.]. Наши опыты с незакаленными неяровизированными и яровизированными на свету растениями озимой пшеницы, поставленными затем в условия выпревания, показали следующее: неяровизированные растения погибли через 50—60 дней, а яровизированные — через 90—100 дней. Как видно, яровизированные растения оказались даже более устойчивыми благодаря приобретенной уже в начале яровизации закалке, которая осуществляется на свету также при температуре 0—2°. Следовательно, выпревание озимых не зависит от яровизационных процессов.

После длительного выпревания истощенные растения если затем и отрастают на свету при 20°, то не всегда выколашиваются, что наблюдалось как в почвенной, так и в стерильной культуре. В этих условиях, помимо

ослабления роста, задержка в развитии растений (выколашивании) обуславливались, по-видимому, и «разъяровизацией», возможной «обратимостью» яровизационных процессов. Как известно, утрата яровизационной индукции наблюдается при временном выдерживании яровизированных семян и растений в условиях повышенной концентрации азота в воздухе и высокой температуре (выше 27—28°), а также при дедифференциации ткани. Например, в опытах с яровизированной тканью корнеплодов моркови и цикория показано, что при распаде этой ткани до отдельных клеток яровизационная индукция полностью утрачивается, поэтому выращенные из этих клеток каллус, а затем и растения остаются в розетке и без новой яровизации не стрелкуют, не зацветают [Steward, Pollard, 1958; Бутенко, 1964; и др.] .

В природных условиях растения, сильно истощенные в течение зимы при выпревании, весной приходится пересевать. Ослабленные растения медленно растут, конуса роста слабо дифференцируются, растения плохо выколашиваются, образуют мелкий колос и дают низкий урожай зерна; побеги весеннего образования в отсутствие температуры яровизации (0—5°) совсем не выколашиваются.

В полевых опытах при осеннем посеве яровизированных семян некоторые авторы наблюдали снижение устойчивости озимых к различным зимним неблагоприятным условиям. Это обусловлено тем, что уже со всходов осенью такие растения могли завершать фотопериодическую и термопериодическую индукции при температуре выше 10°, после чего у них усиливался рост и начиналась дифференциация конуса нарастания — 3-й и 4-й этапы репродуктивного органогенеза, когда растения слабо закаливаются и более чувствительны к морозу. Но в практике такого не бывает, так как высевают только неяровизированные семена. При всех сроках посева в августе-сентябре в Нечерноземной зоне озимые завершают яровизацию к началу зимы, однако последующая отрицательная температура останавливает рост растений, кроме того, отсутствуют условия для фотопериодической и термопериодической (температурной) индукций. Поэтому конусы нарастания не дифференцируются и озимые сохраняют закалку и высокую устойчивость к различным неблагоприятным условиям.

В какой мере устойчивость озимых к выпреванию связана с морфогенезом — ростом и дифференциацией конуса нарастания?

В литературе [Куперман, Моисейчик, 1977; и др.] имеются указания на то, что озимая пшеница при выпревании погибает вследствие отмирания конуса нарастания растений, который в течение зимы сильно растет, образует до 10 листовых валиков и более (недифференцированный рост), оставаясь на 1-м и 2-м этапах органогенеза, т. е. в фазе вегетативного органогенеза. В наших опытах с озимой пшеницей сорта Мироновская-808, проведенных при разном режиме выращивания в контролируемых условиях фитотрона, никогда не наблюдался сильный недифференцированный рост конуса нарастания. Например, у неяровизированных растений через 2 мес выпревания при отмирании почти всех листьев конус нарастания оставался живым и лишь немного увеличивался в размерах, образовав 2—3 листовых валика, т. е. находился в фазе вегетативного органогенеза (рис. 13).

В другом опыте были использованы яровизированные растения, образовавшие зачатки колоса, т. е. находившиеся на 3-м и 4-м этапах репродуктивного органогенеза. У таких растений после трехмесячного выпревания конус

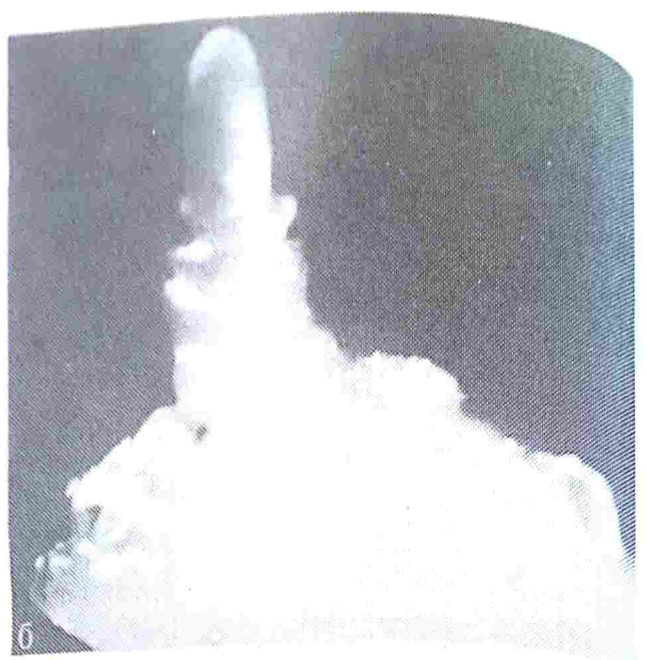
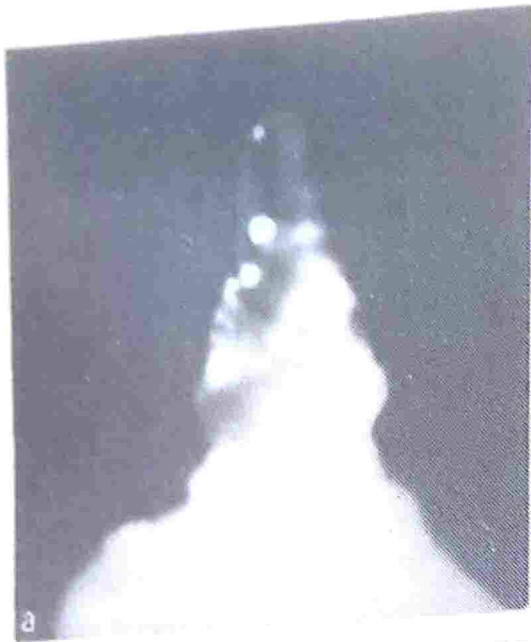


Рис. 13. Состояние конуса нарастания незакаленной озимой пшеницы Мироновская-808

*а* — перед выпреванием (в фазе кущения). Фото 3 мая 1979 г.; *б* — через 2 мес выпревания, после отмирания всех листьев. Фото 30 июня 1979 г.

нарастания сохранился живым, а растения, поставленные затем в оранжерею для отращивания, нормально выколосились.

Приведенные факты подтверждают, что при выпревании гибель озимых начинается с листьев, а последними отмирают узлы кущения, конусы нарастания и корни. Поэтому определение состояния растений и оценку сортов при выпревании следует проводить по состоянию листьев.

Как известно, в природных условиях при критической отрицательной температуре ( $-18 \div -20^\circ$ ) в зоне узла кущения первыми отмирают на главном побеге конусы нарастания. Поэтому оценку состояния озимых при зимовке определяют по состоянию и жизнеспособности конусов.

Иногда при отмирании почти всех листьев, но сохранении узла кущения и части боковых конусов нарастания побеги весной отрастают, но они являются менее продуктивными. А. И. Золотарев [1977] в опытах с удалением части листьев ржи установил следующие зависимости (табл. 6).

Как видно, при гибели всех листьев и весеннем отрастании части побегов число зерен в колосьях уменьшалось, они были более мелкие, что и снизило урожай почти в 3 раза. При отмирании 50 % листьев урожай снижался главным образом за счет уменьшения продуктивных стеблей.

Таким образом, в условиях выпревания, какие часто складываются в Нечерноземной зоне, устойчивость озимой пшеницы не связана с процессами репродуктивного развития растений. Даже при сверхраннем посеве, когда листья, побеги и конусы нарастания увеличиваются, яровизация завершается лишь к началу зимы, низкие температуры и слабый свет тормозят дифференциацию конуса нарастания. У таких растений при выпревании отмирают лишь нижние и средние листья на всех побегах, что приводит к гибели растения.

Следует отметить, что морозостойкость является частью полигенных свойств «озимости» и зимостойкости, неодинаковых у различных культур и сортов. Озимость — это наследственное приспособительное свойство

Таблица 6

Зависимость продуктивности растений ржи от наличия живых листьев и продуктивных побегов

Количество отмерших листьев, %	Количество продуктивных стеблей, шт./м <sup>2</sup>	Число зерен в колосе	Вес зерна с одного колоса, г	Урожай зерна	
				ц/га	%
0	414	26,2	0,99	26,1	100
50	301	25,5	0,90	19,0	76,2
100	214	20,9	0,55	10,1	38,7

Таблица 7

Влияние азотного питания и обработки ИУК на устойчивость растений озимой пшеницы к выпреванию (учет через 5 дней после выпревания — при отращивании и в колошении)

Вариант	Выпревание 3 мес		Выпревание 4 мес	
	Количество живых растений, %	Из них с колошением, %	Количество живых растений, %	Из них с колошением, %
Контроль (без удобрений)	100	95	47	22
Внесение одной дозы азота перед посевом	Сохранились единичные экземпляры		Нет	Нет
Внесение одной дозы азота перед выпреванием	33,4	13	»	»
Внесение одной дозы азота + ИУК перед выпреванием	28,7	13	»	»
Внесение одной дозы азота через 2 мес выпревания	91,1	84,4	30	5
Внесение двух доз азота через 2 мес выпревания	97,7	97,3	35	15

потребности растений в холоде для реализации всего генома в онтогенезе (включая формирование зерна), а зимостойкость — лишь часть этого свойства, выражающаяся в наличии у растений адаптивного свойства — закалки и ее сохранения; яровизационная индукция связана с озимостью. Устойчивость озимых к физиологическому выпреванию и вымоканию не относится к свойству «озимости», но связана с экологическим приспособлением (закалкой и др.).

**Влияние минерального питания и других приемов на устойчивость растений к выпреванию.** Выше было показано, что активный рост растений зимой снижает их устойчивость к выпреванию. Отсюда возникла необходимость изучения влияния различных приемов на рост растений. С этой целью были проведены опыты с минеральным питанием растений, с обработкой их индолилуксусной кислотой (ИУК), препаратом ТУР и др.

В вегетационных опытах на супесчаных почвах азот в разных дозах вносился перед выпреванием и в процессе его. За одну дозу азота приняли 1 г 35 %-ной соли  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  на 1 кг почвы; ИУК вносили в почву в виде раствора концентрацией 100 мг/л по 200 мл на сосуд.

Как видно из табл. 7 и рис. 14, после трехмесячного выпревания и тем более после четырехмесячного почти все растения погибли в варианте с вне-



Рис. 14. Влияние азотного питания и индолилуксусной кислоты (ИУК) на устойчивость закаленной озимой пшеницы к выпреванию (выпревание 98 сут. Фото 18 октября 1978 г.)

1 — контроль, без удобрений; 2 — одна доза азота внесена перед выпреванием; 3 — одна доза азота + ИУК внесена перед выпреванием; 4 — одна доза азота внесена в середине выпревания (через 2 мес)

сением одной дозы азота перед посевом, усилившего рост растений. При внесении одной дозы азота непосредственно перед выпреванием влияние его было слабее: после трехмесячного выпревания сохранилось 33,4 % растений, а в контроле — 100 %; после четырехмесячного выпревания растения погибли полностью, а в контроле сохранилось только 47 %. Добавление к азоту ИУК усилило рост растений и несколько ослабило их устойчивость. Внесение азота через 2 мес выпревания оказало слабое влияние.

Аналогичные явления наблюдаются в полевых условиях при повышенном азотном питании растений, особенно при раннем посеве, усиливающем рост растений (израстание), снижающем их устойчивость к выпреванию и к другим неблагоприятным условиям зимовки. В таких условиях в растениях накапливается меньше сахаров, поэтому они слабо закаливаются [Тиунов и др., 1969]. Влияние азота на содержание сахаров наблюдалось и в наших опытах. По данным К. И. Саранина и В. В. Оглезневой [1977], в период активного роста озимых осенью в растениях содержится много ауксинов и повышается активность инвертазы, в результате усиливается рост и расходование сахаров, что ослабляет растения.

Известно, что когда в полевых условиях при оптимальном сроке посева азот вносится на фоне фосфорно-калийных удобрений, то он не вызывает израстания озимых, не ухудшает их закалку, устойчивость и продуктивность.

Перерастание озимых вредно и после зимовки, поэтому весной такие посевы обрабатывают препаратом ТУР, кампозаном и др., что ограничивает рост растений, усиливает устойчивость к полеганию и повышает урожай зерна, особенно в условиях прохладной и влажной весенне-летней погоды,

Таблица 8

Влияние препарата ТУР на выживаемость закаленной озимой пшеницы при выпревании (% живых растений)

Вариант	Продолжительность выпревания, дни		
	67	100	127
Контроль (без обработки)	44	16	Погибли
Обработка за 2 нед. до выпревания перед закаливанием, на свету	100	48	»
Обработка перед выпреванием, растения сразу поставлены в темноту	56	32	»

когда растения сильно растут [Мединец, 1967; и др.]. На озимой пшенице уже выявлен значительный эффект препарата ТУР даже при обработке семян перед посевом. Так, показано, что предпосевная обработка семян растений сортов озимой пшеницы Мироновская-808, Ульяновка и др. 10 %-ным препаратом ТУР способствует углублению узла кущения, усиливает зимостойкость растений, повышает урожай зерна на 10—12 %. В последние годы установлено, что предпосевная обработка семян и затем растений озимых этим препаратом тормозит их рост в высоту, утолщает стебель, повышает интенсивность фотосинтеза, увеличивает содержание хлорофилла и сахаров [Задонцев и др., 1970; Петерсон, 1976; и др.]. Такое действие этого препарата может повысить устойчивость озимых к выпреванию.

Мы решили проверить эффективность отдельных физиологически активных ретардантов для повышения устойчивости озимых к выпреванию в зимний период. Семена замачивали в течение 3—5 мин в 2 %-ном растворе препарата ТУР или опрыскивали им растения в разные периоды до выпревания. Наблюдения за состоянием растений в вегетационном опыте показали, что контрольные растения (без обработки) сильнее росли во время выпревания (42 сут) и после него (через 17 дней), поэтому их высота (до верхушки листьев) была 42—45 см, а у обработанных растений — 25—27 см.

Как показал другой опыт, после 67-дневного выпревания сохранилось 100 % растений, обработанных ТУРОм на свету за 2 нед до выпревания перед закаливанием; они имели и более мощные корни. При обработке закаленных растений непосредственно перед выпреванием выжило 56 %, а без обработки — только 44 %. Как видно, обработка растений препаратом ТУР повысила их устойчивость к выпреванию (табл. 8). Они лучше отрастали и после 100 сут выпревания (рис. 15).

При этом наилучший эффект наблюдался в случае обработки растений на свету непосредственно перед закаливанием — за 2 нед до выпревания, вероятно, в связи с ограничением роста побегов и листьев в период закалики.

Затем изучалось влияние ТУРа на рост и устойчивость растений к выпреванию при их обработке за 2 нед до выпревания (табл. 9).

Через 2 нед после обработки растений к началу выпревания число листьев увеличилось, но они были короче, чем у контрольных растений. При этом выживаемость растений, листьев и побегов у обработанной



**Рис. 15.** Влияние хлорхолинхлорида (препарата ТУР) на устойчивость закаленной озимой пшеницы к выпреванию (выпревание 100 сут, отращивание с 2 октября. Фото 12 ноября 1974 г.)

1 — без обработки; 2 — обработка растений перед закаливанием за 2 нед до выпревания; 3 — обработка растений после закаливания — перед выпреванием

группы была выше, чем у контрольных. Аналогичные различия были в продуктивности растений (урожай зерна).

Определения содержания пластидных пигментов и сухого вещества в листьях показали, что через 2 нед после обработки растений ТУРОм содержание хлорофилла, каротиноидов и сухого вещества в листьях перед выпреванием возросло (табл. 10).

На 28-й день выпревания содержание пигментов (особенно хлорофилла) и сухого вещества, как обычно, снижалось, однако у обработанных растений оно осталось выше.

Нами был испытан также синтетический препарат картолин. Данные по обработке им озимой пшеницы путем опрыскивания растений (концентрация 20 мг/л) за 2 нед до выпревания приведены в табл. 11.

Как видно, картолин в концентрации 20 мг/л стимулировал рост растений перед выпреванием и повышал выживаемость их в процессе выпревания, усиливая рост и колошение после выпревания.

Следовательно, картолин оказал положительное влияние на ростовые и органообразовательные процессы. Несмотря на некоторое усиление роста растений перед выпреванием, устойчивость их повышалась. По-видимому, в темноте при 2° картолин стабилизировал состояние клеточных структур, прежде всего хлоропластов, аналогично действию цитокинина в темноте. В результате обработки ослабленных растений картолином (концентрация 30 и 40 мг/л) в 1-й день после окончания выпревания выживаемость их на 24-й день в контроле составила 60 %, а в опыте — 68 %; число живых

Таблица 9

Влияние препарата ТУР на рост отдельных органов и устойчивость озимой пшеницы к выпреванию (обработка растений за 2 нед до выпревания; выпревание 2 мес, учет после выпревания)

Показатель	Перед выпреванием		На 24-й день после выпревания	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Число листьев на 1 растение	7,5	9,0	13,4	16,3
Высота растений, см	26,5	21,1	32,6	29,5
Выживаемость растений, % к исходному перед выпреванием	—	—	53,3	62,2

Таблица 10

Влияние препарата ТУР на содержание пигментов (в мг/г сухой массы) и сухого вещества (в %) в живых листьях озимой пшеницы при выпревании

Пигмент	Перед выпреванием		На 28-й день после выпревания	
	без обработки	с обработкой	без обработки	с обработкой
Хлорофилл <i>a</i>	2,13	2,32	0,90	1,10
Хлорофилл <i>b</i>	1,60	1,62	0,60	0,61
Каротиноиды	1,34	1,60	0,96	1,14
Сухое вещество	20,70	21,20	12,70	13,10

Таблица 11

Влияние картолина на рост и устойчивость озимой пшеницы при выпревании (обработка растений за 2 нед до выпревания; учет перед и после выпревания)

Показатель	Перед выпреванием		На 24-й день после выпревания	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Число листьев на 1 растение	7,5	8,0	13,4	14,0
Высота растений, см	26,5	27,4	32,6	35,0
Выживаемость растений, % к исходному перед выпреванием	—	—	53,3	68,7
Колошение растений, % к сохранившимся после выпревания	—	—	66,7	75,5

листьев на 1 растение было 10,3 и 16,4 шт., а живых побегов — 3,7 и 5,5 шт. соответственно. При повышенной концентрации картолина (60 мг/л) наблюдалось уже торможение роста растений, образования листьев и побегов, снижение выживаемости.

Таким образом, усиление ростовых процессов перед выпреванием с помощью повышенного азотного питания снижает последующую устойчивость озимой пшеницы к выпреванию. Торможение роста растений после обработки препаратом ТУР повышает их устойчивость, а опрыскивание картолином после выпревания усиливает рост и повышает выживание.

\* \* \*

На основании проведенных исследований можно заключить, что в процессе роста озимых устойчивость их к физиологическому выпреванию значительно изменяется. Усиление роста растений как перед выпреванием,

так и в период его в значительной мере снижает их устойчивость: особенно резко это проявляется при усиленном азотном питании, вызывающем перерастание растений.

Незакаленные растения погибали после 50—60 дней выпревания при отмирании 45—50 % массы живой ткани, а закаленные — через 3—4 мес при сохранении 35—40 % живой ткани. Первыми отмирают нижние старые листья, а последними — узлы кущения с конусами нарастания и корнями.

Обработка озимой пшеницы ретардантами (препаратом ТУР) за 2 нед до выпревания замедляет рост растений до и в процессе выпревания, что повышает их устойчивость. Такое ограничение роста растений, по-видимому, обуславливает «экономное» расходование ассимилятов. Возможно, что препарат ТУР играет какую-то роль в стабилизации пластид и пигментов.

По динамике отмирания живой ткани и учету числа живых листьев можно оценивать состояние растений в процессе выпревания и, вероятно, устойчивость сортов.

Устойчивость озимых к выпреванию мало связана с процессом репродуктивного развития растений, а от яровизации совсем не зависит. В природных условиях Нечерноземья яровизация растений завершается до наступления зимы, однако в последующий период при температуре ниже 4—5° рост конуса нарастания замедляется и он не дифференцируется, оставаясь на 2-м и 3-м этапах вегетативного органогенеза даже при сверхраннем посеве озимых. Поэтому устойчивость растений к выпреванию зависит лишь от степени их истощения.

### ДИНАМИКА СОДЕРЖАНИЯ САХАРОВ В РАСТЕНИЯХ ПРИ ВЫПРЕВАНИИ

Значение сахаров, накапливающихся в растениях озимых при осенней закалке, в повышении устойчивости этих культур к зимним неблагоприятным условиям общеизвестно. В процессе закалки одновременно изменяется метаболизм других соединений, состояние и функции внутриклеточных структур. Эти изменения в растениях происходят под влиянием различных внешних условий, а также приемов агротехники — минерального питания, различного увлажнения, разных сроков посева и др.

При наступлении осеннего короткого дня у озимых злаков, клевера и других длиннодневных растений рост сильно замедляется («ростовой фотопериодизм»). Это связано с накоплением ингибиторов роста при одновременном снижении стимуляторов (ауксинов); наступающее затем понижение температуры до 0—2° еще в большей мере тормозит рост растений. В связи с этим расход ассимилятов на рост и дыхание снижается, в то время как фотосинтез продолжается. В результате создается положительный баланс накопления защитных веществ, особенно сахаров. В этом отношении показательны так называемые двуручки: сорта пшеницы, ячменя, люцерны, тимофеевки и др. Не обладая озимостью, они тем не менее очень хорошо зимуют благодаря тому, что на осеннем коротком дне и при пониженной температуре задерживают рост и накапливают много сахаров [Кружилин, 1963, 1977; и др.].

Закалка растений повышает устойчивость озимых и к вымоканию [Стефановский, 1965; и др.] в случае осенне-зимнего переувлажнения почвы. И. И. Туманов [1940] установил, что в процессе выпревания озимой

пшеницы и ржи под глубоким снегом происходит значительный расход сахаров, т. е. наступает углеводное истощение растений и голодание. При этом закаленные растения с повышенным содержанием сахаров более устойчивы к выпреванию. Наши исследования в контролируемых условиях фитотрона показали, что уже с первых дней выпревания в живых тканях растений снижается содержание сахаров, особенно быстро у незакаленных (табл. 12), а при снижении уровня до 3—5 % растения погибали.

Однако при различной влажности воздуха и почвы этот процесс происходит неодинаково. При низкой влажности воздуха в камере (60—70 %) содержание сахаров в растениях всегда выше, чем в растениях при высокой влажности воздуха (90—95 %), вероятно, вследствие более активного роста и дыхания последних. Ко времени гибели растений содержание сахаров в живых тканях снизилось в несколько раз. В начале выпревания происходило резкое снижение содержания дисахаридов и одновременное увеличение количества моносахаридов, возможно, за счет распада дисахаридов и олигосахаридов. В последующие сроки содержание моносахаридов также снижается, но медленнее, чем дисахаридов, вероятно, пополнившись за счет распада последних.

Проведенные нами определения содержания сахаров в растениях различных сортов озимой ржи в процессе выпревания в контролируемых условиях фитотрона показали следующее (табл. 13).

После закалки и в первый месяц выпревания содержание сахаров в растениях сорта Белта более высокое, чем сорта Вятка-2, а затем оно стало одинаковым у обоих сортов. Однако выживаемость была слабее у сорта Белта. Это указывает на пониженную устойчивость этого сорта к истощению. Следует также отметить, что закаленные растения частично выжили после 4 мес выпревания, даже при уменьшении содержания сахаров в них до 4,9—5,6 %, в то время как незакаленные даже при 5,4—6,3 % не отрастали после двухмесячного выпревания.

Наши наблюдения также показали, что на последней стадии в условиях высокой влажности воздуха, когда, по-видимому, происходит разрушение клеточных стенок, быстро возрастает содержание гемицеллюлозы, вероятно, за счет распада клетчатки. При пониженной влажности воздуха, когда клеточные оболочки и ткани растений не разрушаются, а лишь высыхают, содержание гемицеллюлозы было низким.

Значение сахаров для устойчивости озимых к выпреванию показано нами в опытах с подкормкой растений сахарозой во время выпревания во влажной камере. С этой целью через 40 и 63 дня после начала выпревания часть растений вынимали из почвы, отмывали осторожно корни и переносили в колбы с 12 %-ной сахарозой, а также с дистиллированной водой (контроль). Колбы с растениями оставляли в этой же камере при 1—2° в темноте в течение 12 сут. Затем растения опять пересаживали в почву и оставляли в этой же камере. Через 17 и 32 дня после окончания подкормки растения помещали в благоприятные для роста условия. Наблюдения показали, что к концу подкормки содержание сахаров в растениях увеличивалось в 2—3 раза, благодаря чему устойчивость их в условиях выпревания повысилась, в то время как без подкормки содержание сахаров в растениях продолжало снижаться и они погибли раньше (табл. 14).

Однако положительное действие подкормки растений сахарозой проявлялось лишь до тех пор, пока они сохраняли способность к регенерации.

Таблица 12

Динамика дисахаридов и моносахаридов (в % на сухую массу по Бьерри) в закаленных растениях озимой пшеницы при выпревании (вегетационный опыт)

Время определения	В листьях		В узлах кущения	
	дисахариды	моносахариды	дисахариды	моносахариды
Перед закалкой	14,0	1,0	11,3	—
После закалки	30,0	2,4	23,2	0,3
Выпревание, мес				
1	12,1	6,7	11,7	5,4
2	11,1	4,2	10,2	3,0
3	8,1	2,4	3,1	1,5
4	1,8	1,1	2,6	0,1

Таблица 13

Изменение содержания сахаров (в % на сухую массу) в растениях озимой ржи при выпревании

Время определения	Сорт Белта		Сорт Вятка-2	
	закаленные	без закалки	закаленные	без закалки
Перед закалкой	6,4	6,4	7,2	7,2
Перед выпреванием	29,3	12,2	28,8	9,8
Выпревание				
50 дней	18,8	6,7	15,0	6,4
68 »	13,2	6,3 *	13,5	5,4 *
91 »	6,0	Погибли	6,0	Погибли
124 »	4,9	»	5,6	»
Выживаемость растений после 124 дней выпревания, %	17	»	30	»

\* Растения не отрастали.

Таблица 14

Состояние растений озимой пшеницы при выпревании и содержание сахаров в них после подкормки 12%-ной сахарозой (вегетационный опыт)

Вариант	Содержание сахаров, % на сухую массу			
	перед подкормкой	в конце подкормки (на 12-й день)	выпревание 17 дней после подкормки	выпревание 32 дня после подкормки
	Подкормка через 40 дней выпревания			
Без закалки и подкормки	3,74	3,20	1,74	Растения погибли
Без закалки, но с подкормкой	3,74	9,03	2,99	Сохранилось 40% растений
	Подкормка через 63 дня выпревания			
Без закалки и подкормки	2,34	2,2	Растения погибли	Растения погибли
Без закалки, но с подкормкой	2,34	6,8	То же	То же
Закалка без подкормки	6,80	3,9	»	»
Закалка и подкормка	6,80	12,8	2,7	1,8 Растения вскоре погибли

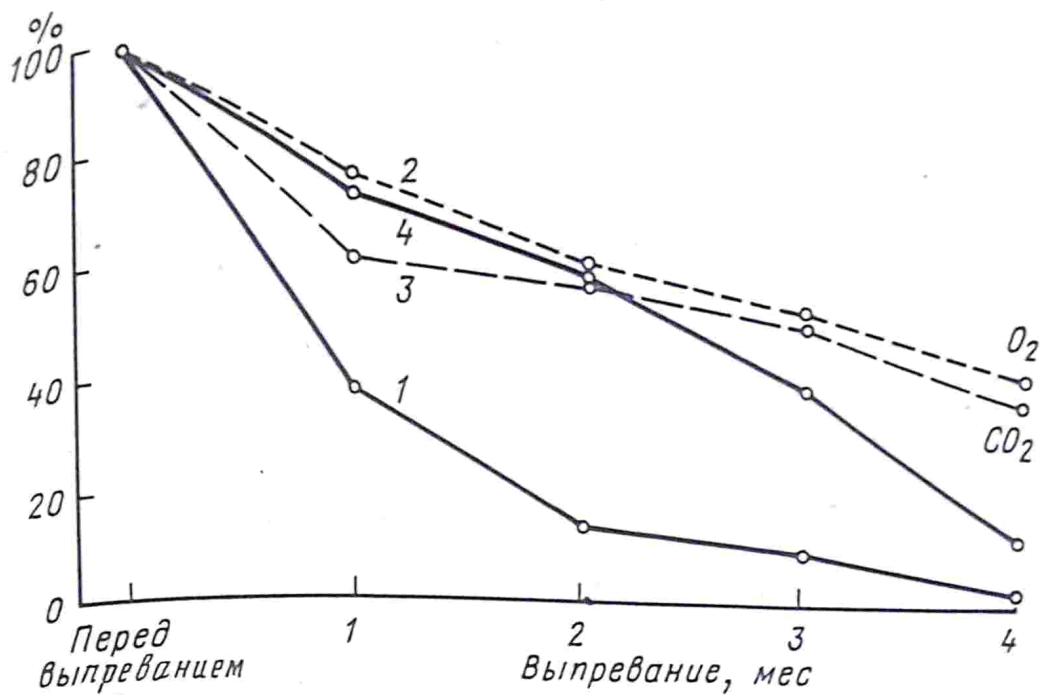


Рис. 16. Изменение содержания сахаров и хлорофилла и интенсивности дыхания озимой пшеницы в процессе выпревания (в % к исходному) (почвенная культура, 1974 г., выпревание 4 мес)

1 — сумма хлорофиллов; 2 — поглощение O<sub>2</sub>; 3 — выделение CO<sub>2</sub>; 4 — сахара

Например, после 40 дней выпревания незакаленные растения реагировали положительно на подкормку и погибли только через 32 дня, а после 63-дневного выпревания подкормка не повлияла на выживаемость, и растения погибли уже через 17 дней. Следовательно, этот опыт также подтвердил важную роль углеводного голодания и гибели озимых при выпревании.

Аналогичные результаты получены в опытах в стерильных условиях. Содержание сахаров в период закалки значительно возрастало, особенно при подкормке сахарозой. При этом даже в корнях сахаров накапливалось почти столько же, сколько и в листьях, затем содержание их уменьшалось быстрее у неподкормленных (см. рис. 12). Гибель растений наблюдалась при снижении содержания сахаров до 4—6 %.

Как отмечалось выше, темпы потери сухого вещества и пигментов у закаленных растений, особенно с подкормкой сахарозой, были медленнее, чем у незакаленных растений.

Сравнение снижения содержания хлорофилла и сахаров показало, что между ними обнаруживается прямая связь (рис. 16). С уменьшением содержания сахаров снижается содержание хлорофилла и интенсивность дыхания. Повышение содержания сахаров в закаленных растениях, по-видимому, усиливает устойчивость пластид и хлорофилла (стабилизирует их), а при недостатке сахаров у незакаленных растений хлорофилл разрушается быстрее. При отращивании растений также было видно, что незакаленные, но подкормленные сахарозой, как и закаленные, были более устойчивы к выпреванию.

Таким образом, для повышения устойчивости озимых к выпреванию очень важно накопление сахаров в растениях при закалке. Значение их в различных природных условиях неодинаково: у растений северо-восточного района Нечерноземья накопление сахаров более важно для усиления устойчивости надземных органов, а в условиях переувлажнения оно необходимо для повышения устойчивости и корневой системы.

Таблица 15

Влияние условий зимовки на динамику сахаров в растениях озимой ржи сорта Вятка-2 в условиях Кировской области

Показатель	1972/73 г. Мерзлая почва под глубоким снегом		1973/74 г. Талая почва под глубоким снегом	
	декабрь	март	декабрь	март
Содержание сахаров, % на сухое вещество	33,8	23,0	23,1	8,1
Сахара, % к исходному	100	62,1	100	35,0

По данным Г. В. Мезенцевой и К. П. Веселовой [1974], в полевых условиях Кировской области на опытном поле Научно-исследовательского института сельского хозяйства Северо-Востока под глубоким снегом наблюдались изменения в содержании сахаров в растениях озимой ржи сорта Вятка-2 в отдельные годы (табл. 15). В зиму 1972/73 г. осенние условия благоприятствовали накоплению сахаров в растениях; почва под снегом оставалась мерзлой, растения не росли, находились в состоянии вынужденного покоя, поэтому расходовали сахара очень медленно; с декабря по март содержание их снизилось лишь на одну треть (с 100 до 62 % в относительных величинах).

В условиях 1973/74 г. осенью растения накопили мало сахаров и плохо закалились, а на талой почве под глубоким снегом растения отличались более активным дыханием и росли, поэтому относительное содержание сахаров к марту у них снизилось в 3 раза — с 100 до 35 % — и достигло 8 % на сухую массу, а в апреле снизилось до критического уровня (3—5 %). В марте 1973 г. сахаров оставалось 23 % на сухую массу, т. е. в 3 раза больше, чем в марте 1974 г. В результате в 1973 г. рожь перезимовала лучше и дала более высокий урожай, чем в 1974 г.

По наблюдениям Г. В. Мезенцевой, в 1974/75 г. толщина снегового покрова была небольшой (10—20 см) и почва под ним промерзла, перезимовали озимые нормально. В растениях местных сортов ржи Вятка-2, Звездочка и Кировская тетра, а также озимой пшеницы сорта Ульяновка осенью содержалось 23—26 % сахаров и к весне снизилось до 4,2—5,4 % (т. е. в 5 раз). Все сорта перезимовали на 96—97 %, т. е. они мало отличались между собой по выживаемости. Зима 1975/76 г. (как и 1973/74 г.) была неблагоприятной для зимовки озимых: высота снежного покрова в ноябре достигала 20—25 см, в декабре — 40—50 см, в январе — марте — 70—80 см, а почва под ним в течение зимы сохранялась талой. К тому же растения всех сортов ржи осенью накопили мало сахаров (13,5—15,5 % на сухую массу), а к весне их содержалось лишь 1,1—1,8 %, т. е. снизилось более чем в 9 раз; в растениях пшеницы 'Ульяновка' сахаров накопилось 29 %, но к весне их количество также резко снизилось. В этих условиях сорта ржи резко дифференцировались по устойчивости: сорт Вятка-2 сохранился на 59 %, а другие сорта — лишь на 34—38 %; пшеницы 'Ульяновка' сохранилась на 70,2 %. При этом интересно отметить, что в растениях сорта Вятка-2 содержание сахаров снизилось к весне в 15 раз — до 1,1 %, а у сорта Кировская тетра снизилось лишь в 7 раз, осталось 1,8 %. Однако последний перезимовал гораздо хуже (табл. 16). Следовательно, устойчивость сортов

Таблица 16

Динамика содержания сахаров (в % на сухую массу) в растениях и устойчивость к перезимовке сортов озимых в условиях Кировской области (Научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока) (данные Г. В. Мезенцевой)

Показатель	Рожь Вятка-2			Рожь Звездочка	
	1973/74 г.	1974/75 г.	1975/76 г.	1973/74 г.	1974/75 г.
Содержание сахаров					
осенью	23,1	26,1	15,2	24,8	25,4
весной	2,2	4,6	1,1	1,0	4,8
Перезимовка растений, %	69,4	96,3	59,0	56,8	96,6

Примечание. Глубина снежного покрова: в 1973/74 г. — в ноябре более 25 см, почва талая, в декабре более 50 см, в январе—марте более 70—80 см; в 1974/75 г. — в ноябре 5—14 см, в январе—феврале 10—25 см, затем 40—50 см; в 1975—76 г. — в ноябре 20—25 см (как в 1973/74 г.), в декабре 40—50 см, в январе—марте до 70—80 см.

Таблица 16 (продолжение)

Показатель	Рожь звездочка	Рожь Кировская тетра		Пшеница сорта Ульяновка	
	1975/76 г.	1974/75 г.	1975/76 г.	1974/75 г.	1975/76 г.
Содержание сахаров					
осенью	15,3	22,9	13,5	24,4	29,0
весной	1,5	5,4	1,8	4,2	1,6
Перезимовка растений, %	37,7	95,3	33,6	97,0	70,2

определяется не только содержанием сахаров и их динамикой, но и другими свойствами клеток.

Н. В. Алексеева [1972] наблюдала аналогичные изменения динамики содержания сахаров у озимых в условиях Свердловской области, где глубокий снег обычно лежит также около 5 мес (с конца октября до начала апреля). В полевых опытах с озимой пшеницей сорта Ульяновка и озимой рожью сорта Вятка-2 получены следующие результаты: под глубоким снегом при температуре 0—3° происходило значительное снижение в растениях содержания сахаров, особенно у озимой пшеницы, т. е. происходило истощение растений — физиологическое выпревание; уже в середине зимы (в январе) содержание сахаров уменьшилось в 1,5—2 раза. В этих условиях рожь оказалась более устойчивой. По данным этого автора, наибольшая коррелятивная связь устойчивости растений в период зимовки наблюдалась с содержанием дисахаридов и олигосахаридов (коэффициент корреляции  $r = 0,80$ ), которые составляют до 70—80 % от суммы всех сахаров. При этом в растениях ржи моносахаридов содержалось меньше, чем пшеницы, а ди- и олигосахаридов — больше.

Сахарам принадлежит важная роль в повышении устойчивости озимых также и в условиях переувлажнения почвы в связи с выпреванием. Высокое содержание их в растениях перед затоплением на свету стимули-

рует дыхание, синтез белка и ростовые процессы и тем усиливает устойчивость озимых к последующим неблагоприятным условиям. Это особенно важно для корневой системы, способность которой к поглощению и усвоению веществ, в частности азота, при недостатке кислорода резко снижается. В этих условиях сахара, поступающие из листьев в корни, повышают поглощение и ассимиляцию из почвы растворимых азотистых соединений.

Е. Д. Остаплюком и др. [1975] и Е. К. Белецкой [1979] установлено, что после 8-дневного затопления озимой пшеницы Мироновская-808 при нормальных внешних условиях осенью в узлах кущения содержание растворимых углеводов снизилось в 1,5 раза (с 22,6 до 15,9 %), а у ржи сорта Деснянка-2 — почти в 3 раза (с 18,2 до 6,3 %). Дыхание в узлах кущения также снижалось. По данным этих авторов, а также И. А. Стефановского [1965] и др., рожь быстрее расходует сахара и поэтому менее устойчива к затоплению, чем пшеница.

Переувлажнение почвы и тем более затопление ее весной особенно вредны для ослабленных и истощенных растений после зимовки. М. В. Ткачевым [1971] на сортах ржи показано, что при увеличении срока затопления растений водой в полевых условиях содержание дисахаридов в листьях и узлах кущения быстро и резко снижается; содержание моносахаридов изменяется слабо, а в первые дни даже несколько возрастает. Через 5 дней затопления содержание суммы сахаров в узлах кущения снижается в 1,5 раза, а через 10 дней оно уменьшается в 2—2,5 раза, особенно у неморозостойкого сорта Сангасте в сравнении с сортом Вятка-2. Аналогичные результаты получены нами в опытах с озимой пшеницей в вегетационных опытах с переувлажнением почвы при выпревании. Таким образом, снижение содержания сахаров при затоплении осенью сильно ослабляет растения, что особенно вредно перед зимовкой в условиях выпревания.

В производственных условиях обычно принимаются меры к выращиванию с осени хорошо развитых растений при помощи предпосевного минерального питания и других агротехнических приемов. Выше было показано, что поскольку истощение растений зимой связано с непрекращающимися во время выпревания ростом и дыханием, то продолжение роста осенью полезно лишь до определенного предела, а затем его следует замедлить и приостановить регулированием питания (особенно азотного и фосфорного) и обработкой растений ретардантами. При внесении азотных удобрений в предзимний период (в октябре—ноябре), а также в условиях осеннего переувлажнения и затопления почвы устойчивость озимых возрастает. Однако в случае повышенного азотного питания в ранне-осенний период (в сентябре) чрезмерно усиливается рост озимых, расходуются сахара, что ослабляет закалку и последующую устойчивость растений к неблагоприятным условиям в зимний период — к выпреванию, морозу и др.

Результаты наших наблюдений за изменением содержания сахаров в растениях озимой пшеницы (фаза кущения) при различном минеральном питании приведены в табл. 17.

Повышенное питание растений азотом в период всходов до выпревания, усилившее их рост, обусловило меньшее накопление сахаров, слабую закалку и устойчивость пшеницы к выпреванию. Дополнительное внесение фосфора немного улучшило состояние растений. Так, при внесении азота перед посевом, усилившего рост закаленных растений, через 3 мес выпревания сохранилось только 5 % растений, а без удобрений — более 90 %.

Таблица 17

Влияние минерального питания на содержание сахаров в растениях озимой пшеницы при выпревании (в % на сухую массу)

Вариант	Срок анализа		
	перед выпреванием	через 2,5 мес выпревания	в конце выпревания (4 мес)
Контроль (без удобрения)	22,3	15,0	4,5
Одна доза 35%-ной соли $\text{NH}_4\text{NO}_3$ перед посевом	14,5	11,9	3,5
Одна доза 35%-ной соли $\text{NH}_4\text{NO}_3$ и одна доза 18%-ной соли $\text{NaH}_2\text{PO}_4 + 2\text{H}_2\text{O}$ перед посевом	19,1	12,1	3,6

Таким образом, изучение динамики сахаров показало, что содержание их в растениях озимых культур при выпревании резко снижается, и когда доходит до уровня 3—5 %, то растения погибают. Гибель растений связана с расходом сахаров на дыхание и ростовые процессы. Закаленные растения содержат сахаров больше и более устойчивы к выпреванию. Следовательно, сахарам принадлежит важная роль в устойчивости озимых к выпреванию, как и в устойчивости к морозам, хотя их физиологическая роль при этом неодинакова: при выпревании они важны как источник энергии, а при морозах — главным образом для защиты от последствий образования в тканях льда. По динамике содержания сахаров в растениях можно прогнозировать состояние озимых в зимне-весенний период и их устойчивость к выпреванию.

### ИЗМЕНЕНИЕ СОДЕРЖАНИЯ БЕЛКОВ И АМИНОКИСЛОТ

И. И. Туманов предположил, что после расходования сахаров вторая фаза выпревания озимых связана с распадом белков. Однако этот вопрос менее изучен и беден экспериментальными материалами.

В ранних работах Ф. Я. Механика и Д. А. Голицинского [1939] в полевых условиях в Белоруссии показано, что под глубоким снегом до 100 см и температуре под ним 0—1° к концу зимы в растениях значительно снизилось содержание белкового азота, а небелкового — увеличилось, что указывало на распад белка (табл. 18).

Наши наблюдения за динамикой азота в закаленных растениях показали, что уже в течение первого месяца выпревания в узлах кущения и особенно в листьях содержание белкового азота резко снижается, а небелкового азота возрастает (рис. 17).

В параллельных навесках тех же проб определяли содержание белка по Лоури после осаждения трихлоруксусной кислотой и промыванием осадка ацетоном (табл. 19).

После трехмесячного выпревания растений содержание белка в листьях снизилось с 9,2 до 5 %. В узлах кущения содержание белка заметно снизилось в первый месяц выпревания и оставалось затем на одном уровне.

В незакаленных растениях в первые 17 сут быстро снизилось содержание сахаров, а через месяц — и белков (рис. 18).

Таблица 18

Изменение содержания азота в листьях озимой пшеницы под глубоким снегом (в % на сухую массу)

Время наблюдений	Белковый азот		Небелковый азот	
	содержание	в % к исходному	содержание	в % к исходному
20 января	0,89	100	0,32	100
8 марта	0,90	100	0,30	100
5 апреля	0,76	84	0,39	122
22 апреля	0,61	68	0,53	166

Таблица 19

Содержание белка в закаленных растениях озимой пшеницы в период выпревания (в % на сухую массу за вычетом сахаров)

Продолжительность выпревания, мес	Листья	Узлы кушения
Перед выпреванием	9,2 ± 0,1	6,1 ± 0,1
1	8,7 ± 0,3	5,6 ± 0,5
2	6,3 ± 0,3	5,7 ± 0,3
3	5,0 ± 0,1	5,7 ± 0,0

Таблица 20

Содержание суммы свободных аминокислот в закаленных растениях озимой пшеницы (в мг/г сухой массы за вычетом сахаров)

Продолжительность, мес	Листья	Узлы кушения
Перед выпреванием	2,03 ± 0,12	5,45 ± 0,38
1	2,43 ± 0,35	7,50 ± 0,75
2	4,37 ± 0,65	5,90 ± 0,35
3	6,16 ± 0,32	7,65 ± 0,35

Таким образом, по нашим данным, при выпревании озимой пшеницы изменения в содержании белкового и небелкового азота, а также белка наблюдается сразу после 1 мес выпревания: снижается содержание белка и белкового азота, возрастает содержание небелкового азота, что указывает на то, что нарушаются процессы азотного метаболизма и начинают развиваться процессы протеолиза белков.

Наши наблюдения за содержанием свободных аминокислот (табл. 20) показали, что содержание суммы свободных аминокислот в листьях неуклонно возрастало в течение 3 мес, в узлах кушения содержание аминокислот изменялось слабо.

Таким образом, содержание свободных аминокислот возрастало (в 2—3 раза) в листьях и мало изменялось в узлах кушения; общее содержание свободных аминокислот в узлах кушения было выше, чем в листьях.

Эти данные находятся в соответствии с состоянием растений: через 2,5—3 мес выпревания значительно снижалась выживаемость растений и их рост.

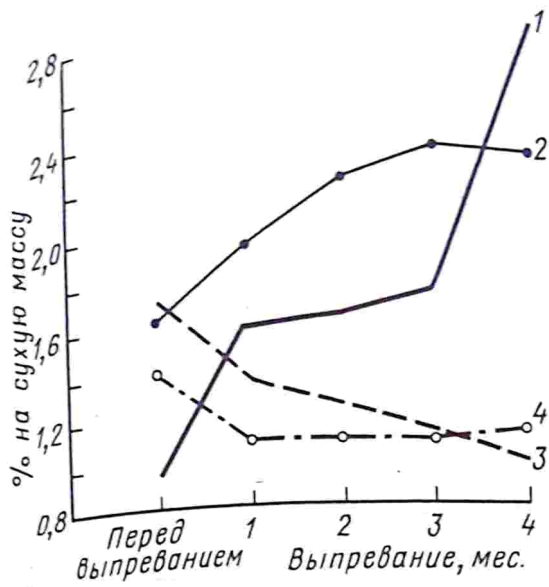


Рис. 17. Изменение содержания азота в закаленных растениях озимой пшеницы при выревании (в % на сухую массу) (почвенная культура, 1975 г., выревание 4 мес)

1 — небелковый азот в листьях; 2 — небелковый азот в узлах кушения; 3 — белковый азот в листьях; 4 — белковый азот в узлах кушения

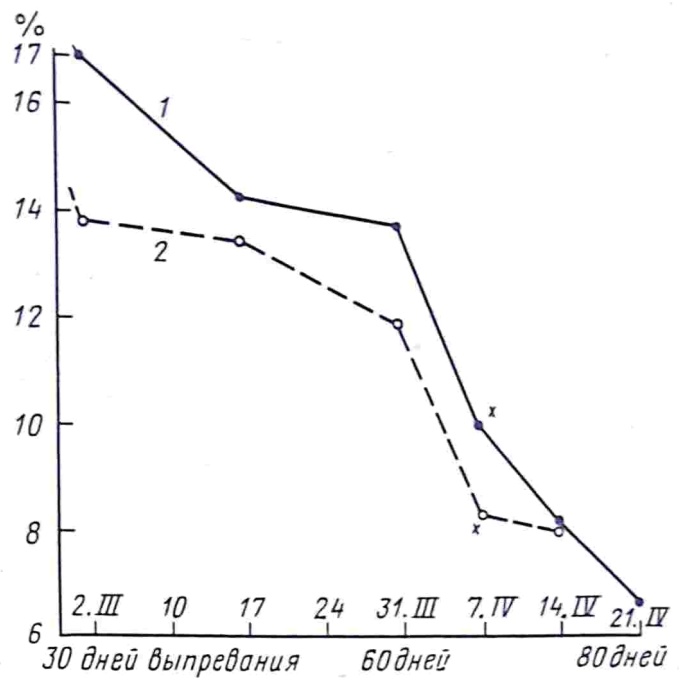


Рис. 18. Содержание белков и сахаров в листьях растений незакаленной озимой пшеницы при выревании (в % на сухую массу) (почвенная культура, 1974 г., выревание 80 сут)

1 — сахара, 2 — белки; x — срок отмирания

Проведенные наблюдения за составом свободных аминокислот показали, что в процессе выревания в листьях возрастало содержание аспарагиновой кислоты и аргинина (табл. 21). Содержание пролина, аланина, лейцина и лизина снижалось. Накапливался аммиак.

В узлах кушения содержалось больше всего аспарагиновой кислоты, количество которой во время выревания увеличивалось, а также росло содержание аргинина и гистидина. Содержание глутаминовой кислоты, пролина, аланина, лейцина снижалось.

Наблюдения за изменением содержания отдельных аминокислот показали, что при протеолизе накапливались аминокислоты. В процессе выревания в листьях и узлах кушения накапливался аммиак. Например, в узлах кушения перед выреванием его содержание составляло 2,7 мг% на сухую массу, а через 2—3 мес оно увеличилось до 3,6—3,7 мг% на сухую массу. Некоторые из аминокислот могут играть роль запасных, а также участвовать в обезвреживании аммиака, при соединении с которым они образуют амиды. Амиды (глутамин и аспарагин) играли также резервную роль, предохраняя от окисления дикарбоновые кислоты (рис. 19).

В результате дальнейшего окисления свободных аминокислот могут накапливаться органические кислоты. Если в первый период выревания озимых они могут образоваться из сахаров, то при продолжительном истощении, когда сахара уже почти израсходованы, накопление органических кислот может быть следствием окисления аминокислот.

Наши наблюдения показали, что в листьях озимой пшеницы после 2 мес выревания накапливались аконитовая и яблочная кислоты, через 3 мес —

Таблица 21  
Изменение содержания свободных аминокислот в закаленных растениях в процессе выпревания (в мг % на сухую массу)

Аминокислота	Листья				Узлы кущения			
	Перед выпреванием	Срок выпревания (месяц) и результаты учета			Перед выпреванием	Срок выпревания (месяц) и результаты учета		
		1	2	3		1	2	3
Гистидин	7,1	5,6	16,7	20,8	3,3	7,6	15,1	18,6
Аргинин	28,6	9,5	32,6	18,0	21,0	42,9	64,2	66,6
Аспарагиновая кислота	79,2	89,3	228,8	296,2	75,4	122,6	87,5	288,5
Глутаминовая кислота	67,3	25,8	39,3	66,0	101,7	67,7	67,0	65,1
Пролин	37,6	18,8	11,4	13,8	122,0	70,1	23,8	12,7
Аланин	47,4	Следы	Следы	14,2	43,4	33,6	0	23,2
Лейцин	38,7	»	»	9,1	35,0	34,6	7,9	24,1
Лизин	29,4	»	»	6,2	22,3	15,2	34,2	21,3

щавелевая, аконитовая, яблочная и фумаровая, а через 4 мес обнаруживалось большое количество щавелевой, аконитовой, фумаровой кислот, присутствовала также и яблочная (рис. 20). Образование указанных кислот может быть связано с окислением аспарагиновой, глутаминовой и других аминокислот. В узлах кущения накопление и изменения органических кислот в ходе выпревания были менее значительными, чем в листьях.

Таким образом, наши наблюдения подтвердили гипотезу И. И. Туманова о возможном изменении азотного метаболизма в растениях озимых при выпревании, о распаде белка и накоплении легкорастворимых азотистых соединений. Однако убыль сахаров и распад белка следуют не строго последовательно друг за другом, а почти параллельно. Наибольшие изменения происходят в течение первого месяца выпревания. Этиоляция и гибель листьев влияют на общий баланс белков.

Азотный метаболизм затрагивает изменения белков, белков-ферментов и цитокинина, а также структуру клеток и ее органелл. В первый месяц выпревания наблюдается быстрое уменьшение содержания хлорофилла, разрушаются хлоропласты, цитоплазма, в которых содержится много белков и аминокислот.

Данные ряда авторов, приведенные А. Л. Курсановым [1976], показывают, что хлоропласты содержат 33—55 % белка на сухую массу, 20—30 % липидов, 9 % хлорофилла и 4,5 % каротиноидов. Глутаминовая кислота составляет  $\frac{2}{3}$  суммы свободных аминокислот,  $\frac{1}{4}$  принадлежит аспарагиновой кислоте.

В последние годы в устойчивости растений к неблагоприятным факторам отводится положительная роль накоплению в растениях пролина. По нашим наблюдениям, на свету при закалке содержание свободного пролина увеличивалось. При выпревании в первые 2 мес оно снижалось, особенно в узлах кущения (рис. 21).

Н. А. Агафонов и др. [1975] при утрате растениями озимых закалки наблюдали снижение содержания пролина.

По данным Е. К. Белецкой [1979], при затоплении в условиях нормаль-

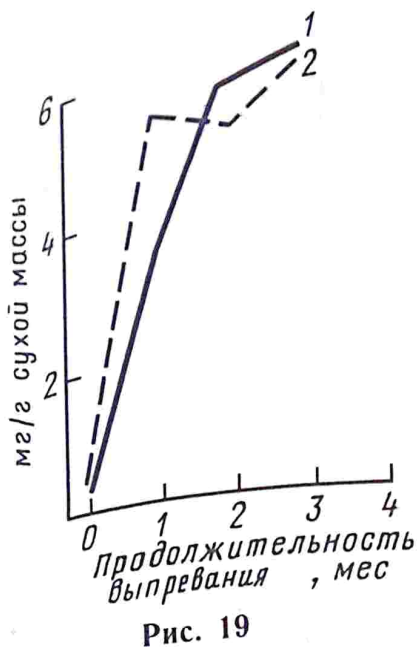


Рис. 19

Рис. 19. Содержание свободных амидов в растениях озимой пшеницы в процессе выпревания (в мг/г сухой массы) (почвенная культура, 1975 г., выпревание 3 мес)

1 — аспарагин; 2 — глутамин

Рис. 20. Изменение содержания органических кислот в растениях озимой пшеницы при выпревании (почвенная культура, 1975 г., выпревание 4 мес)

1 — щавелевая; 2 — винная; 3 — лимонная; 4 — яблочная; 5 — янтарная; 6 — аконитовая; 7 — фумаровая кислоты

Рис. 21. Изменение содержания пролина в растениях озимой пшеницы при выпревании (в мг %) (почвенная культура, 1975 г., выпревание 4 мес)

1 — свободный пролин в листьях; 2 — в узлах кушения; 3 — сумма свободного и связанного пролина в узлах кушения

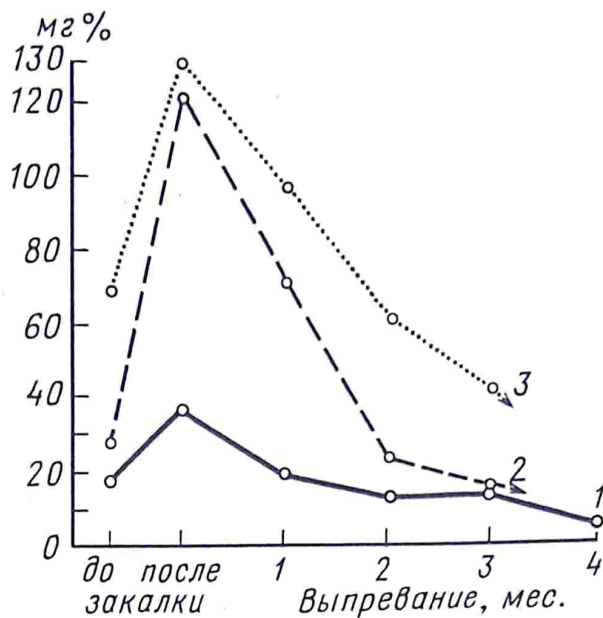


Рис. 21

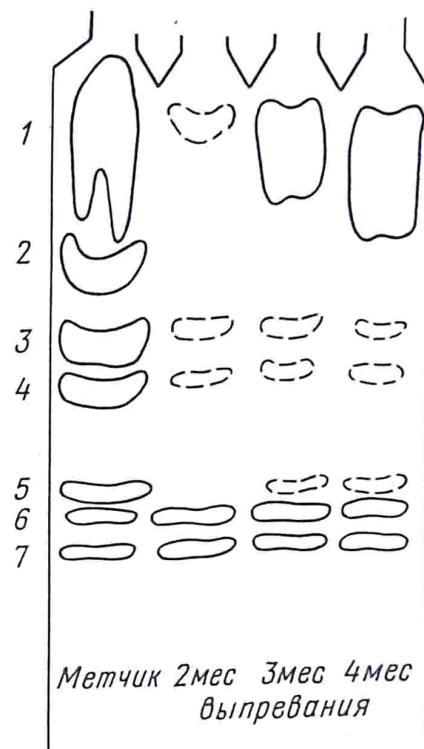


Рис. 20

ной температуры и освещении весной в узлах кушения озимой пшеницы и ржи снижалось содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот, немало увеличивалось количество аланина, а содержание гамма-аминомасляной кислоты возрастало в 2—3 раза. Содержание пролина у пшеницы снижалось с 167 до 134 мг%, а у ржи — с 297 до 136 мг%, т. е. в 2 раза. В проростках озимой пшеницы при трехдневном затоплении, нормальной температуре и освещении содержание пролина возрастало в 3 раза (с 7,7 до 25,5 мг%), вероятно, за счет эндосперма; слабее увеличивалось содержание аспарагиновой и глутаминовой кислот.

На основании проведенных исследований и анализа литературных данных можно заключить, что в процессе выпревания в растениях озимых культур происходит распад белков, что видно по накоплению свободных аминокислот и небелкового азота, а также образованию аммиака, накопление которого в токсических дозах ускоряет гибель растений. При

сопоставлении этих изменений с аналогичной динамикой содержания сахаров видно, что снижение устойчивости озимых в процессе выпревания обуславливается углеводно-белковым истощением (физиологическое выпревание).

## ДЫХАНИЕ РАСТЕНИЙ

Дыхание является одним из основных свойств проявления жизни растений, которое отражает состояние организма и происходящие в нем изменения под влиянием внешних и внутренних факторов, а также при адаптации его к новым условиям существования.

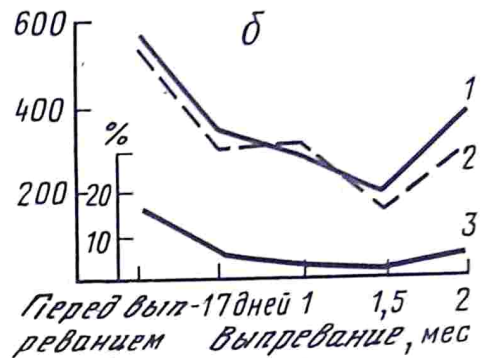
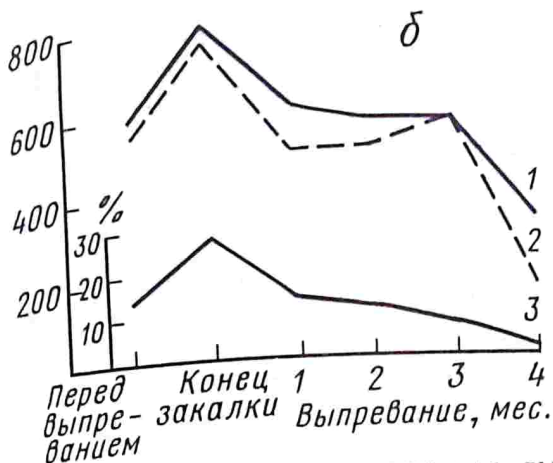
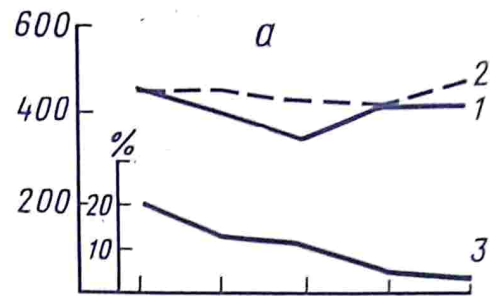
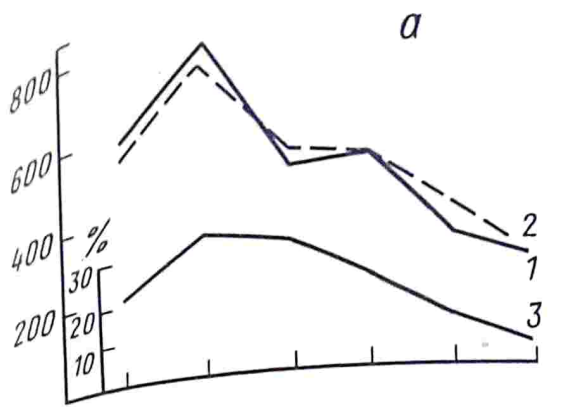
Еще в ранних работах было показано, что при старении, пожелтении и этиоляции листьев дыхание изменяется. Блэкман (цит. по: [Джеймс, 1956]) показал, что в процессе этиоляции листьев растений происходит смена дыхательного субстрата, что находится в соответствии с изменением интенсивности дыхания и отражается на величине дыхательного коэффициента. Исследования, проведенные с отделенными от растения листьями, дыхание которых происходило в темноте, подтвердили постепенную смену дыхательного материала во время истощения листьев (цит. по: [Джеймс, 1956]).

В наших опытах с выпреванием растения озимой пшеницы сорта Миrowsкая-808 выращивали в вегетационных сосудах с почвой при температуре 20°. В фазе кушения (4—5 листочков) их делили на 2 варианта: незакаленные растения и закаленные при 2° на свету. Затем обе группы растений помещали на выпревание.

Определение интенсивности дыхания вели при постоянном манометрическом давлении прямым методом Варбурга при 20° сразу после прекращения выпревания. Наблюдения показали, что интенсивность дыхания хорошо согласуется с изменением содержания сахаров, которые являются основным источником энергии АТФ.

На рис. 22 представлены данные по дыханию листьев и узлов кушения закаленных растений озимой пшеницы, после разных сроков выпревания сразу помещенных в аппарат Варбурга. Как видно, газообмен возрастает после закаливания. Поглощение  $O_2$  и выделение  $CO_2$  в узлах кушения и листьях сильно снижались после 1 мес выпревания и держались примерно на одном уровне в течение 1—2 мес выпревания, а затем снова резко снижались после 4 мес выпревания. Дыхательный коэффициент у закаленных растений был близок к единице; следовательно, дыхание происходило за счет использования сахаров, содержание которых постепенно уменьшалось. Интенсивность дыхания листьев незакаленных растений (рис. 23) в отличие от закаленных была ниже и падала уже на 17-й день выпревания, а через 2 мес наблюдалось некоторое ее повышение. В узлах кушения газообмен слабо изменялся. Дыхательный коэффициент в них был близок к 1, а в листьях через 1,5—2 мес выпревания равнялся 0,78—0,76, что указывает на смену субстрата (табл. 22).

Как видно (см. рис. 22, 23), изменения интенсивности дыхания согласуются с наблюдаемой потерей сахаров в листьях и узлах кушения во время выпревания. В течение 4 мес выпревания происходило значительное снижение содержания сахаров и дыхания в листьях и узлах кушения закаленных растений, и после 4 мес выпревания растения содержали всего 2—5 %



**Рис. 22.** Влияние выпревания на дыхание закаленных растений озимой пшеницы и содержание в них сахаров (почвенная культура, 1974 г., выпревание 4 мес)

*а* — узлы кушения; *б* — листья  
 1 — поглощение  $O_2$  (в мкл/ч на 1 г сырой массы); 2 — выделение  $CO_2$  (в мкл/ч на 1 г сырой массы); 3 — содержание сахаров (в % на сухую массу)

**Рис. 23.** Влияние выпревания на дыхание незакаленных растений озимой пшеницы и содержание в них сахаров (почвенная культура, 1974 г., выпревание 2 мес)

*а* — узлы кушения; *б* — листья  
 1 — поглощение  $O_2$  (в мкл/ч на 1 г сырой массы); 2 — выделение  $CO_2$  (в мкл/ч на 1 г сырой массы); 3 — содержание сахаров (в % на сухую массу)

сахаров на сухую массу. Еще сильнее снижалось содержание сахаров в листьях и узлах кушения незакаленных растений: уже через 1,5 мес их осталось 1,3 и 3,3 % соответственно.

В условиях выпревания может не только происходить истощение энергетического материала растений, но и изменяться характер использования энергии, когда дыхание становится энергетически непродуктивным и происходит разобщение процессов окисления и фосфорилирования.

Чрезмерное охлаждение вызывает разобщение процессов окислительного фосфорилирования и дыхания у теплолюбивых растений [Жолкевич, 1968; Генкель, Кушниренко, 1966; Семихатова, 1967].

Было показано, что при снижении температуры с 7—10 до 0° дыхание у растений ржи и пшеницы хотя и замедлялось, но окислительное фосфорилирование изменялось мало.

Для изучения этого процесса при выпревании нами был использован разобщающий агент 2,4-ДНФ. Для опытов использовали 2,4-ДНФ в концентрациях  $5 \cdot 10^{-4}$  и  $10^{-4}$  М. Контролем служили растения без обработки 2,4-ДНФ, но инфильтрированные водой (рис. 24).

Таблица 22

Изменение дыхательного коэффициента (ДК) у незакаленных растений озимой пшеницы после выпревания

Продолжительность выпревания	Листья				Узлы кушения			
	ДК	Нормированное отклонение		P	ДК	Нормированное отклонение		P
		станд.	факт.			станд.	факт.	
До выпревания 17 дней	0,97 ± 0,02	2,23	0,43	95	1,0 ± 0,03	2,57	0,56	95
	0,91 ± 0,08				1,13 ± 0,07			
1 мес	1,05 ± 0,06	2,36	1,00	95	1,20 ± 0,14	2,57	0,35	95
		3,36	4,58	99				
1,5 мес	0,78 ± 0,05	2,57	0,29	95	1,01 ± 0,07	2,31	2,71	95
2 мес	0,76 ± 0,03				1,13 ± 0,03		0,5	95

Как известно, усиление дыхания под влиянием 2,4-ДНФ указывает на сопряжение дыхания с фосфорилированием.

Наблюдения показали, что в листьях закаленных растений после 1, 2 и 3 мес выпревания 2,4-ДНФ усиливал дыхание (в сравнении с контролем), т. е. наблюдалось сопряжение процессов окисления и фосфорилирования, и, следовательно, дыхание было энергетически эффективным. После 4 мес выпревания дыхание в листьях резко падало и стимуляции его не было. В узлах кушения 2,4-ДНФ вызывал стимуляцию дыхания после 1 и 2 мес выпревания, а после 3—4 мес стимуляции дыхания не было. Следовательно, 2 мес дыхание было энергетически эффективным. Эти сроки совпадают со временем, когда в растениях при выпревании наблюдаются и другие изменения в обмене веществ, результаты изучения которых изложены в других разделах работы.

Таким образом, нами установлено, что в процессе выпревания озимых растений при продолжительном его действии происходит снижение интенсивности дыхания вследствие истощения дыхательного материала; только в течение 2—3 мес у закаленных растений сохраняется сопряжение процесса окисления с фосфорилированием.

На основании наших наблюдений нельзя утверждать, что в дальнейшем происходит разобщение этих процессов. Но из данных других авторов можно предположить, что происходит снижение выработки АТФ и изменение функциональных способностей самих митохондрий, что нарушает процессы обеспечения растений энергией [Титова, Зайцева, 1975; и др.].

Как уже было сказано, в условиях переувлажнения и тем более затопления почвы в осенне-зимний период, ухудшающих закалку растений и последующую их устойчивость к выпреванию и другим неблагоприятным факторам, вследствие недостатка кислорода дыхание также нарушается. Аналогичные данные получены и нами в лабораторных условиях. Исследования Е. К. Белецкой [1979] показали следующее: при 15—17° и 5-дневном затоплении почвы интенсивность дыхания узлов кушения озимой пшеницы Мироновская-808 снизилась с 375 до 213 мкл O<sub>2</sub>/г (на 43%), а у ржи сорта Деснянка-2 — с 394 до 190 мкл O<sub>2</sub>/г, т. е. в 2 раза. При температуре —1 ÷ —3° интенсивность дыхания узлов кушения снижалась слабее:

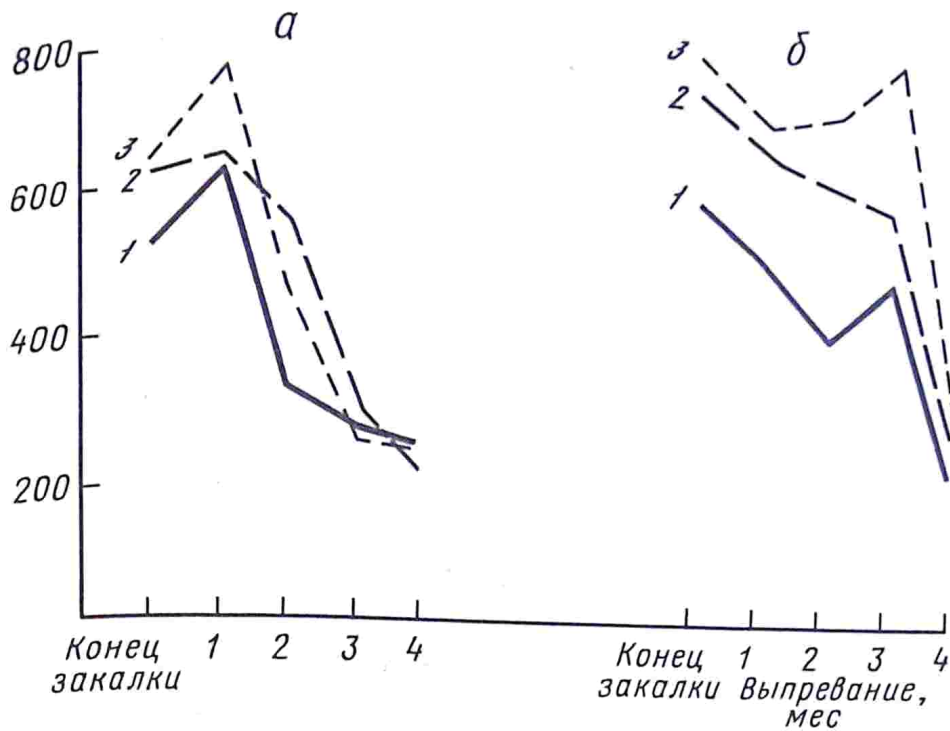


Рис. 24. Влияние динитрофенола (2,4-ДНФ) на дыхание закаленных растений озимой пшеницы в процессе выпревания (поглощение кислорода, мкл/ч на 1 г сырой массы). Выпревание 4 мес (1974 г.)

а — узлы кушения; б — листья  
 1 — инфильтрация воды, контроль; 2 — инфильтрация 2,4-ДНФ  $10^{-4}$  М; 3 — 2,4-ДНФ  $5 \cdot 10^{-4}$  М

у пшеницы — с 268 до 245 (на 9 %), а у ржи — с 285 до 233 мкл  $O_2$ /г (на 18 %). Более резкое снижение интенсивности дыхания в первом случае было связано с подавлением интенсивных ростовых процессов в этих условиях.

Как отмечает Е. К. Белецкая [1979], при усиленном расходе запасных углеводов из-за затопления растений и подавления аэробного дыхания возможен переход растений на анаэробный путь дыхания, который сопровождается значительным понижением энергетического уровня клеток, когда использование сахаров и выделяемой энергии находится в прямой зависимости от длительности анаэробного дыхания. В условиях затопления и малой аэрации снижаются интенсивность дыхания корней и поглощение ими ионов; при недостаточном поступлении ионов в растение дыхание также ослабевает [Veep, 1981]. Наиболее устойчивыми к переувлажнению почвы являются те культуры и сорта, у которых интенсивность дыхания листьев и корней низкая.

Таким образом, в процессе выпревания и истощения растений интенсивность дыхания озимых постепенно снижается, что находится в соответствии с уменьшением запасов энергетических веществ (сахаров и др.).

В условиях затопления почвы, нарушающего аэрацию корневой системы, дыхание озимых также значительно снижается. Такие растения менее устойчивы к выпреванию.

### СОСТОЯНИЕ ХЛОРОПЛАСТОВ И ПРОНИЦАЕМОСТЬ КЛЕТОК

В процессе выпревания растений быстро снижается содержание хлорофилла. Листья желтеют, затем буреют и, наконец, отмирают. Уже в начале выпревания — через 2—4 нед, когда листья еще сохраняют зеленую окраску, — начинаются изменения состояния внутриклеточных структур.

Наши наблюдения за состоянием клеток паренхимы листа, которые содержат хлоропласты, показали, что нормальные клетки перед выпреванием заполнены протоплазмой. В клетках много хлоропластов округлой формы. При плазмолизе в растворе КСl 1,5—2 М наблюдалось равномерное отхождение протопласта от стенок. Через 1 нед выпревания хлоропласты немного мельче, часто располагаются постенно, но плазмолиз проходит равномерно и протопласт имеет округлую форму, а через 2 нед у растений начинается этиоляция и в этиолированных участках листа происходят изменения. В зеленом и бледно-зеленом участках листа сохраняются прежняя структура и расположение хлоропластов, а в желтом — хлоропласты хотя и сохраняют зернистую структуру, но располагаются группами (рис. 25).

Через 3 нед выпревания хлоропласты в зеленом листе мельче. Наряду с расположением по всему объему цитоплазмы можно увидеть клетки, где хлоропласты располагаются постенно. При плазмолизе не все клетки плазмолизируются.

В желтых листьях хлоропласты скучены, они мелкие и изменили свою форму, но многие из клеток плазмолизируются.

Через месяц выпревания в желтых листьях наблюдаются изменения и клеток. Во многих клетках хлоропласты скучиваются и теряют зернистость. Многие из клеток не способны к плазмолизу.

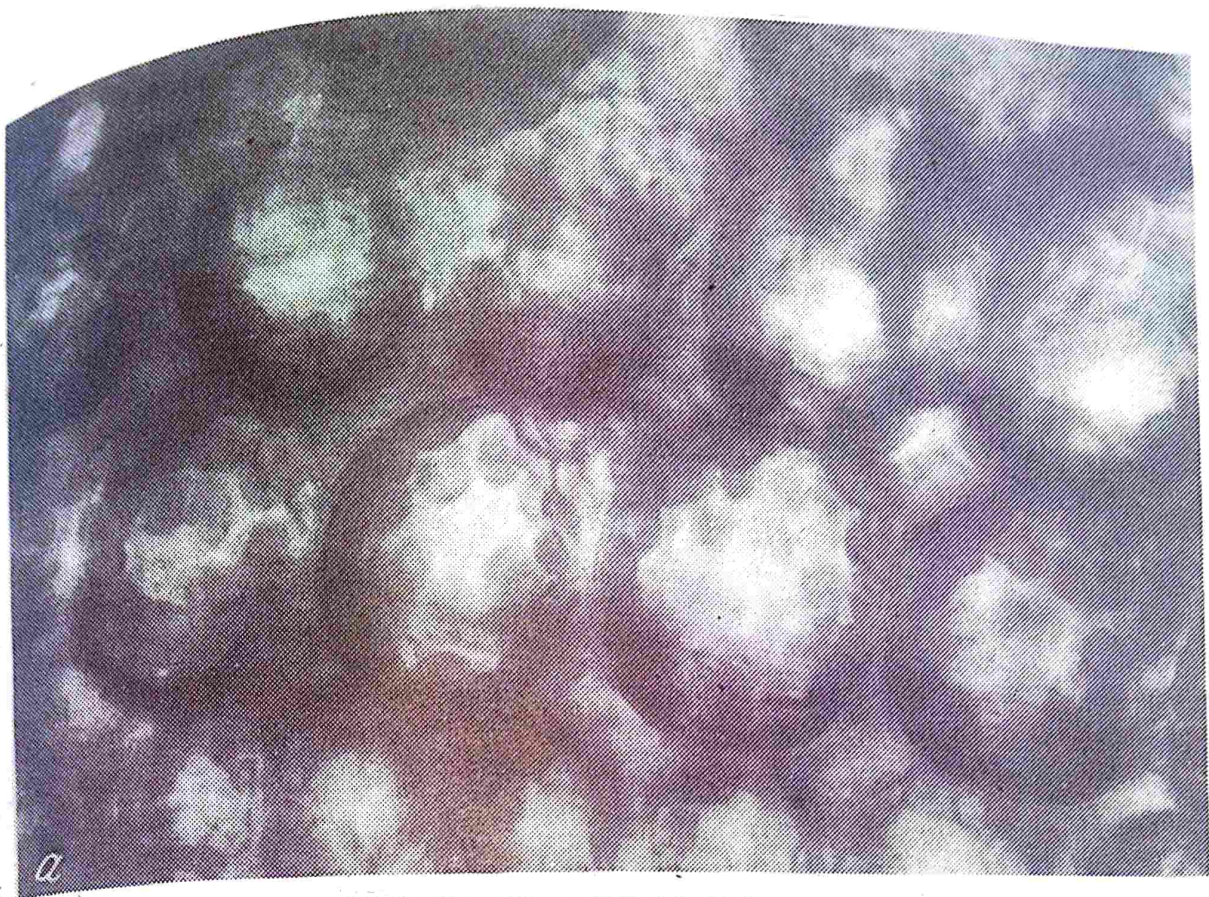
После 11 нед в зелено-желтом участке листа имеется еще много хлоропластов, но они плохо оконтурены. Плазмолиз у большинства клеток проходит плохо, часто неправильной формы. В желтых листьях хлоропласты скучены и производят впечатление слипшихся и поврежденных конгломератов. Через 3,5 мес выпревания остаются 2 желтых живых листа измененной трубчатой формы, которые имеют много клеток с разрушенными хлоропластами. Клетки плохо плазмолизируются.

Таким образом, первоначальное изменение расположения хлоропластов может быть связано с реакцией их на выпревание, но в дальнейшем при продолжающемся выпревании они повреждаются и разрушаются.

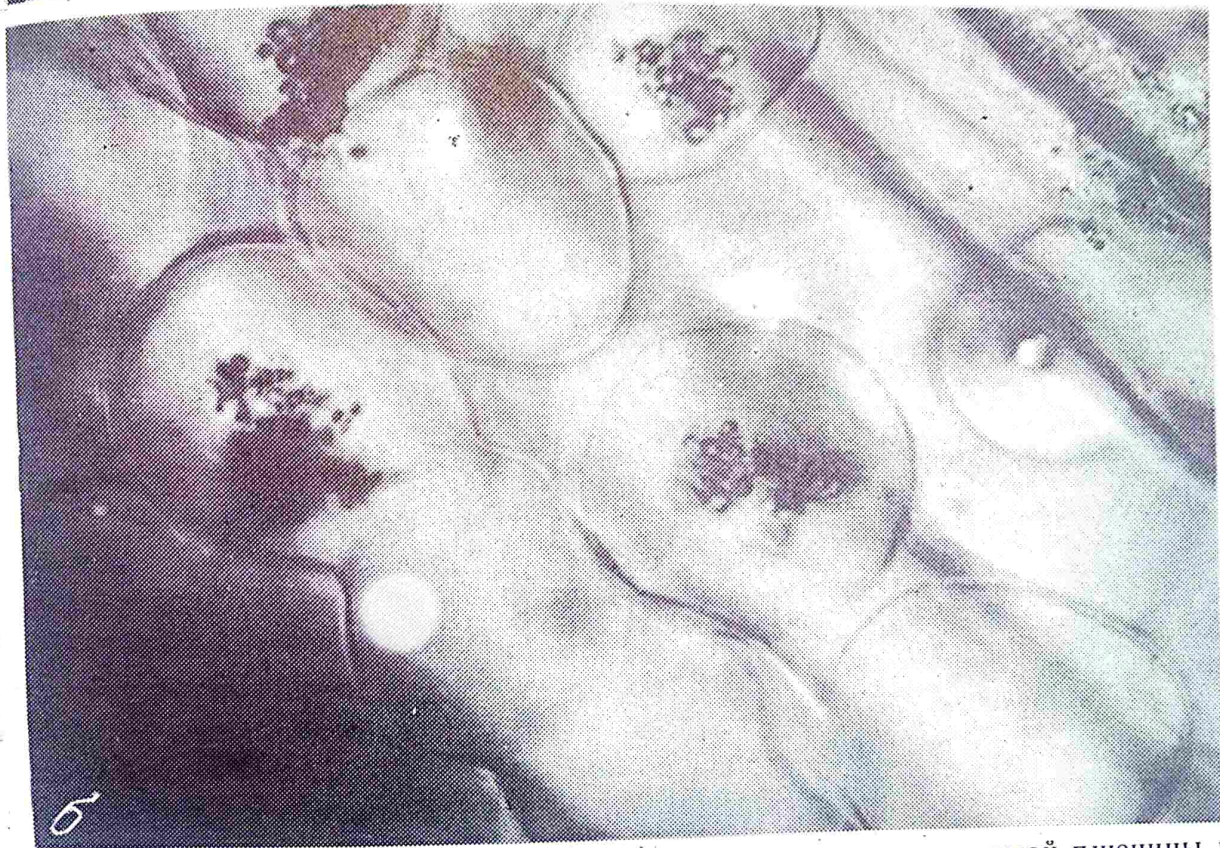
П. А. Генкель [1975] показал, что зимой хлоропласты скучиваются в центре клетки, а летом размещаются по ее объему.

В наших совместных опытах с Н. В. Астаховой показано, что перед выпреванием в нормальных условиях выращивания (свет и температура 20—25°) в листовой паренхиме пшеницы формируются хлоропласты гранального типа (рис. 26), что характерно для большинства высших растений. Они имеют удлиненно-овальную форму и располагаются вдоль антиклинальных стенок клеток. Внутри хлоропластов видны четко выраженные грани, состоящие из 7—8 тилакоидов, соединенных в непрерывную мембранную систему. В хлоропластах встречаются крахмальные зерна и пластоглобулы. После 1 мес пребывания растений при выпревании листья становятся светло-зелеными и одновременно происходят существенные изменения в структуре хлоропластов: нарушается непрерывность мембранной системы в результате исчезновения некоторых межгранных тилакоидов, наблюдается просветление отдельных участков стромы. Кроме этого, исчезают крахмальные зерна.

После двухмесячного выпревания истощенные листья имели уже желто-зеленый цвет. В структуре хлоропластов были отмечены дальнейшие суще-



*a*



*б*

**Рис. 25.** Изменение состояния хлоропластов в клетках листьев озимой пшеницы при выпревании. Увел.  $15 \times 40$  (Фото 27 декабря 1977 г.)

*a* — перед выпреванием, лист зеленый; *б* — выпревание 45 сут, лист желтый, живой

ственные изменения. В хлоропластах зеленой части листа сохраняются граны, происходит дальнейшее просветление стромы. В желтой части происходят глубокие нарушения структуры, выражающиеся в уменьшении тилакоидов, дальнейшем сокращении числа гран и появлении липидных капель. Обнаружены хлоропласты типа хромопластов, которые имеют

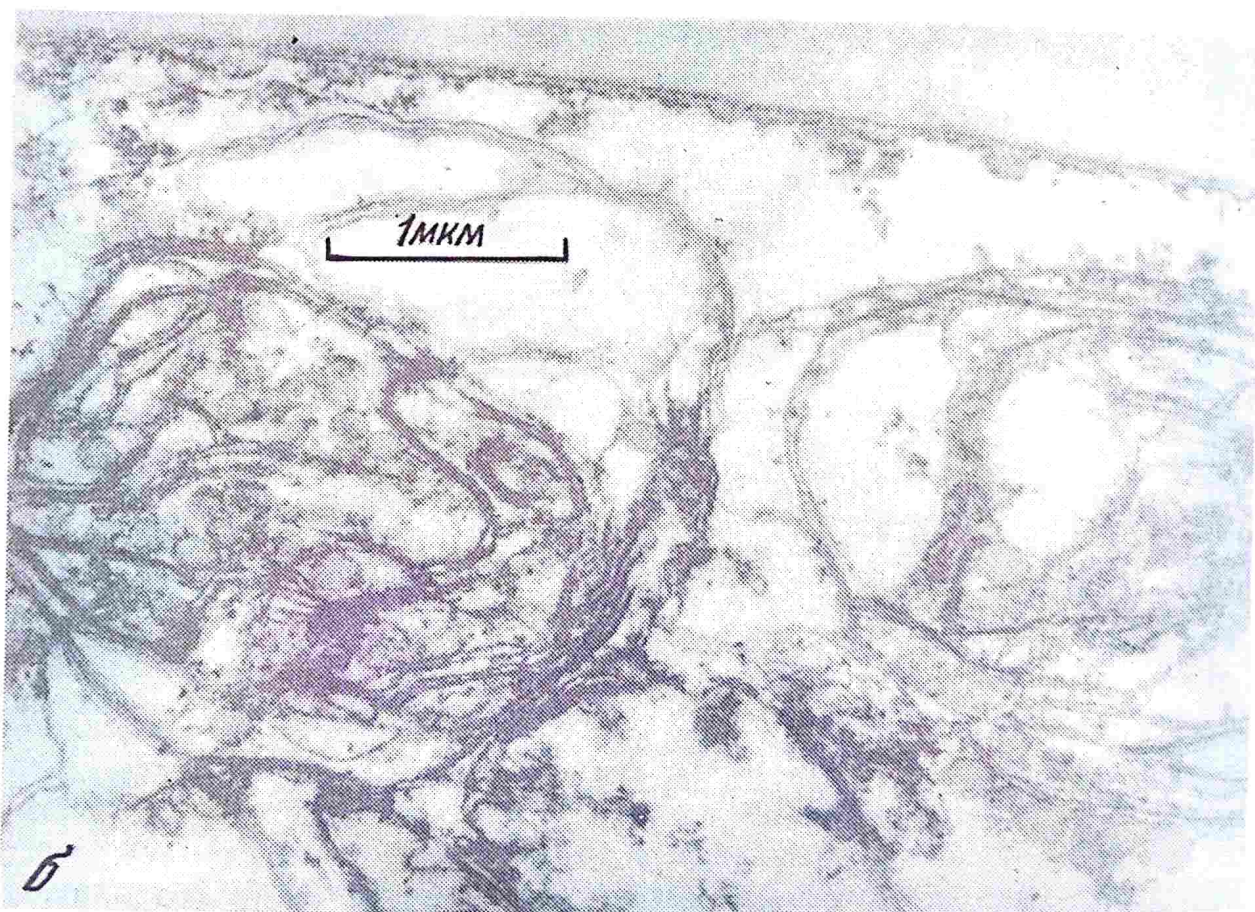
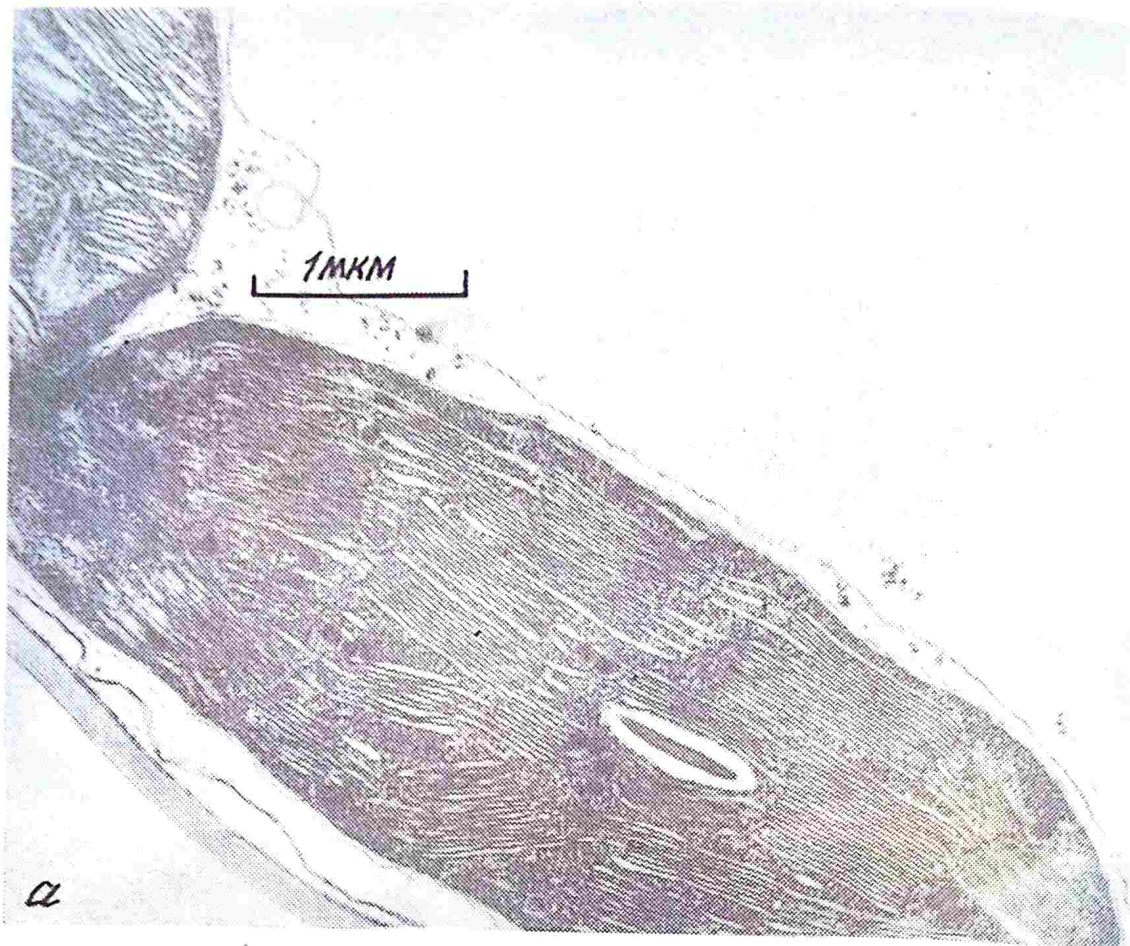


Рис. 26. Изменение состояния хлоропластов в листьях озимой пшеницы в процессе выпревания (1981 г.). Увел. 15 000

*a* — перед выпреванием, лист зеленый; *б* — выпревание 3 мес, лист желто-зеленый

округлую форму, рыхлую строю. Хромопласты пронизаны концентрическими замкнутыми тилакоидами с вкрапленными липидными каплями.

После трехмесячного выпревания происходило полное пожелтение растений. На рис. 26, б показан хлоропласт. Он отличается округлой формой, просветленной строю и большим количеством липидных капель. Все тело пронизано замкнутыми тилакоидами, грани отсутствуют. Многие хлоропласты имеют электронно-прозрачные участки. Эти изменения необратимы.

Однако и после трехмесячного истощения (выпревания) растения еще жили за счет функционирования узлов кущения и верхних живых листьев, в которых сохранились хлоропласты, способные вновь синтезировать хлорофилл при помещении растений на свет. Желтые живые листья на свету зеленели.

О. П. Осиповой и К. А. Нюткеевой [1974] показано, что под влиянием низких положительных температур изменяются свойства хлорофилла и его стойкость, что связано с липопротеидным комплексом мембран хлоропластов. Длительное действие низких температур снижает содержание хлорофилла *a* и вызывает изменения, приводящие к разрушению хлорофилла. У устойчивых сортов при нормальной температуре соотношение хлорофилла *a* и *b* восстанавливается, у неустойчивых сортов липопротеиновый компонент хлорофилла изменяется необратимо.

М. И. Рыбаковой и др. [1971] показано, что после зимовки изменялась ультраструктура хлоропластов поврежденных листьев озимой пшеницы и ржи, а в неповрежденных листьях она характеризовалась нормальным строением хлоропластов. В хлоропластах поврежденных листьев изменялись ламеллярные структуры, размеры стромы и гран, увеличивалась осмиофильность глобул.

В работах С. И. Лебедева и др. [1972] с листьями озимой пшеницы показано, что снижение интенсивности освещения с 10 000 до 1000—5000 эрг/см<sup>2</sup> в 1 с вызывало уменьшение размеров хлоропластов, угнетало развитие гран и ламелл.

Э. Ф. Шабельской и др. [1974] установлено, что в условиях полного затемнения при нормальной температуре деградация хлоропластов происходила за 4—5 дней, наблюдалось сучивание хлоропластов около ядра и уменьшались их размеры. В этиолированных листьях изменения затрагивали систему мембран тилакоидов, разрушались ламеллы, появлялись осмиофильные глобулы. Позже разрушались оболочки хлоропластов.

Аналогичные изменения ультраструктуры клеток наблюдаются при длительном затоплении почвы: грани становятся более мелкими, ламеллы разбухают, мембранные структуры деградируют [Miado, 1983].

Таким образом, на основании проведенных наблюдений и анализа литературных данных можно заключить, что при длительном выпревании в темноте разрушается фотосинтетический аппарат, наступают необратимые изменения хлоропластов и их мембран. Даже в случае возобновления нормальных условий в последующем (свет и тепло) такие растения неспособны отрастать. В этом и в истощении пластических веществ состоит причина гибели озимой пшеницы при выпревании. Закаленные растения благодаря повышенному содержанию в них сахаров и более длительному сохранению структур хлоропластов более устойчивы к выпреванию.

В устойчивости хлоропластов к неблагоприятным условиям большую

роль играют их мембраны и внутриклеточная среда. А. Л. Курсанов [1976] приводит данные ряда авторов о том, что сахара и аминокислоты, находящиеся на поверхности мембран органелл (хлоропластов и др.), хотя и не проникают в них, но повышают устойчивость мембран к неблагоприятным условиям. Хлоропласты взаимодействуют с цитоплазмой через примембранные вещества (сахара и др.). В темноте ферменты АТРаза, альдолаза, рибулезодифосфаткарбоксилаза и др. быстро теряют свою активность, а на свету снова активируются [Курсанов, 1976].

Как отмечалось выше, разрушение структуры хлоропластов у озимых наблюдается при сильном истощении растений и резком снижении содержания в них сахаров.

И. И. Туманов и Т. И. Трунова [1963] показали, что при 2° на свету при прохождении первой фазы закаливания в хлоропластах озимой пшеницы содержание сахаров значительно увеличивается (с 60 до 150 мг/г), что находится в соответствии с повышенной морозостойкостью растений. Следовательно, сахарам принадлежит важная роль в стабилизации и активности хлоропластов, что может быть важным и для повышения устойчивости растений при выпревании. Такую роль сахаров в стабилизации хлоропластов ранее показали и Ю. Г. Молотковский, И. М. Жесткова [1964]. Известно, что цитокинины стабилизируют состояние хлоропластов и хлорофилла даже в темноте [Кулаева, 1973; Петренко, Митрахович, 1981; и др.].

В устойчивости растений к неблагоприятным факторам большое значение отводится клеточным мембранам. В ряде работ было показано, что под воздействием низких температур происходит повреждение клеточных мембран, что и приводит к цепи последующих событий, вызывающих гибель растений.

Устойчивость теплолюбивых растений к низким положительным температурам зависит от структуры клеточных мембран, состава их липидов и жирных кислот.

При повреждении клеточных мембран происходит увеличение их проницаемости для воды, ионов, неэлектролитов, что служит очень чувствительным индикатором повреждений. При этом считается, что чем выше проницаемость клеточных мембран, тем больше их повреждение [Саляев, Чернышев, 1979; Кларксон, 1978; Воробьев, 1979; Захарин, 1979; Вахмистров, 1980; Яковлева, Молотковский, 1980; и др.].

Многие исследователи считают, что плазмалемма является одним из основных барьеров, управляющих обменом ионов между клеткой и средой. Ионы в клетке расположены в различных компартментах: цитоплазме, вакуоли, хлоропластах, митохондриях. Они находятся в свободной форме или связанной химически или электростатически с другими веществами. В стрессовых условиях могут изменяться типы связей и состояние ионов в клетке.

Методы определения состояния мембранных структур по вымыванию ионов и других веществ получили в настоящее время широкое распространение. В работах с теплолюбивыми растениями изучалось вымывание ионов в процессе хранения и повреждения их мембран при температурах 5—10° [Lieberman et al., 1958; Murato, Tatsumi, 1979; Zsoldos, 1975; Wright, Simon, 1973].

В процессе выпревания растений, находящихся в темноте, когда в них нарушается метаболизм и состояние ультраструктур (хлоропластов и др.)

Таблица 23

Изменение содержания ионов калия в незакаленных растениях озимой пшеницы во время выпревания (в мэкв/г сырой массы)

Показатель	Продолжительность выпревания, дни				
	Перед выпреванием	10	30	60	90
<b>Листья</b>					
Общее содержание	162,0 ± 3,28	158,74 ± 8,02	183,58 ± 4,83	213,7 ± 8,65	257,41 ± 12,6
Вымыто за 5 ч	4,32 ± 0,113	4,28 ± 0,08	2,93 ± 0,038	7,15 ± 0,19	9,33 ± 0,26
% от общего содержания	2,67	2,70	1,59	3,35	3,65
<b>Узлы кущения</b>					
Общее содержание	80,62 ± 2,83	65,18 ± 2,05	56,82 ± 2,5	77,0 ± 2,5	87,93 ± 4,0
Вымыто за 5 ч	6,74 ± 0,09	4,55 ± 0,051	5,26 ± 0,066	8,14 ± 0,162	11,82 ± 0,206
% от общего содержания	8,36	6,98	9,26	10,57	13,56

Таблица 24

Общее содержание ионов натрия в незакаленных растениях озимой пшеницы и вымывание их во время выпревания (в мэкв/г сырой массы)

Показатель	Продолжительность выпревания, дни				
	Перед выпреванием	10	30	60	90
<b>Листья</b>					
Общее содержание	6,82 ± 0,74	4,14 ± 0,06	3,62 ± 0,09	5,42 ± 0,65	11,28 ± 1,21
Вымыто за 5 ч	2,787 ± 0,076	2,792 ± 0,16	2,505 ± 0,12	4,29 ± 0,15	4,41 ± 0,17
% от общего содержания	40,87	67,44	69,17	79,20	38,10
<b>Узлы кущения</b>					
Общее содержание	0,983 ± 0,33	1,465 ± 0,41	1,538 ± 0,068	2,57 ± 0,38	6,42 ± 0,57
Вымыто за 5 ч	0,45 ± 0,02	1,403 ± 0,05	0,752 ± 0,013	2,03 ± 0,04	1,93 ± 0,06
% от общего содержания	45,78	95,77	48,89	70,03	30,06

можно ожидать увеличение проницаемости мембран. Предполагая, что наблюдения за выходом ионов из клеток позволят установить изменения состояния и проницаемости мембран, мы провели соответствующие исследования.

Растения озимой пшеницы сорта Мироновская-808 выращивали в вегетационных сосудах с почвой. Опытные растения закаливали и помещали в камеру для выпревания на 2—3 мес при 1—2°, в темноту с влажностью воздуха около 90 %. Из средней части листа брали отрезок ткани длиной 2—2,5 см и весом 35—40 мг, а из узла кущения использовали главный наиболее развитый побег, от которого брали отрезок весом 80—90 мг.

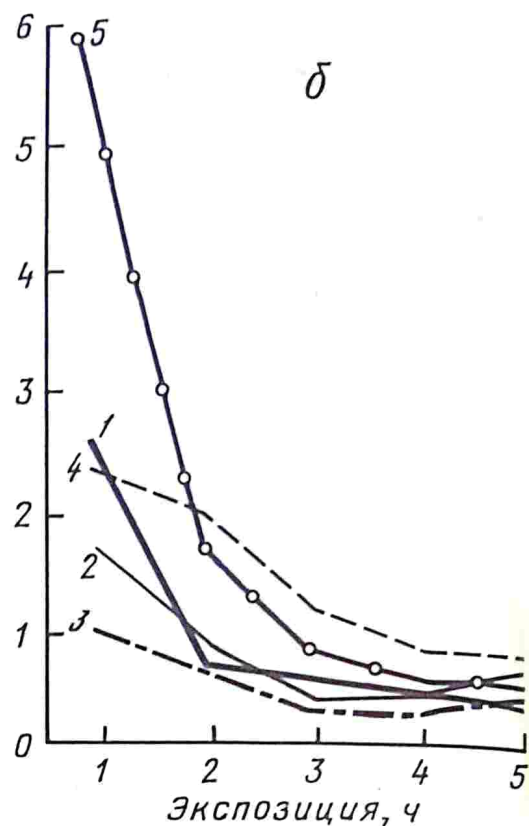
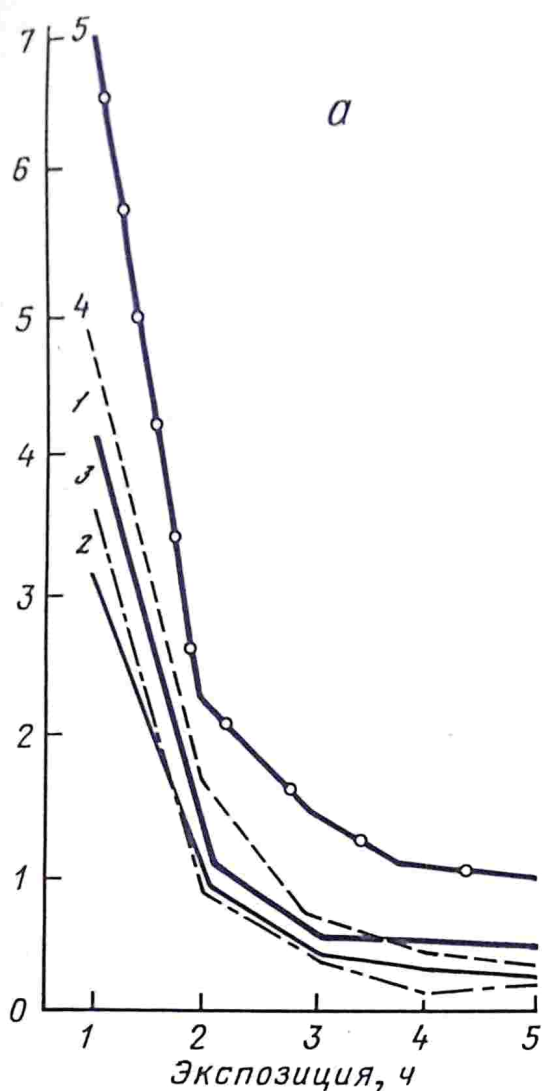


Рис. 27. Выход ионов калия из тканей растений озимой пшеницы в процессе выпревания (в мэкв/г сырой ткани) (экспозиция 5 ч, 1982 г., выпревание 90 сут)

а — узлы кущения; б — листья  
1 — контроль, перед выпреванием; 2 — 10 дней выпревания; 3 — 30 дней; 4 — 60 дней; 5 — 90 дней выпревания

Пробы обмывали дистиллированной водой и переносили в пенициллиновые склянки с 8—10 мл дистиллированной воды.

Повторность каждого опыта 3—4-кратная. Пробы экспонировали в той же камере в течение 5 ч, каждый час сливали воду из склянок и заливали новой порцией дистиллированной воды. Пробы брали до выпревания, а затем через 10, 30, 60 и 90 дней выпревания. Во время экспонирования пробы встряхивали. Суммарное содержание ионов калия и натрия определяли после фиксирования кипящей дистиллированной водой. В вытяжках определяли на пламенном фотометре содержание ионов калия и натрия.

Предварительными методическими наблюдениями было установлено, что из тканей здоровых растений озимой пшеницы в течение суток как на свету, так и в темноте при нормальной температуре выходит почти одинаковое количество ионов. При снижении температуры с 20 до 2° выход ионов резко снижается:

Данные (табл. 23) по общему содержанию (сумме) калия, а также по сумме вымытых ионов калия показали, что общее содержание ионов калия и их вымывание к концу выпревания увеличивается. После 10 дней

Таблица 25

## Вымывание ионов калия и натрия из листьев незакаленной озимой пшеницы

Время экспозиции, ч	2 мес выпревания			
	Зелено-желтый лист		Желтый лист	
	мэкв/г сырой ткани	% от общей суммы	мэкв/г сырой ткани	% от общей суммы
	<b>Калий</b>			
1	2,35 ± 0,39	1,09	18,11 ± 2,86	9,50
2	2,10 ± 0,20	0,98	6,30 ± 0,95	3,30
3	1,15 ± 0,09	0,54	3,50 ± 0,35	1,84
4	0,83 ± 0,11	0,39	3,34 ± 0,66	1,75
5	0,72 ± 0,18	0,34	1,78 ± 0,33	0,93
Вымыто за 5 ч	7,15 ± 0,19	3,34	33,03 ± 1,03	17,32
Исходное содержание (общая сумма)	213 ± 8,65	100	190,7 ± 3,23	100
	<b>Натрий</b>			
1	0,96 ± 0,24	17,71	2,91 ± 0,43	40,59
2	1,43 ± 0,26	26,39	1,52 ± 0,22	21,20
3	0,86 ± 0,11	15,87	0,72 ± 0,10	10,04
4	1,00 ± 0,06	18,45	0,86 ± 0,07	11,99
5	0,04 ± 0,003	0,79	0,16 ± 0,02	2,6
Вымыто за 5 ч	4,29 ± 0,15	79,2	6,17 ± 0,16	86,42
Общее содержание (общая сумма)	5,42 ± 0,65	100	7,17 ± 0,47	100

Таблица 25 (продолжение)

Время экспозиции, ч	3 мес выпревания			
	Зелено-желтый лист		Желтый лист	
	мэкв/г сырой ткани	% от общей суммы	мэкв/г сырой ткани	% от общей суммы
	<b>Калий</b>			
1	5,86 ± 0,76	2,28	15,68 ± 4,62	6,80
2	1,64 ± 0,18	0,64	5,15 ± 1,38	2,23
3	0,73 ± 0,13	0,30	2,78 ± 0,73	1,21
4	0,52 ± 0,08	0,20	1,60 ± 0,50	0,69
5	0,58 ± 0,15	0,23	1,54 ± 0,42	0,67
Вымыто за 5 ч	9,33 ± 0,26	3,65	26,75 ± 1,55	11,6
Исходное содержание (общая сумма)	257 ± 12,6	100	230,6 ± 3,0	100
	<b>Натрий</b>			
1	1,38 ± 0,23	11,23	1,26 ± 0,28	6,21
2	0,81 ± 0,13	7,18	0,84 ± 0,19	4,18
3	0,54 ± 0,20	4,79	1,36 ± 0,20	6,76
4	0,53 ± 0,18	4,70	0,64 ± 0,17	3,18
5	1,15 ± 0,19	10,20	1,26 ± 0,17	6,27
Вымыто за 5 ч	4,41 ± 0,17	38,1	5,36 ± 0,20	26,66
Общее содержание (общая сумма)	11,28 ± 1,21	100	20,11 ± 3,29	100

Таблица 26

Общее содержание и вымывание ионов кальция из растений незакаленной озимой пшеницы (в мэкв/г сырой массы)

Показатель	Перед выпре- ванием	Продолжительность выпревания, дни		
		30	60	90
<b>Листья</b>				
Общее содержание	32,7 ± 4,5	17,0 ± 0,99	4,47 ± 0,7	23,9 ± 3
Вымыто за 5 ч	5,58 ± 0,2	1,73 ± 0,04	0	0
% от общего содер- жания	17,0	10,4	0	0
<b>Узлы кущения</b>				
Общее содержание	3,92 ± 0,76	4,89 ± 0,16	2,36 ± 0,28	16,68 ± 0,24
Вымыто за 5 ч	0,82 ± 0,02	0,63 ± 0,03	0,78 ± 0,01	2,05 ± 0,15
% от общего содер- жания	20,0	12,8	33,0	12,2

пребывания в условиях выпревания происходит значительное снижение общего содержания и вымывания ионов калия из узлов кущения. Это обуславливается, по-видимому, торможением физиологических процессов при понижении температуры с 20° перед выпреванием до 0—2° в условиях выпревания, когда снижается скорость всех метаболических процессов, в том числе активного и пассивного транспорта ионов.

После 30 дней выпревания в листьях общее содержание ионов калия уже немного увеличивается, а количество вымытых ионов еще уменьшается. В узлах кущения общее содержание ионов калия продолжало снижаться, а количество вымываемых ионов возрастало, но незначительно. Через 60 дней выпревания общее содержание ионов калия в листьях и узлах кущения возрастает, а количество вымываемых ионов значительно увеличивается. Через 90 дней выпревания общее содержание ионов калия и вымывание их еще больше увеличиваются.

Значительное увеличение вымывания ионов калия из листьев и узлов кущения после 60 и 90 дней выпревания указывает на изменение проницаемости мембран для ионов калия, что связано с повреждением мембран.

На рис. 27 приводятся данные по вымыванию ионов калия из узлов кущения и листьев за каждый час в течение 5 ч экспозиции, что характеризует скорость этого процесса. Как видно, наибольшая часть калия вымы-

Таблица 27

Вымывание ионов кальция через 2 мес выпревания из растений незакаленной озимой пшеницы (в мэкв/г сырой массы)

Орган растения и его состояние	Общее содержание ионов кальция	Время экспозиции, ч	
		1	2
Зеленый лист	4,47 ± 0,68	0	0
Плоский желтый лист	4,05 ± 0,02	1,34 ± 0,17	1,02 ± 0,23
Трубчатый желтый лист	3,36 ± 0,28	1,27 ± 0,36	1,07 ± 0,21
Узел кущения	2,36 ± 0,28	0,34 ± 0,02	0,07 ± 0,005

валаась в первый час, во второй час их количество снизилось, а через 3, 4 и 5 ч интенсивность вымывания ионов стала еще ниже. Это более резко выражено в опытах с узлами кущения, а в опытах с листьями — после 90 дней выпревания.

Данные по изменению содержания ионов натрия представлены в табл. 24. Общее содержание ионов натрия после 10 дней выпревания уменьшалось в листьях, а интенсивность вымывания увеличивалась. В узлах кущения повышалось общее содержание натрия и возрастало его вымывание.

Через 30 дней выпревания в листьях общее содержание ионов натрия снижалось еще больше, а интенсивность вымывания ионов не изменялась. В узлах кущения содержание ионов натрия повышалось, а интенсивность вымывания снижалась.

Через 60 дней в узлах кущения натрия накапливалось в 2,5 раза больше, чем перед выпреванием; в листьях в это время ионов натрия было в 2 раза меньше, чем перед выпреванием. Интенсивность вымывания резко возрастала в обоих случаях.

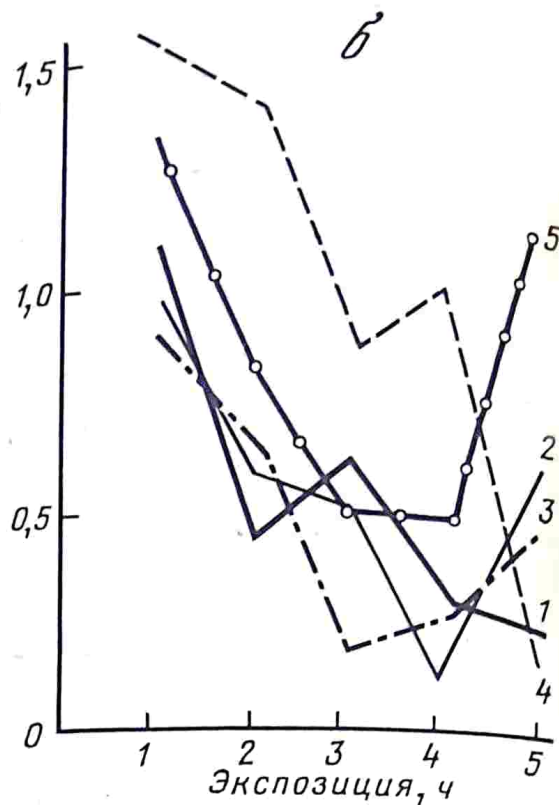
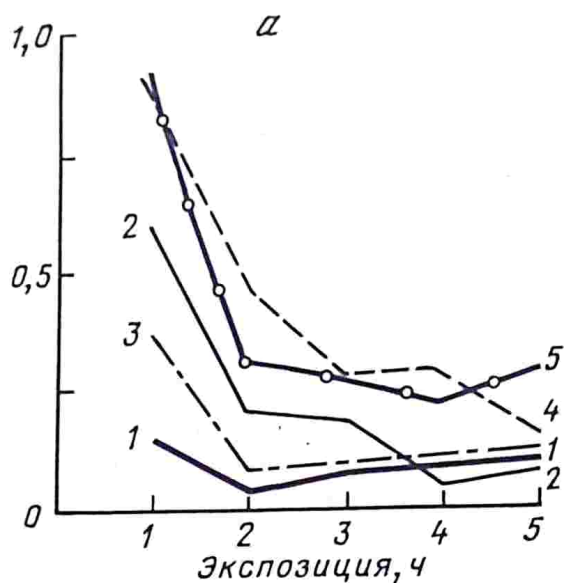
Через 90 дней в листьях и узлах кущения общее содержание натрия резко возросло, а количество вымываемых ионов снизилось. Можно предположить, что при повреждении мембран клеток ионы натрия свободно поступают в клетки и связываются в них или ослабление вымывания ведет к увеличению содержания натрия.

Определения выхода ионов натрия за каждый час показывают, что вымывание их из ткани происходило в основном в первые 3—4 ч, т. е. медленнее, чем калия (рис. 28), но также быстрее из узлов кущения, чем из листьев.

Таким образом, в листьях и узлах кущения повреждения мембран косвенно обнаруживались по выходу ионов калия и натрия через 60 дней выпревания. В течение 30 дней выпревания мембраны не повреждались. Это согласуется с нашими наблюдениями за отращиванием растений после разных сроков выпревания. После возвращения растений, находившихся 30 дней в условиях выпревания, в первоначальные нормальные условия они отрастали на 100 %, после 60 дней оставалось 70 % живых растений, а через 90 дней выпревания почти все растения погибли.

Как отмечалось выше, растения в процессе выпревания при температуре около 0—2° не прекращали роста, наблюдались постепенная этиоляция и отмирание листьев, к концу выпревания площадь зеленых листьев значительно сокращалась, а желтых — возрастала. Наши наблюдения показали, что из живых желтых листьев вымывание ионов калия было

Время экспозиции, ч			Вымыто ионов за 5 ч	Процент вымытых ионов от общей суммы
3	4	5		
0	0	0	0	0
0,4 ± 0,1	0,37 ± 0,17	0,67 ± 0,05	3,80 ± 0,13	93,5
0,78 ± 0,28	0,19 ± 0,01	0	3,31 ± 0,17	98,4
0,18 ± 0,01	0,18 ± 0,01	0	0,78 ± 0,01	33,0



**Рис. 28.** Выход ионов натрия из ткани растений озимой пшеницы в процессе выпревания (в мэкв/г сырой ткани) (1982 г., выпревание 90 сут)

*а* — узлы кущения; *б* — листья  
 1 — контроль, перед выпреванием; 2 — 10 дней выпревания; 3 — 30 дней; 4 — 60 дней; 5 — 90 дней выпревания

большим, чем из зелено-желтых (табл. 25), особенно в первый час экспозиции, но разница в вымываемости сохранялась в течение 5 ч наблюдений.

Первоначально вымывание ионов натрия из желтых и зелено-желтых листьев было сильнее из желтых, а через 3 мес более быстро происходило из зелено-желтых, чем из желтых, что согласуется с наблюдаемым накоплением общего содержания натрия в ткани листьев. Ослабление выхода ионов натрия приводит к его накоплению и повреждению растений (см. табл. 25).

Вымывание ионов кальция из листьев (табл. 26) было обнаружено нами только в первый месяц выпревания, а из узлов кущения — после 3 мес выпревания.

Вымывание ионов кальция из зеленых и желтых листьев было слабым (табл. 27); по-видимому, оно происходит только из поврежденных листьев.

Таким образом, судя по вымыванию различных ионов в процессе выпревания при температуре около 0° в темноте и высокой влажности воздуха, по-видимому, происходят необратимые изменения мембранных структур, которые приводят к повреждению и гибели озимых при выпревании.

## РОЛЬ СНЕЖНОЙ ПЛЕСЕНИ ПРИ ВЫПРЕВАНИИ РАСТЕНИЙ (фитопатологическое выпревание)

В природных условиях истощение озимых под глубоким снегом в усл-в. переувлажненной среды и низкой температуры ( $0-2^{\circ}$ ) начинается с первых дней действия указанных факторов. Снежная плесень (*Fusarium nivale* и *Fusarium culmorum* и др.) может заражать озимые еще осенью. Заметное отрицательное влияние ее проявляется лишь тогда, когда растения в процессе истощения ослабнут [Бондарцев, 1934; Тупеневич, 1940, 1971; и др.], а для развития грибов будут оптимальными температура и влажность среды. В этом случае плесень начинает активно развиваться, используя пластические вещества растения-хозяина на свой рост, дыхание и размножение. Снежная плесень особенно быстро развивается и сильно поражает истощенные озимые в условиях холодной весны, при позднем таянии снега и сохранении под ним положительной температуры, что наблюдалось в европейской части СССР в 1965, 1974, 1976, 1978 и 1982 гг., особенно в западных районах.

Снежная плесень (*F. nivale*, *F. culmorum*) паразитирует на листьях и корнях, внедряясь в сосудисто-волокнистые пучки, а также в семена и плоды. Как установлено исследованиями С. М. Тупеневича [1940, 1971], *F. nivale* — факультативный паразит, аэробный, живет в почве на пораженных и отмерших тканях растений, а также на ослабленных растениях, но может поражать и здоровые растения. Этот гриб хорошо размножается при температуре воздуха  $0-1^{\circ}$ , влажности воздуха около 100 % и рН среды 5—5,2; при влажности воздуха 70—75 % его мицелий не растет; он устойчив к низким температурам и выдерживает морозы до  $-10^{\circ}$  и даже до  $-20^{\circ}$ , но при  $-30 \div -33^{\circ}$  погибает. Начало роста мицелия происходит при  $0,5-2,5^{\circ}$ , а оптимальной температурой является  $16-22^{\circ}$  при высокой влажности среды. При  $4-11^{\circ}$  мицелий *F. nivale* растет в несколько раз быстрее, чем мицелий *F. culmorum*.

Сравнительное изучение развития двух указанных видов грибов в стерильных условиях при заражении ими озимой пшеницы показало, что *F. nivale* развивался на мертвых листьях при низкой положительной температуре  $1-2^{\circ}$  и обязательно при высокой влажности воздуха — около 100 %, в то время как *F. culmorum* хорошо развивался и при пониженной влажности воздуха. В почвенной культуре развитие *F. nivale* наблюдалось как при заражении растений, так и спонтанно, но также при низкой температуре и высокой влажности среды. При заражении корней пшеницы влияние *F. culmorum* на дыхание растений больше, чем *F. nivale*.

Кроме фузариума, в условиях северо-восточной части Нечерноземья иногда весной озимые поражаются склеротинией, а в Прибалтике — и тифулезом.

Гифы грибов проникают в ткани растений через устьица, а также через ослабленный эпидермис, разрушая его кутикулу. Известно, что различные грибы-паразиты (в том числе и фузариум) своими ферментами и токсинами, выделяемыми в ткани и клетки растения-хозяина, подавляют работу ферментов растения, разрушают хлоропласты и другие органеллы, а также «перерабатывают» защитные метаболиты (фенолы и др.) и тем истощают растения. В. Ф. Купревич [1947] установил, что *F. nivale*

имеет много различных ферментов, поэтому легко приспосабливается к разным условиям среды. При высокой активности пероксидазы в растениях действие грибов слабее.

Как сообщает Кларксон [1978], некоторые патогенные грибы (*F. nivale* и др.) своими токсинами усиливают проницаемость мембран растений и повышают выход из тканей и клеток электролитов, а также органических метаболитов. Такое явление наблюдалось в зараженных растениях вигны и др. [Реппазіо, 1982].

Растения защищаются от вредного действия инфекции путем быстрой перестройки своего метаболизма, синтеза специфических ингибиторов против ферментов гриба и других соединений в тканях (особенно фенолов и ауксинов), накопления этилена и фитоалексинов [Рубин, Арциховская, 1960; и др.], которые укрепляют клеточные стенки, разрушая клетки гриба.

Как было показано выше, в условиях физиологического выпревания озимых под глубоким слоем снега основной причиной их гибели является нарушение метаболизма и общее ослабление организма от истощения. Появление и усиление развития грибов в конце истощения ускоряет гибель растений. Возможно, что отмирание неистощенных растений при сильном поражении их плесенью происходит вследствие отравления клеток токсинами грибов.

Мы изучали действие снежной плесени на устойчивость озимых в процессе выпревания.

В опытах с озимой пшеницей для выращивания проростков и растений в стерильной культуре использовали метод Р. Г. Бутенко и Гу-Мин-Гуана [1966]. До стерилизации семена озимой пшеницы сорта Мироновская-808 на 2—3 ч для набухания намачивали в воде в чашке Петри. Затем работа проводилась в стерильных условиях. Семена в марлевой салфетке для стерилизации помещали на 10—12 мин в 0,1 %-ный раствор сулемы, куда добавляли детергент твин-80 (5 капель). После стерилизации семена промывали 4 раза по 10 мин дистиллированной водой. Посев проводили стерильно на твердую среду (агар) или жидкую со столиками Готре из фильтровальной бумаги. Для питания использовали среду Уайта + 2 %-ную сазарозу + витамины + лимоннокислое железо. Пробирки стерилизовали при 0,7—0,8 атм в течение 15 мин в автоклаве.

Пробирки с высеянными семенами ставили в оранжерею на 18—20° на естественный свет с подсветкой ксеноновыми лампами. Через 10 дней эндосперм семян полностью использовался растениями, за 16 дней у растений развивалось 3—4 настоящих листа.

Для изучения влияния заражения использовали чистую культуру грибов *F. nivale* и *F. culmorum*, которую размножали стерильно на картофельно-глюкозном агаре или на зернах пшеницы.

Полученные споры грибов смывали в стакан с водой и заражали ими количественно путем внесения одинакового объема суспензии в бороздки почвы в случае вегетационных опытов с почвой или петлей на листья в случае заражения растений в стерильной культуре.

Наши предыдущие опыты [Шведская и др., 1973] показали, что проростки озимой пшеницы с эндоспермом и без него способны закаливаться и развивать устойчивость к низким отрицательным температурам в стерильных условиях на искусственной питательной среде в пробирочной культуре. Сначала мы проверяли влияние заражения на устойчивость

проростков озимой пшеницы к морозу. Морозоустойчивость проростков возрастает до  $-25^{\circ}$  после прохождения первых двух фаз закаливания, особенно на 10—20 %-ных растворах сахарозы.

Опыт с *F. culmorum* состоял из 4 вариантов. Контроль выращивали на среде Уайта + 2 %-ная сахароза + лимоннокислое железо + витамины. Растения во втором варианте выращивали на той же среде, но добавляли 10 %-ную сахарозу. В третьем и четвертом вариантах с той же питательной средой во время высадки проростков дополнительно вносили споры *F. culmorum*. Затем растения всех вариантов проходили первую и вторую фазы закаливания. Проростки получали недельную закалку на свету при  $2^{\circ}$  и затем при  $-3^{\circ}$  в темноте, после чего их промораживали при разной температуре. Зараженные растения при морозе  $-10^{\circ}$ — $-13^{\circ}$  погибли на 60—80 %, при  $-16^{\circ}$  — на 100 %. При этом их не спасла и подкормка 2 %- и 10 %-ными растворами сахарозы. Без заражения при  $-16^{\circ}$  погибло только 20—40 %. Между тем грибок выдержал мороз  $-30^{\circ}$ , и после этого в пробирке развился бело-розовый мицелий *F. culmorum*.

В специальном опыте было изучено влияние температуры на рост *F. culmorum* на агаре. Оказалось, что за 24 дня при температуре  $2^{\circ}$  грибок достиг такого же состояния, как и за 5 дней при  $20^{\circ}$ . Следовательно, низкая температура задержала рост грибка. При посеве грибка *F. nivale* на листьях растений, выращиваемых на жидкой среде, грибок развивался главным образом на границе воздух—вода, где была более высокая влажность.

Изучалось также влияние температуры на выживаемость растений в стерильных условиях при выпревании. Растения, посеянные в пробирки с жидкой средой Уайта, выращивали в оранжерее с естественным светом и при дополнительном подсвечивании ксеноновыми лампами. Через 16 дней растения были с тремя листьями. Затем вместо среды Уайта растения выращивали на трех растворах: 1) контроль — вода, 2) 2 %-ный раствор сахарозы, 3) 12 %-ный раствор сахарозы.

Растения ставили в темноту на  $2^{\circ}$  для ослабления роста и обогащения их сахарами.

После подкормки растения всех вариантов пересадили на воду и поставили в камеру для выпревания при 2 и  $20^{\circ}$ . На 10-й день при  $20^{\circ}$  *F. nivale* быстро развился независимо от предварительного питания. Растения погибли.

Часть растений после разных сроков выпревания высаживали в сосуды с почвой и переносили на отращивание в теплые светлые оранжереи. Данные по влиянию снежной плесени на растения после разных сроков выпревания приводятся в табл. 28.

Как видно, после месячного выпревания растения без подкормки сахарозой (на воде) и без заражения выжили на 95 %, а зараженные — только на 55 %; растения, закаленные на 2 %- и 12 %-ной сахарозе, но без заражения, выжили на 100 %, а зараженные — на 75—80 %. После 68 сут выпревания сохранились аналогичные различия между вариантами, но выживание зараженных растений снизилось до 40—60 %. После четырехмесячного выпревания выживание растений резко снизилось, особенно зараженных. Во всех случаях выживаемость зараженных грибами растений была значительно ниже, чем незараженных.

Предварительное двухнедельное выращивание растений в пробирках на питательной среде Уайта + 2 %-ная сахароза на свету с заражением

Таблица 28

Влияние снежной плесени на устойчивость закаленной озимой пшеницы к выпреванию (% живых из 20 растений)

Условия выращивания растений перед выпреванием на свету	Продолжительность выпревания, дни			
	32	68	90	120
На воде				
без заражения	95	80	70	45
зараженные	55	40	35	20
На 2%-ной сахарозе				
без заражения	100	100	Не учитывалось	Не учитывалось
зараженные	75	60	»	»
На 12%-ной сахарозе				
без заражения	100	100	100	60
зараженные	80	65	50	45

и без него повысило их устойчивость к последующему выпреванию в почвенных условиях по сравнению с выращиванием в темноте. Так, после выпревания в течение 47 сут на 36-е сутки отращивания незараженные растения (контроль), предварительно выращенные на свету (4—5 тыс. лк по 12 ч), сохранились на 100 %, а выращенные в темноте — на 80 %. Зараженные растения, выращенные на свету, выжили на 60 %, а в темноте — на 40 % (% живых из 20 растений).

Однако во всех случаях (на свету и в темноте) предварительное выращивание пшеницы в пробирках с заражением ее грибами усиливало и ускорило гибель растений при последующем выращивании их в почвенной культуре в условиях выпревания (рис. 29), особенно при длительных сроках выпревания (3—4 мес).

Понятно, почему в природных условиях в западной части Нечерноземья при солнечной весенней погоде снежная плесень слабее поражает озимые, чем в облачную погоду и тем более под глубоким снегом и слабым освещении.

Таким образом, исследования, проведенные нами в стерильных условиях, показали, что заражение озимой пшеницы снежной плесенью в условиях выпревания ускоряет гибель растений. Как показано ниже (см. табл. 32), при заражении растений ускоряется углеводное истощение. Предварительное выращивание растений с добавлением в питательную среду сахарозы повышает содержание углеводов в растениях (особенно на свету) и усиливает выживаемость растений.

С. М. Тупеневич с сотр. [1971] и А. И. Золотарев [1977], много лет изучавшие роль болезней в выпревании озимых под глубоким снегом при температуре около 0° в условиях Кировской области и Удмуртской АССР, пришли к выводу, что в этой зоне растения погибают главным образом от истощения в зимний период, а снежная плесень довершает этот процесс весной, когда ослабленные растения теряют способность сопротивляться развитию заболевания. На этом основании они рекомендуют в указанной зоне позднелетнюю (в середине октября) подкормку озимых азотом на фоне фосфорно-калийных удобрений при среднесуточной температуре воздуха 4°, что способствует накоплению сахаров и других веществ, повышающих устойчивость растений к выпреванию, а весной усиливает их отрастание. Опыты в Ижевском сельскохозяйственном институте [Золотарев, 1977, 1979]

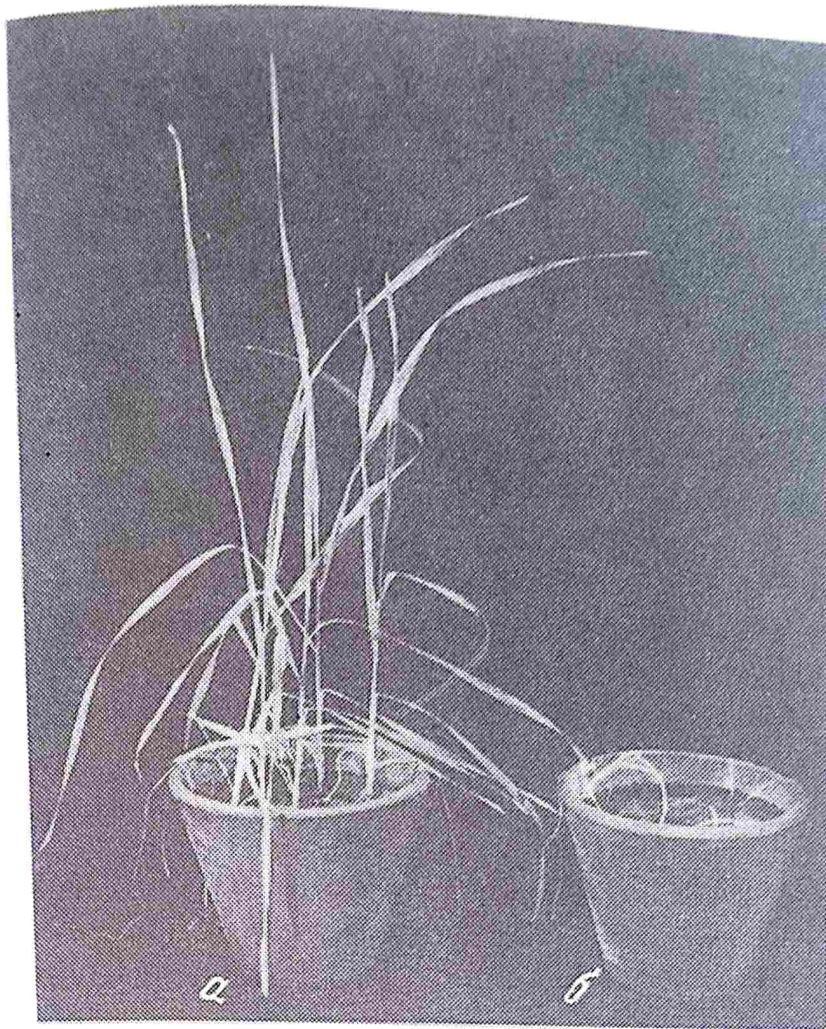


Рис. 29. Устойчивость к выпреванию озимой пшеницы, зараженной грибом *F. nivale*, в стерильных условиях при  $2^{\circ}$  в темноте (фото 12 октября 1971 г.)  
*a* — без заражения; *b* — зараженные

показали, что при внесении в конце октября 1 ц/га аммиачной селитры на фоне 3 ц суперфосфата и 1 ц калийной соли устойчивость растений к болезням повысилась, перезимовка озимой ржи была 96,8 %, а прибавка урожая достигла 9,9 ц/га (33 %). Аналогичные результаты с питанием озимых в условиях Кировской области ранее получены К. П. Тиуновой [1954].

Шаффнит [Schaffnit, 1912] установил, что мицелий *F. nivale* и других грибов быстрее растет на продуктах распада белка, в которых накапливается много легкорастворимых азотистых веществ. И. И. Туманов [1940] показал, что снежная плесень развивается на отмерших старых листьях, затем поражает здоровые листья и узлы кущения, ускоряя гибель растений. Предварительное удаление всех листьев перед первой фазой закаливания и выпреванием в его опыте ослабляло развитие грибов, и озимые выживали лучше.

Н. Н. Яковлев [1966] в полевых условиях удалял листья озимой пшеницы в сентябре, а зимой создавал разный снежный покров. Оказалось, что под глубоким снегом растения без листьев сохранились на 76—78 %, а с неподрезанными листьями — лишь на 57—72 %.

Мы провели вегетационные опыты с заражением растений и удалением листьев у незакаленной озимой пшеницы Мироновская-808 в почвенной культуре. В фазу кущения все растения были перенесены в темную камеру на выпревание при  $1-2^{\circ}$  и высокой влажности среды. Культура гриба

Таблица 29

Влияние удаления листьев на выживаемость незакаленной озимой пшеницы при различных сроках заражения ее *F. nivale* в условиях выпревания (% живых из 20 растений)

Вариант	Степень заражения растений	Продолжительность выпревания, дни			
		42	72	90	102
Без заражения с оставлением листьев, контроль	Нет	100	Погибли	Погибли	Погибли
	Очень слабое	100	»	»	»
Заражение растений перед выпреванием с оставлением листьев	Нет	100	35	10	»
	Сильное и быстрое	50	10	Погибли	»
Заражение перед выпреванием с удалением листьев	Слабое	80	30	»	»
	Нет	Погибли	Погибли	»	»
Заражение на 30-й день выпревания с оставлением листьев					
Заражение на 30-й день с одновременным удалением листьев					
Заражение через 60 дней выпревания с одновременным удалением листьев					

*F. nivale* размножалась на агаре и вносилась между растениями на поверхность почвы в различные сроки. У отдельных растений листья удаляли. Периодически после каждого срока выпревания часть сосудов с растениями выставлялась в теплую светлую камеру для отращивания и учета, а остальные растения оставались в камере. Наблюдения за состоянием растений показали следующее (табл. 29): при заражении растений перед выпреванием с сохранением листьев, когда они еще не были ослаблены истощением, в условиях выпревания грибы развивались на отмирающих нижних листьях, растения не отличались от контрольных и погибали одновременно с ними от истощения. При заражении перед выпреванием с предварительным удалением всех листьев грибы не развивались, и поэтому растения жили дольше — до 90—100 дней.

Иное наблюдалось при более позднем заражении уже ослабленных растений. В этом случае при заражении их на 30-й день выпревания с оставлением листьев плесень быстро и сильно развивалась на отмирающих нижних листьях и растения погибли на 50 % уже через 12 дней после заражения и на 42-й день выпревания. При удалении листьев перед заражением плесень развивалась слабее, и растения сохранились лучше. Заражение растений через 60 дней выпревания, несмотря на одновременное удаление листьев, обусловило быструю гибель растений (через 5—7 дней), так как к этому времени почти все листья были истощены. Как видно, поражение озимых грибами в условиях выпревания происходит на нисходящей фазе старения листьев, что находится в соответствии с теорией иммуногенеза М. С. Дунина [1946].

Таким образом, было установлено, что *F. nivale* быстро поражает отмирающие листья и ослабленные истощенные растения, ускоряя их гибель; предварительное удаление листьев ослабляет заражение грибом и растения живут дольше.

Истощенные растения в зимний период при выпревании легко подвержены заражению грибами. Какова роль сахаров в этих условиях? В листьях, зараженных грибами растений, дыхание обычно усиливается, на что расходуются сахара и другие энергетические продукты и соответственно снижается устойчивость растений. Как отмечалось выше, в почвенной культуре при подкормке истощенных растений сахарозой содержание сахаров в тканях повышается (см. табл. 14) и устойчивость озимых к выпреванию усиливается. В стерильных условиях при заражении растений грибами после подкормки их сахарозой и последующего месячного выпревания в темноте в листьях и особенно в корнях содержание сахаров более высокое, чем в варианте без подкормки, но в зараженных растениях количество их было меньше, что несомненно ослабляло растения (табл. 30).

При нормальном освещении и подкормке сахарозой в больных растениях сахаров содержалось меньше, чем в здоровых (табл. 31).

В отсутствие света содержание сахаров в растениях снижается еще больше. Поэтому в природных условиях важно весной ускорить таяние снега на посевах, чтобы растения получали больше света, особенно при сильном их поражении плесенью.

Отдельные авторы считают, что и гибель озимых при выпревании зависит от поражения корневой системы растений инфекцией [Бондарцев, 1934; и др.]. В этой связи у нас возникло предположение, не могут ли грибы снежной плесени вызывать истощение надземных органов и корневой системы озимых по содержанию в них сахаров и других веществ, особенно в условиях переувлажнения. С этой целью мы поставили модельные опыты в стерильных условиях (в пробирках) для устранения влияния грибной инфекции на корневую систему во время выпревания и установления роли истощения в этом процессе.

Методика постановки этих опытов была такой же, как и с культурой грибов. Наблюдения за состоянием растений при выпревании (0—2° и темнота) показали, что в этих условиях при отсутствии инфекции вес сухой массы листьев непрерывно снижался и через 5 мес уменьшился почти в 2 раза за счет их истощения и отмирания. Рост корней и увеличение их сухой массы в первый период продолжались, вероятно, за счет притока к ним ассимилятов из листьев, но постепенно уменьшались. Затем вес сухой массы корней также начал снижаться, а вслед за отмиранием листьев стали отмирать и корни, очевидно, вследствие их истощения.

Аналогичные изменения наблюдались и в динамике содержания сахаров. В корнях содержалось сахаров почти столько же, сколько и в листьях (см. рис. 12), но снижение их в корнях происходило более медленно, т. е. как и веса сухой массы. Следовательно, в отсутствие инфекции гибель растений при выпревании связана прежде всего и главным образом с истощением надземных органов (листьев и узлов кущения). Такие условия складываются под глубоким и длительным снежным покровом, при недостатке света, на талой почве.

Иначе складываются условия при заражении растений снежной плесенью, особенно в условиях переувлажненной и закисленной почвы, когда нарушается ее воздушный режим. Корни не получают достаточно кислорода, и в них изменяется дыхание и метаболизм [Вартапетян, 1981; Гринева, 1975; и др.]. Как известно, в таких условиях в корнях нарушается азотный метаболизм, синтез нуклеиновых кислот в них, а затем и в надземных

Таблица 30  
Содержание сахаров в зараженных грибами растениях озимой пшеницы при выпревании (1 мес) в темноте в стерильных условиях (в % на сухую массу)

Условия перед выпреванием	Листья		Корни	
	Среднее	Минимум	Среднее	Минимум
На 2%-ной сахарозе без заражения	20,1	14,0	23,1	17,9
На 12%-ной сахарозе без заражения	17,2	11,7	25,0	23,7
На воде без заражения	9,9	7,1	20,6	15,1
с заражением				

Таблица 31  
Содержание сахаров в растениях озимой пшеницы при выпревании в течение 47 дней (в % на сухую массу)

Вариант	Свет		Темнота	
	Листья	Корни	Листья	Корни
Без заражения	17,8	20,8	14,1	17,0
Заражение грибом <i>F. nivale</i>	12,7	16,8	10,1	15,2

органах. При этом в корнях накапливается алюминий в токсичных дозах, тормозящий их рост, начинается распад липидов мембран клеток и гибель корней [Чиркова, Гревкина, 1982]. В таких условиях корни начинают отмирать, а затем усиливается поражение инфекцией и гибель надземных органов. Следовательно, выпревание озимых может быть связано также с нарушением состояния корневой системы растений.

Таким образом, можно считать, что в природных условиях гибель озимых от выпревания под глубоким снегом при слабом освещении и температуре 1—2° (какое часто наблюдается в восточной части Нечерноземья, когда не бывает переувлажнения почвы и плесень развивается слабо) обуславливается главным образом истощением растений, а инфекция играет второстепенную завершающую роль [Тупеневич, 1971]. В том случае, когда грибы появляются и развиваются на ослабленных истощением растениях с наличием уже части мертвых листьев и тканей, гибель растений ускоряется. Такие явления наблюдаются даже под неглубоким снегом при слабом освещении, что было показано и в опытах И. М. Васильева [1956] при заражении растений.

В западных районах СССР переувлажнение почвы и развитие снежной плесени бывают чаще, чем в восточных; при этом в отдельные годы снега бывает мало, а при длительных зимних оттепелях он и совсем сходит. В таких условиях озимые в течение зимы получают много света, поэтому не нарушается состояние хлоропластов, лишь немного снижается содержание хлорофилла и почти все листья сохраняются (кроме нижних). Поэтому, например в Белоруссии, неистощенные растения озимой ржи лишь немного

снижают урожай [Мухин и др., 1971; и др.]. В условиях холодной облачной влажной погоды весной в период таяния снега плесень быстро развивается на ослабленных и мертвых листьях, а затем поражает здоровые.

В центральной части Нечерноземной зоны наблюдаются «смешанные» погодные условия и гибель озимых как от мороза, так и от физиологического выпревания и инфекции.

Значительная гибель озимых в западной части Нечерноземья от выпревания обуславливается не недостатком света и истощением (как бывает в северо-восточных районах под глубоким снегом), а переувлажнением среды в сочетании с развитием снежной плесени (фитопатологическое выпревание). В отдельные годы и в этой зоне обильный снег образуется на талой почве при положительной температуре воздуха, а под снегом длительно сохраняется более высокая температура (выше 1—2°), чем в северо-восточных районах (0—1°). В этих условиях увеличивается расход сахаров на рост и активное дыхание, усиливается истощение, что способствует в свою очередь сильному размножению инфекции и гибель озимых происходит более быстро. Такое явление наблюдалось в зимы 1969/70, 1977/78 и 1981/82 гг. Так, в 1977/78 г., когда обильный снежный покров установился рано и на талой почве, значительное выпревание озимых наблюдалось во всех зонах Нечерноземной полосы. При этом в северо-восточной и особенно в центральной зонах гибель растений озимых происходила главным образом от истощения под глубоким снегом, устойчиво сохранявшимся в течение всей зимы на талой почве. В западных районах гибель озимых обуславливалась преимущественно снежной плесенью. Например, в Белоруссии зима 1977/78 г. была мягкой, снежный покров образовался рано и на талой почве, затем при длительных оттепелях в декабре он растаял и снова установился на талой почве. В этих условиях, по сообщению старшего научного сотрудника Белорусского научно-исследовательского института земледелия И. Я. Щеглова, на посевах озимых снежная плесень сильно развилась зимой и весной в условиях влажной и прохладной погоды; этому способствовало переувлажнение с осени, зимой и весной при позднем сходе снега. При позднем сходе снега весной обычно усиливается развитие снежной плесени, посевы изреживаются и урожай снижается, особенно озимой пшеницы (табл. 32). Поэтому полезны приемы, ускоряющие таяние снега.

Гибель ослабленных растений весной может быть не только от снежной плесени (фузариозов), но и от склеротинии. Например, А. И. Золотарев [1977] в Удмуртии наблюдал, что весной на пониженных влажных участках озимые сильнее поражались снежной плесенью, а на повышенных — склеротинией.

Важные меры борьбы с болезнями и усиления устойчивости озимых основаны на применении таких приемов агротехники, как оптимальные сроки посева, использование удобрений и др., повышающие закалку растений и накопление в них защитных веществ (сахаров, фенолов и др.). Большая роль принадлежит предшественникам. Например, после картофеля и бобовых инфекция снежной плесени в почве подавляется под действием корневых выделений растений [Золотарев, 1977; Тиунов и др., 1969]. При повторных посевах ржи после ржи заражение усиливается. Известкование почвы снижает активность снежной плесени.

Очень важно своевременное боронование посевов с удалением отмерших

Таблица 32

Поражение озимых снежной плесенью при разных сроках схода снежного покрова весной в Ленинградской области (опыт 1966 г.; цит. по: [Стихин, Денисов, 1977])

Дата схода снега	Рожь		Пшеница	
	Поражение листьев снежной плесенью, %	Сохранилось растений, %	Поражение листьев снежной плесенью, %	Сохранилось растений, %
3 апреля	16,1	93,9	35,0	67,8
19 апреля	51,0	83,0	51,2	18,0
30 апреля	85,2	66,6	94,0	5,0

Таблица 33

Влияние удобрений на устойчивость озимой ржи к снежной плесени и урожай зерна (среднее за 5 лет) (по: [Золотарев, 1977])

Вариант	Поражение растений, %	Гибель растений, %	Урожай	
			ц/га	%
Без удобрения	53,9	17,7	16,0	100
НРК	46,3	8,5	21,5	134
Навоз	41,4	10,2	20,4	128
Навоз + НРК	40,3	7,5	24,5	153

зараженных листьев. В 1976 г. на Фаленской опытной станции в Кировской области при своевременном бороновании и подкормке азотом озимой ржи урожай зерна на площади 2 тыс. га был 17,4 ц/га, а без указанного ухода — лишь по 8,6 ц/га.

А. И. Золотарев [1977] на опытном поле Ижевского сельскохозяйственного института с дерново-подзолистыми почвами (состав: гумуса 2,9 %, фосфора 6,5, калия 17,5 мг на 100 г почвы) установил следующее: предпосевное внесение азотных удобрений на фоне фосфорно-калийных и особенно с добавлением навоза не понизило и даже несколько увеличило устойчивость озимой ржи к снежной плесени (*F. nivale* и склеротиния) и ее урожай (табл. 33).

На фоне полных удобрений (навоз + НРК) не только повысилась устойчивость растений в зимний период, но и весной они быстрее отрастали, образовывали новые листья вместо погибших. Как показал Г. В. Анфиногенов [1981], в условиях Московской области подкормка озимых аммиачной селитрой усиливает развитие *F. nivale* на растениях, а хлористым калием повышает устойчивость к склеротинии.

Для борьбы с возбудителями снежной плесени и другими грибами применяют обработку семян различными фунгицидными препаратами: ТМТД, фентиуран, пентахлорнитробензол (ПХНБ), каптан, воронит и др. А. И. Золотарев [1977] в течение ряда лет изучал эффективность отдельных препаратов (по 2 кг на тонну семян) против возбудителей снежной плесени (склеротиния, фузариум и др.) (табл. 34).

Как видно, все препараты повысили полевую всхожесть семян, что указывает на их стимулирующую роль; значительно снизилось заражение и гибель растений, а урожай зерна увеличился на 3—5,5 ц/га (на 17—21 %).

Таблица 34

## Влияние протравливания семян ржи на развитие снежной плесени и урожай зерна

Препарат	Полевая всхожесть, %	Поражение растений, %	Гибель растений, %	Урожай	
				ц/га	%
Без протравливания	43,0	59,2	32,5	25,4	100
Фентиуран	50,0	51,3	21,2	29,8	117,5
ТМТД	52,5	47,8	20,3	28,7	113,0
Смесь ТМТД и ЦХНБ	50,5	47,5	20,5	29,0	117,0
ПХНБ	54,0	50,6	18,6	30,9	121,5

Все указанные препараты дали почти одинаковый положительный эффект. При этом препарат фентиуран является одновременно и инсектицидом против шведской мушки, проволочника и озимой совки. В Польше, Финляндии, Швеции и Норвегии для борьбы со снежной плесенью также применяют осеннее опыливание посевов фунгицидными препаратами.

А. И. Золотарев [1977] рекомендует для борьбы с грибами снежной плесени вносить препараты осенью в смеси с суперфосфатом и аммиачной селитрой при подкормке растений. Для этого целесообразно использовать препараты воронит, ТМТД и особенно каптан как менее токсичный для человека и животных.

В Литовской ССР зима 1981/82 г. была неблагоприятной, наблюдалась гибель озимой ржи от снежной плесени. На Вокеском опытном поле семена ржи сортов Литовская-3 и Кустро были обработаны фундозолом перед посевом и растения не поражались. На площади 215 га получен урожай зерна по 31,7 ц/га, а без обработки растения плохо перезимовали, были сильно поражены болезнями и пересеяны.

В борьбе с болезнями важная роль принадлежит выбору сорта. С. М. Тупеневич [1971] показал, что наиболее устойчивыми к фузариуму и склеротинии являются такие сорта озимых, которые весной наиболее быстро растут, образуют новые листья и корни, опережают весеннее развитие грибов и поражение ими растения-хозяина.

А. В. Пухальский [1965] отмечает, что сорта озимой пшеницы селекции Фаленской опытной станции (Кировская область) более устойчивы к склеротинии, чем сорта южных степных зон. Сорта ржи западной селекции более устойчивы к фузариуму, чем сорта восточной селекции. Однако сорт ржи Вятка-2 более устойчив к *F. nivale*, чем Восход-1 и Немчиновская-250 [Анфиногенов, 1981].

В центральной части Нечерноземной зоны устойчивы к снежной плесени высокоурожайные сорта озимой пшеницы Заря и Мироновская-808 [Вареница, 1982].

При заражении грибом *F. nivale* растений разных сортов важная роль принадлежит отдельным ферментам: у устойчивого сорта ржи Вятка-2 в начале оксидазы активируются быстрее, чем у неустойчивого сорта Данае, затем у Вятки-2 более активная цитохромоксидаза.

Оценку сортов озимых на устойчивость к грибной инфекции в условиях центральной и западной зон Нечерноземной полосы производят обычно на провокационных фонах полевых участков с повышенными дозами азотных удобрений и заражением почвы перед посевом. Однако этого недостаточно.

В таких условиях инфекция неодинаково развивается и действует на растения в условиях ежегодно меняющихся погодных условий осенью и зимой. Для оценки целесообразно создавать соответствующие условия искусственно — в камерах и в сырых темных подвалах, в которых можно поддерживать температуру около 0—1°. Здесь одну группу растений, выращенных в ящиках, можно заражать инфекцией, части из них давать слабый свет, по интенсивности и продолжительности близкий к зимнему, а другую часть оставлять без заражения, но с освещением. Вторую группу растений оставлять без заражения и освещения. Затем растения группами периодически (через несколько недель или месяцев) выставлять в теплые светлые помещения для отращивания и оценки выживаемости сортов.

Так как в западной зоне и особенно в центральной гибель озимых бывает и от других неблагоприятных условий зимовки, то выводимые сорта должны отличаться комплексной устойчивостью к морозам, выпреванию, болезням, переувлажнению и др.

\* \* \*

На основании проведенных исследований можно заключить, что снежная плесень играет значительную отрицательную роль в зимовке озимых, неодинаково проявляющуюся в различных условиях, а также в зависимости от состояния растений: когда они находятся в условиях отрицательной температуры и их рост заторможен — растения мало поражаются инфекцией даже при слабом освещении и в темноте. В природных условиях такие явления чаще всего наблюдаются в северо-восточных районах Нечерноземья (в Кировской и соседних областях) на мерзлой почве, даже под глубоким снегом. Если же под глубоким снегом в течение нескольких месяцев температура держится около 0° при недостатке света и озимые растут, то в отсутствие фотосинтеза они истощаются, голодают и отмирают (физиологическое выпревание). Поражение таких растений снежной плесенью ускоряет их гибель как вторичное явление.

В северо-западных районах Нечерноземья (в Белоруссии и др.), где снежный покров бывает небольшим (10—20 см) и неустойчивым в течение зимы, растения получают зимний свет непрерывно и остаются зелеными при температуре около 0°; озимые растут и хотя поражаются снежной плесенью, но не погибают. Однако в случае длительного переувлажнения почвы снежная плесень развивается на ослабленных растениях, что ведет к их гибели вследствие отравления и истощения плесенью (фитопатологическое выпревание). При этом первыми отмирают нижние старые листья.

Повышенное одностороннее азотное питание (особенно аммиачной селитрой) усиливает развитие грибных болезней на озимых и снижает их устойчивость, а полное удобрение (NPK) повышает устойчивость растений. Обработка семян и растений фунгицидами также повышает устойчивость озимых к болезням.

Важная роль принадлежит сортам, устойчивым к инфекции, отличающимся замедленным ростом при различных неблагоприятных условиях. Оценка устойчивости их к снежной плесени можно производить по степени поражения и отмирания нижних листьев.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выпревание озимых культур (пшеницы, ржи и др.), часто наблюдающееся в Нечерноземной зоне, вызывает гибель или сильное изреживание растений, резко снижает урожай. Физиологическая природа этого явления изучена мало. Перед нами стояла задача вызвать выпревание в контролируемых условиях и изучить его причины. Так как гибель озимых происходит чаще всего под глубоким снегом при недостатке света на талой почве и возможном развитии инфекционных заболеваний растений, то мы старались создавать искусственные условия, близкие к природным, и выяснять роль отдельных факторов: температуры, влажности среды, недостатка света и роль инфекций.

К началу наших исследований (1969—1970 гг.) была известна роль температуры и показано, что выпревание озимых происходит от истощения при температуре около  $0 \pm 2^\circ$ ; при этом закаленные растения с повышенным содержанием сахаров более устойчивы к выпреванию [Туманов, 1940]. Нам необходимо было продолжить исследования, учитывая гипотезу Туманова, углеводного обмена, азотного метаболизма, а также изменения роста, дыхания, состояния хлоропластов, проницаемости клеток и др.

Изучение роли отдельных факторов в выпревании показало, что при температуре около  $0^\circ$  наблюдается рост растений, который при отсутствии света и фотосинтеза ведет к истощению растений. При высокой влажности среды этот процесс ускоряется. У растений, частично поврежденных морозом перед выпреванием, снижается устойчивость к выпреванию, а закаленные растения более устойчивы.

В процессе истощения растений отмирают листья, сначала нижние, более старые. При утрате около половины площади живых листьев растения сначала резко снижают свою продуктивность, а затем теряют способность к регенерации и отмирают; последними отмирают узлы кушения с конусами нарастания и корнями. От степени яровизационных процессов и дифференциации конусов нарастания выпревание не зависит.

Как известно, центрами регенерации и новообразования органов являются меристемы узлов кушения с запасами энергетических и активных веществ. В благоприятных условиях из этих меристем образуются листья, стебли и зачатки колосьев, а также апикальные меристемы конусов нарастания стеблей и корней.

Основой деятельности этих меристем являются запасы энергетических веществ в растениях. В случае быстрого отмирания всех листьев и корней, например при морозах, но сохранении живыми меристем узлов кушения с запасами энергетических веществ при последующих благоприятных условиях меристемы генерируют новые листья, а когда запасы энергетических и активных веществ в узлах кушения снижаются до критического уровня, активность меристем полностью утрачивается, деление клеток пре-

кращается и они уже не могут генерировать новые ткани и органы. Как показали наши опыты, такие растения теряют способность реагировать на подкормки их сахарами и минеральными веществами и отмирают.

Анализ и обобщение наших многолетних исследований показывают, что гибель озимых при выпревании происходит в отдельные годы зимой под глубоким и длительным снежным покровом на талой почве главным образом от углеводно-белкового истощения (голодания), что можно назвать «физиологическим выпреванием». Оно возникает под влиянием неблагоприятных внешних условий: недостатка света при температуре около 0° и высокой влажности среды, когда пластические вещества (сахара, белки и др.) расходуются на рост и дыхание без пополнения этих запасов в отсутствие фотосинтеза. Такие явления чаще всего наблюдаются в северо-восточных районах Нечерноземья. Инфекционные заболевания бывают здесь лишь в отдельные годы весной при задержке таяния снега, в случае истощения растений зимой и играют второстепенную роль. В процессе выпревания расходуются сначала сахара, а затем происходит распад белков, снижается содержание отдельных аминокислот (пролина и др.), разрушается хлорофилл. Положительная роль сахаров показана в стерильных условиях при подкормке ими растений. Отмирание листьев и всего растения происходит при снижении содержания в них сахаров до 3—5 % на сухое вещество (критический уровень), что ранее было показано и И. И. Тумановым [1940]. Дыхание растений продолжается, но постепенно ослабевает. Вероятно, изменяются при этом активность ферментов, ауксинов, нуклеиновый обмен и др.

Отличие физиологического выпревания озимых от их гибели от других факторов состоит в том, что в этом процессе отсутствуют стрессовые условия, наблюдаемые, например, при сильных морозах в зоне узла кущения, когда растения быстро погибают. При выпревании происходит медленное истощение растений в течение нескольких месяцев, когда нарушается метаболизм, усиливаются процессы старения, в отсутствие света изменяется состояние и функционирование внутриклеточных структур (прежде всего хлоропластов, мембран и др.), т. е. нарушаются все процессы саморегуляции, что ведет к гибели целого растения. Следовательно, основой устойчивости озимых к физиологическому выпреванию являются запасы пластических веществ (сахаров и др.) в клетках листьев и особенно узлов кущения и жизнеспособность хлоропластов (пластид).

При физиологическом выпревании снижается содержание воды в растениях, что указывает на ослабление водоудерживающих сил клеток, увеличение проницаемости их мембран для воды, а также ионов.

В процессе выпревания одновременно происходит старение растений, однако природа этих явлений неодинакова. Старение и отмирание растений наблюдаются и в нормальных условиях (свет, тепло, питание), когда во всех органах остается еще много органических веществ, особенно углеводов (крахмала, сахаров и др.), а разрушаются главным образом белки. Так происходит и при постепенном обезвоживании тканей в условиях засухи и др. Да и сам процесс старения связан с усиливающимся преобладанием углеводного метаболизма над азотным. Следовательно, при выпревании истощение является главным, а старение — второстепенным процессом.

В отличие от физиологического выпревания гибель озимых при заражении их грибной инфекцией и переувлажнении почвы происходит при той же

температуре (около 0°), но на свету, при малом снежном покрове, что мы условно назвали фитопатологическим выпреванием. Гибель растений в этих условиях обуславливается инфекцией (а не истощением), действием токсинов грибов на листьях (отравлением), нарушением дыхания и метаболизма корней в переувлажненной почве. Такие явления чаще всего наблюдаются в западных районах Нечерноземья (Белоруссии и др.), а также в Прибалтике. Инфекция играет ведущую отрицательную роль в условиях переувлажнения почвы в осенне-зимний и весенний периоды.

Так как ослабление растений при выпревании связано с расходом пластических веществ на рост и дыхание, то выявилась необходимость применения и использования различных средств для торможения ростовых процессов, стабилизации состояния хлоропластов, а также для усиления регенерации растений и связанных с ними нуклеинового и ауксинового обменов после выпревания. Для торможения ростовых процессов использовался хлорхолинхлорид, который дал положительный эффект, а для стимуляции роста и регенерации растений — препарат картолин и усиленное азотное питание. Применение этих приемов, а также усиление закалки озимых в осенний период оказались эффективными как для ослабления последствий истощения, так и против инфекции.

Почти во всех районах Нечерноземной зоны преобладают кислые почвы с высоким содержанием в них подвижного алюминия, токсичного для корневой системы, затрудняющего использование корнями азота, фосфора и микроэлементов [Тиунов и др., 1969; Авдонин, 1969; и др.]. Поэтому известкование почвы является важнейшим фактором улучшения физико-химических свойств почвы, когда поглотительная активность корней усиливается, повышается устойчивость озимых и продуктивность. Кальций нейтрализует действие алюминия, накапливающегося в кончиках корней, ингибирующего деление клеток в меристеме и тормозящего рост корней [Horst, 1983; и др.]. Внесение азотно-фосфорных и органических удобрений на фоне известкования усиливает устойчивость озимых к выпреванию и позволяет получать более высокий урожай зерна.

В повышении устойчивости озимых к выпреванию и другим неблагоприятным условиям важная роль принадлежит микроэлементам. Известно, что при недостатке железа и магния хлорофилл теряет свою активность в фотосинтезе и обесцвечивается (этиоляция, хлороз). На кислых почвах уменьшается доступность для корней растений железа, меди, цинка, бора и др., что снижает устойчивость растений к выпреванию. Внесение указанных микроэлементов в почву повышает устойчивость озимых.

Изучение отдельных сортов озимых показало, что для условий, вызывающих физиологическое выпревание (истощение), необходимо подбирать формы с более устойчивыми к недостатку света фотосинтетическим аппаратом, а для условий, вызывающих фитопатологическое выпревание, — формы, устойчивые к болезням и переувлажнению почвы.

Сорта озимых отличаются по устойчивости корневой системы к переувлажнению почвы и выпреванию, а также по характеру метаболизма. Например, в условиях переувлажнения почвы сорт ржи Белта формирует более мощные корни и поэтому более устойчив, чем сорт Вятка-2 [Шевелуха, 1980]. У продуктивных сортов озимой пшеницы (например, Мироновская-808 и Юбилейная) синтез аминокислот в корнях более высокий, чем у сорта Новоукраинка и др. В корнях разных сортов озимых содержится

также разное количество сахаров, что определяет их неодинаковую устойчивость.

Так как сорта отличаются по устойчивости корневой системы к переувлажнению почвы, выпреванию и др., то это следует учитывать при селекции. Вероятно, можно отбирать сорта и по устойчивости корней к кислым почвам, в частности к повышенному содержанию в ней токсичного для растений подвижного алюминия при одновременном регулировании наличия в почве его антагониста — кальция, вносимого при известковании.

Возможен отбор и по анатомической структуре корней — степени развития аэренхимы [Власюк и др., 1973; Алешин, Пономарев, 1979], обуславливающей лучшую аэрацию и водоустойчивость корней, а также надземных органов.

Для повышения устойчивости озимых к выпреванию важно образование большого количества вторичных корней осенью, а весной — усиление их регенерации. М. И. Рыбаковой и др. [1976] установлено, что у озимой пшеницы сорта Мироновская-808 весной более высокая регенерация корней и побегов, чем у других сортов, что имеет важное значение для отрастания ослабленных и поврежденных растений в условиях выпревания и др. Этот способ можно использовать для оценки сортов на устойчивость их к выпреванию.

Усиления образования вторичных корней можно достигнуть и при обработке растений стимуляторами. Например, в наших опытах при обработке растений озимой пшеницы препаратом ТУР за 2 нед до выпревания рост надземных органов замедлился, но усилилось образование вторичных корней. По литературным данным, такой эффект наблюдался и при обработке озимых весной препаратом ТУР для повышения их устойчивости к полеганию.

В наших опытах обработка растений после выпревания препаратом картолин также усиливала образование вторичных корней.

Таким образом, в повышении устойчивости озимых к выпреванию и вымоканию важная роль принадлежит и корневой системе. Поэтому в процессе выращивания растений осенью и в зимний период необходимо создавать условия повышенной аэрации в почве, а при селекции — учитывать устойчивость корневой системы гибридов и сортов к неблагоприятным условиям — выпреванию, вымоканию и др.

Следует отметить, что зимующий клевер, широко распространенный в Нечерноземье, находящийся в таких же условиях под глубоким снегом или переувлажнения почвы, как и озимые, нормально выживает или только частично повреждается.

Это связано, по-видимому, прежде всего с мощной корневой системой клевера, его толстыми широко разветвленными корнями разных порядков, в которых содержится питательных веществ гораздо больше, чем в корнях озимых злаков. Например, в корнях клевера на расстоянии 10 см от корневой шейки осенью содержится до 20 % крахмала, около 3 % азота и много жиров [Родченко, 1960; и др.], а в корневой шейке их содержание еще выше. Перед осенним распаиванием двухгодичного клеверного пласта только в пахотном слое почвы на гектаре остается около 70—80 ц сухой массы корней и в них до 80—100 кг азота [Шатилов, Окнина, 1976; и др.].

А. И. Коровин и др. [1960] наблюдениями в условиях Северного Урала (Соликамск) установили особенности динамики углеводов в корневой шейке

озимого одноукосного клевера красного в период зимовки под глубоким снегом при отрицательной температуре.

В корневой шейке осенью содержание крахмала высокое (18—19 % на сухую массу), затем в зимне-весенний период оно снижается до 3—4 %, благодаря чему количество дисахаридов сохраняется до весны на высоком уровне (12—14 %), а олигосахаридов даже возрастает с 1 до 3 % на сухую массу. У озимых злаков в узлах кущения не содержится жиров и крахмала, а в течение зимы под глубоким снегом сахара быстро расходуются и нет источников их пополнения, поэтому растения теряют устойчивость к выпреванию, морозу и др. И только молодые одногодичные растения клевера с малоразвитой корневой шейкой, а также скошенные поздно осенью двухгодичные растения (особенно при недостатке осадков) не успевают до зимы накопить достаточное количество крахмала, поэтому под глубоким снегом плохо зимуют [Шевелуха, 1958; и др.].

Высокая устойчивость озимого одноукосного клевера (Печерского и др.) к выпреванию, вымоканию и морозам обуславливается усилением роста корней осенью при задержанном росте побегов, более глубоком вынужденном покое почек, а также многоярусном покрове их чешуями (листочками) и укороченными междоузлиями. Благодаря этому почки озимого клевера всегда укрыты снегом лучше, чем почки на длинных междоузлиях у ярового зимующего двуукосного клевера, поэтому лучше зимуют [Душечкин, 1951; Таранец, 1960; и др.].

Не все процессы этой сложной проблемы нам удалось выяснить в одинаковой мере. Однако мы надеемся, что полученные результаты окажутся полезными для практики растениеводства и селекции озимых в Нечерноземной зоне, а также позволят с большей ясностью продолжить исследования в этой области.

## ЛИТЕРАТУРА

- Авдонин Н. С.* Повышение плодородия почв. М.: Колос, 1969. 304 с.
- Агафонов Н. А., Кутова А. А., Шумейко А. Ф.* Влияние пролина на метаболические процессы, связанные с морозостойкостью озимой пшеницы. — В кн.: Науч. работы НИИ сельского хозяйства ЦЧП им. Докучаева: Селекция, семеноводство, защита растений. Воронеж, 1975, с. 11—18.
- Алексеева Н. К.* Влияние сроков сева на динамику содержания сахаров и морозостойкость озимых культур в условиях Среднего Урала. — Биол. науки, 1972, № 1, с. 80—85.
- Алешин Е. П., Пономарев А. В.* Физиология растений. М.: Колос, 1979. 261 с.
- Афиногенов Г. В.* Разработка метода искусственного заражения и оценки ржи на устойчивость к снежной плесени. — Вестн. с.-х. науки, 1981, № 2, с. 73—76.
- Астащенко А. М., Рыбакова М. И.* Действие природных регуляторов роста на рост, развитие, устойчивость к отрицательной температуре растений озимой пшеницы. — В кн.: Совершенствование технологии сельскохозяйственного производства. М., 1974, с. 140—144.
- Белецкая Е. К.* Физиологические основы устойчивости озимых культур к избытку влаги. Киев: Наук. думка, 1979. 210 с.
- Бондарцев А. С.* Болезни культурных растений. М.: ОГИЗ, 1934. 343 с.
- Бутенко Р. Г.* Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. М.: Наука, 1964. 272 с.
- Вареница Е. Г.* Индуцирование мужской стерильности у озимой мягкой пшеницы с помощью этрела. — Вестн. с.-х. науки, 1975, № 7, с. 31—34.
- Вареница Е. Г., Морозова В. А.* Морфологический анализ на ранних этапах селекции. — Вестн. с.-х. науки, 1982, № 2, с. 25.
- Вартапетян Б. Б.* Кислородный стресс и тонкая организация растительной клетки. — В кн.: Проблемы и пути повышения устойчивости к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции. Л., 1981, с. 148—149.
- Васильев И. М.* Зимовка растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956. 308 с.
- Вахмистров Д. Б.* Потребление проростками ячменя элементов питания из эндосперма и наружной среды. — Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 2, с. 551—559.
- Власюк П. А., Белецкая Е. К., Остапчук Е. Д.* Диагностика устойчивости озимых хлебов к вымоканию. — В кн.: Тез. докл. совещ. «Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды». Л., 1973, с. 49—50.
- Воробьев Л. Н.* Энергетические состояния мембран растений и оптимизация  $K^+$  минерального питания. — В кн.: Ионный транспорт в растениях. Киев: Наук. думка, 1979, с. 103—112.
- Генкель П. А.* Физиология растений. М.: Просвещение, 1975. 335 с.
- Генкель П. А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Генкель П. А., Кушниренко С. В.* Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М.: Наука, 1966. 223 с.
- Говоров Л. Н.* Природа различий озимых и яровых форм хлебных злаков в связи с вопросом зимостойкости озимей. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1922/1923, т. 13, с. 525—559.
- Гринева Г. М.* Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М.: Наука, 1975. 279 с.
- Гриф В. Г.* Исследование процессов роста у озимых хлебных злаков при яровизации их отрицательными температурами. — Физиология растений, 1958, т. 5, вып. 6, с. 524—529.
- Джеймс В.* Дыхание растений. М.: Иностран. лит., 1956. 439 с.
- Дунин М. С.* Иммуногенез и его практи-

- ческое использование. Рига: Латгосиздат, 1946. 81 с.
- Душечкин В. И.* В каком состоянии зимуют побеги многолетних трав. — Докл. АН СССР, 1951, т. 76, вып. 6, с. 80—82.
- Жолкевич В. Н.* Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 230 с.
- Задонцев А. И., Пикущ Г. Р., Гриценко А. Л.* Углубление узла кущения и повышение продуктивности озимой пшеницы под действием хлорхолинхлорида. — Вестн. с.-х. науки, 1970, № 1, с. 26—32.
- Захарин А. А.* К вопросу о прочности связи некоторых минеральных ионов растений, полученных методами физико-химического фракционирования. — В кн.: Ионный транспорт в растениях. Киев: Наук. думка, 1979, с. 236—243.
- Золотарев А. И.* Защита озимой ржи от болезней и гибели при перезимовке. Ижевск: Удмуртия, 1977. 54 с.
- Золотарев А. И.* Инфекционное выпревание озимых хлебов и обоснование мер борьбы с ними в восточных районах Нечерноземной зоны РСФСР. Л.: ВИЗР, 1979, с. 1—40.
- Калитин Н. Н.* Опыт изучения радиационных свойств снегового покрова. — Изв. ГГО, 1931, № 1/2, с. 9—18
- Кедрова Л. И., Конюкова Л. В.* Содержание углеводов в зимующих растениях сортов озимой ржи. — В кн.: Тр. НИИ сельского хозяйства Северо-Востока. Киров, 1974, с. 83—89.
- Кларксон Д.* Транспорт ионов и структура растительных клеток. М.: Мир, 1978. 368 с.
- Козлов Г. И.* О температурах прекращения и возобновления роста озимых. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1980, т. 66, вып. 1, с. 17—24.
- Колкунов В. В.* Гибель озимых хлебов и мероприятия по ее предупреждению: 34-е приложение к трудам по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1929, с. 55—59.
- Коровин А. И.* Роль температуры и минерального питания. М.: Гидрометеоздат, 1972. 283 с.
- Коровин А. И., Барская Т. А., Новицкая Ю. Е.* Некоторые особенности перезимовки озимых культур и многолетних трав на севере. — В кн.: Физиология устойчивости растений. Изд-во АН СССР, 1960, с. 54—58.
- Кружилин А. С.* Накопление сахаров при яровизации озимых, двуручек и яровых пшениц. — Физиология растений, 1963, т. 10, вып. 3, с. 81—85.
- Кружилин А. С.* Влияние светового режима на развитие растений. — Вестн. АН СССР, 1964, № 5, с. 93—99.
- Кружилин А. С.* Физиологические реакции озимых растений при выпревании. — Физиология и биохимия культ. растений, 1973, т. 3, вып. 6, 602—607.
- Кружилин А. С.* Биологические особенности и продуктивность орошаемых культур. М.: Колос, 1977. 274 с.
- Кружилин А. С., Шведская З. М.* Физиологические изменения в онтогенезе озимой пшеницы в связи с ее морозостойкостью. — В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 123—130.
- Кружилин А. С., Шведская З. М.* Углеводно-белковое истощение озимых при физиологическом выпревании. — Физиология растений, 1974, т. 21, вып. 5, с. 1007—1013.
- Кружилин А. С., Шведская З. М.* О выпревании озимых культур в условиях Нечерноземья. — С.-х. биология, 1981, т. 16, № 1, с. 66—69.
- Кружилин А. С., Шелепова О. В.* К методике предварительной оценки озимых на устойчивость к физиологическому выпреванию. — В кн.: Селекция, семеноводство, сортовая агротехника озимой ржи и яровых зерновых культур. Киров, 1978, с. 106—110.
- Кулаева О. Н.* Цитокинины, их структура и функция. М.: Наука, 1973. 264 с.
- Куперман Ф. М., Моисейчик В. А.* Выпревание озимых культур. Л.: Гидрометеоздат, 1977. 168 с.
- Купревич В. Ф.* Физиология больного растения в связи с общими вопросами паразитизма. М.: Изд-во АН СССР, 1947. 299 с.
- Курсанов А. Л.* Транспорт ассимилятов в растениях. М.: Наука, 1976. 646 с.
- Лебедев С. И., Киряцева О. Х., Сакало Н. Д.* Влияние низких температур на структуру хлоропластов и метаболизм проростков озимой пшеницы. — Физиология и биохимия культ. растений, 1972, т. 4, вып. 6, с. 602—607.
- Мединец В. Д.* Зависимость урожая зерна озимой пшеницы от накопления надземной массы. — Вестн. с.-х. науки, 1967, № 1, с. 19—26.
- Мезенцева Г. В., Веселова К. П.* К оценке селекционного материала на устойчивость ржи на морозостойкость. — В кн.: Тр. НИИ сельского хозяйства

- Северо-Востока. Киров, 1974, с. 80—83.
- Механик Ф. Я., Голицинский Д. А.* К вопросу о физиологии выпревания озимых. — Тр. Белорус. СХИ, 1939, т. 8 (30), № 2, с. 27—35.
- Молотковский Ю. Г., Жесткова И. М.* О механизме защитного действия сахаров к высокой температуре. — Физиология растений, 1964, т. 11, вып. 11, с. 301—307.
- Мосолов В. П.* Агротехника в борьбе с гибелью озимых культур. Казань: Татар. кн. изд-во, 1934. 207 с.
- Мухин Н. Д., Осин А. Е.* Основы получения высоких урожаев в Белоруссии. Зерновое хоз-во, 1977, № 8, с. 34—35.
- Мухин Н. Д., Семенова Н. Ю., Пугачева Т. И., Соколова Н. А.* Селекция и некоторые приемы выращивания тетраплоидного сорта озимой ржи Белта. — В кн.: Селекция, семеноводство и агротехника озимой ржи. М.: Колос, 1971, с. 18—30.
- Осипова О. П., Нюткеева К. А.* Кратковременное действие отрицательных температур на фотосинтетический аппарат листьев различных по устойчивости видов картофеля. — В кн.: Хлорофилл. Минск, 1974, с. 331—339.
- Остаплюк Е. Д., Курочкина Л. А., Чернавский О. Ф.* Влияние гипоксии на интенсивность дыхания прорастающих семян растений озимых. — Физиология и биохимия культ. растений, 1975, т. 7, вып. 4, с. 360—366.
- Першин Н. П.* Определение жизнеспособности растений с помощью тетразола. — С.-х. хозяйство, 1973, № 1, с. 32.
- Петерсон Э. К.* Влияние допосевной обработки семян хлорхолинхлоридом на рост и зимостойкость озимой пшеницы. — В кн.: Регуляция роста и питания растений. Рига: Зинатне, 1976, с. 36—43.
- Петренко А. В., Митрахович Л. М.* Изменение содержания хлорофилла в процессе онтогенеза листа в условиях затемнения и при воздействии кинетина. — Изв. АН БССР. Сер. биол., 1981, № 3, с. 53—56.
- Пухальский А. В.* Сорты польских озимых пшениц в условиях Подмосковья и перспективы использования их в селекции. — Вестн. с.-х. науки, 1965, № 7, с. 73—80.
- Родченко О. П.* Перезимовка клевера и люцерны в Иркутской области. — В кн.: Зимостойкость сельскохозяйственных культур. М., 1960, с. 207—215.
- Рубин Б. А., Арциховская Е. В.* Биохимия и физиология иммунитета растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. 352 с.
- Рыбакова М. И., Батршина А. А.* О современных методах диагностирования состояния озимых посевов. — В кн. Зимостойкость озимых хлебов и многолетних трав. Киев: Наук. думка, 1976, ч. 1, с. 64—69.
- Рыбакова М. И., Денисова Р. Р., Попов Б. А.* О структуре хлоропластов листьев озимой пшеницы и ржи после зимовки. — Физиология растений, 1971, т. 18, вып. 6, с. 1260—1263.
- Салаяев Р. Н., Чернышев В. И.* Биогенез мембран у изолированных капель протоплазмы харовых водорослей. — В кн.: Ионный транспорт в растении. Киев: Наук. думка, 1979, с. 119—121.
- Саранин К. И., Оглезнева В. В.* Агротехника и зимостойкость озимой пшеницы. — Зерновое хоз-во, 1977, № 7, с. 27—28.
- Сегета В.* К проблеме зимостойкости озимых в Чехословакии. — В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 22—26.
- Семихатова О. А.* Методы оценки энергетической эффективности дыхания растений. Л.: Наука, 1967. 94 с.
- Сказкин Ф. Д.* Влияние избыточного увлажнения почвы на растения в различные периоды их развития. — Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 3, с. 269—275.
- Срезневский Б. И.* Сельскохозяйственная метеорология. — Агроном, 1913. 511 с.
- Стефановский И. А.* Устойчивость зерновых культур к избыточному увлажнению. — Вестн. с.-х. науки, 1965, № 3, с. 56—60.
- Стихин М. Ф., Денисов П. В.* Озимая рожь и пшеница в Нечерноземной полосе. М.: Колос, 1977. 320 с.
- Титова З. В., Зайцева М. Г.* Роль щавелевоуксусной кислоты и двухвалентных катионов в регуляции дыхания митохондрий в условиях пониженных температур. — В кн.: Тез. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975, с. 456.
- Тиунов А. Н., Глухих Н. А., Хорькова О. А.* Озимая рожь. М.: Колос, 1969. 392 с.
- Тиунова К. П.* Повышение зимостойкости и урожайности озимой пшеницы на Северо-Востоке Европейской части СССР. — Агробиология, 1954, № 3, с. 17—23.

- Таранец М. П. Морозоустойчивость травянистых растений в онтогенезе. — В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960а, с. 139—149.
- Ткачев М. В. Оценка сортов озимой ржи на устойчивость к вымоканию в условиях Ленинградской области: Автореф. дис. . . канд. с.-х. наук. Л.: ЛСХИ, 1971. 19 с.
- Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М.: Сельхозгиз, 1940. 366 с.
- Туманов И. И. Физиология закаливания и зимостойкости растений. М.: Наука, 1979. 350 с.
- Туманов И. И., Бородина И. Н., Олейникова Т. В. Роль снегового покрова при перезимовке озимых посевов. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1935, № 6, с. 3—57.
- Туманов И. И., Трунова Т. И. Первая фаза закаливания к морозу озимых растений в темноте на растворах сахаров. — Физиология растений, 1963, т. 10, вып. 2, с. 176—188.
- Туманов И. И., Трунова Т. И., Смирнова Н. А., Зверева Г. Н. Роль света в развитии морозостойкости растений. — Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 1, с. 132—138.
- Тупеневич С. М. Снежная плесень при выпревании озимых хлебов. — Изв. курсов по прикл. зоологии и фитопатологии, 1940, № 10, с. 5—108.
- Тупеневич С. М. Роль сорта и агротехники в борьбе со снежной плесенью на посевах озимых хлебов. — В кн.: Селекция, семеноводство и агротехника озимой ржи. М., 1971, с. 334—341.
- Удовенко Г. В., Ткачев М. В. Устойчивость озимой ржи к вымоканию в связи с их физиологическими особенностями. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1970, т. 43, вып. 1, с. 79—87.
- Федоренко И. Н. Причины гибели озимых и меры борьбы с ними в таежной зоне Западной Сибири. — В кн.: Зимостойкость с.-х. культур. М., 1960, с. 166—170.
- Хоринко П. А. Причины гибели и агрокомплекс высоких урожаев озимой пшеницы в Пермской области. — В кн.: Зимостойкость с.-х. культур. М., 1960, с. 153—158.
- Чиркова Т. В., Гревкина Г. С. Влияние анаэробных условий на функционирование гликоксилатного цикла в проростках пшеницы и риса. — Вестн. ЛГУ, 1982, № 9, с. 73—78.
- Шабельская Э. Ф., Семенов Г. А., Гвардиан В. Н., Тагеева С. В. Нарушения ультраструктуры хлоропластов и изменения их числа в листьях картофеля в условиях продолжительного полного затенения. — В кн.: Хлорофилл. Минск: Наука и техника, 1974, с. 320—329.
- Шатилов И. С., Окнина Г. М. Химический состав клевера красного как показатель обеспеченности его элементами питания. — Изв. ТСХА, 1976, вып. 2, с. 30—38.
- Шведская З. М., Кружилин А. С. Рост и состояние растений озимой пшеницы во время выпревания. — Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 2, с. 428—431.
- Шведская З. М., Кружилин А. С., Астахова Н. В. О процессе истощения растений озимой пшеницы в стерильной культуре. — Физиология растений, 1975, т. 22, вып. 4, с. 838.
- Шведская З. М., Кружилин А. С., Астахова Н. В. Морозостойкость проростков озимой пшеницы в стерильных условиях выращивания. — Физиология растений, 1973, т. 20, вып. 5, с. 1057—1061.
- Шевелуха В. С. О причине гибели клевера первого года пользования. — Агробиология, 1958, № 1, с. 130—131.
- Шевелуха В. С. Периодичность роста сельскохозяйственных культур и пути ее регулирования. М.: Колос, 1980. 455 с.
- Шлык А. А. Метаболизм хлорофилла в зеленом растении. Минск: Наука и техника, 1965. 396 с.
- Яковлев Н. Н. Климат и зимостойкость озимой пшеницы. М.; Л.: Гидрометеониздат, 1966. 419 с.
- Яковлева Г. А., Молотковский Ю. Г. Влияние *n*-хлормеркурибензоата на ионную проницаемость мембран тиллакоидов. — Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 4, с. 710—719.
- Ярковой А. С. Ледяная корка на посевах. — Зерновое хоз-во, 1975, № 2, с. 20—21.
- Bogges S., Stewart C. Contribution of arginine to proline accumulation in water stressed Barley leaves. — Plant Physiol., 1976, vol. 58, N 6, p. 796—797.
- Butenco R., Gumin-Guan. The influence of growth substances on differentiation of shoot apices cultivated in vitro, by Petro. — In: Proc. of Symp. Praha — Nitra 1964 „Differentiation and apical meristems and some problems of ecological regulation of development of plants”. Praha: Czechoslovak Acad. of Sciences, 1966, p. 73—78.

- Horst W.* Effect of aluminium on root growth of *Vigna*. — *Ztschr. Pflanzenphysiol.*, 1983, Bd. 109, N 2, S. 95—103.
- Lieberman M., Craft C., Audia W., Wilcox W.* Biochemical studies of chilling injury in sweet potatoes. — *Plant Physiol.*, 1958, vol. 33, N 5, p. 307—311.
- Miado G.* Effects of flooding on leaf water. — *New Phytol.*, 1983, vol. 93, N 3, p. 369—376.
- Murato T., Tatsumi Y.* Ion leakage in chilling plant tissues. — In: *Low temperature stress in crop plants*. N.-Y.: Acad. Press, 1979, p. 153—163.
- Pennazio S., Sapetti G.* Electrolyte leakage in relation to Viraland abiotic stresses inducing necrosis in Cowpea leaves. — *Biol. plant.*, 1982, vol. 24, N 3, p. 218—225.
- Reibach P., Benedict C.* Biosynthesis of starch in proplastids of germinating *Ricinus communis* endosperm tissue. — *Plant Physiol.*, 1982, vol. 70, N 1, p. 252—256.
- Roy W. Curtis.* A mung bean assay for malforming-induced growth stimulation. — *Plant Physiol.*, 1976, vol. 57, N 3, p. 365.
- Schaffnit E.* Der schneeSchimmel und die übrigen durch *Fusarium nivale* hervorgegerufenen krankheitsercheinungen des Getreides. — *Land. J.*, 1912, Bd. 43, S. 521—648.
- Steward F., Pollard J.* <sup>14</sup>C-proline and hydropline in the protein metabolism of plants. — *Nature*, 1958, vol. 182, N 4639, p. 828.
- Veen B.* Relation between respiration and root activity. — *Plant and soil*, 1981, vol. 63, N 1, p. 2—8.
- Wangman G., Bellang D.* Movement of cations in some plant species prior to leaf senescence. — *Ann. Bot.*, 1981, vol. 47, N 1, p. 141—145.
- Wright M., Simon E.* Chilling in cucumber leaves. — *J. Exp. Bot.*, 1973, vol. 24, N 79, p. 400—412.
- Zsoldos F.* Coldshock injury and its relation to ion transport by roots. — In: *Low temperature stress in crop plants*. N. Y.: Acad. press, 1975, p. 123—141.

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение . . . . .	3
Влияние внешних условий на состояние растений . . . . .	6
Влияние температуры . . . . .	6
Влияние влажности среды на выпревание озимых . . . . .	11
Роль света в период зимовки растений . . . . .	19
Физиологические изменения в растениях . . . . .	25
Рост и развитие растений . . . . .	25
Динамика содержания сахаров в растениях при выпревании . . . . .	38
Изменение содержания белков и аминокислот . . . . .	45
Дыхание растений . . . . .	50
Состояние хлоропластов и проницаемость клеток . . . . .	53
Роль снежной плесени при выпревании растений (фитопатологическое выпревание) . . . . .	65
Заключение . . . . .	77
Литература . . . . .	82

**Алексей Степанович К р у ж и л и н**  
**Зинаида Михайловна Ш в е д с к а я**  
**УСТОЙЧИВОСТЬ ОЗИМЫХ РАСТЕНИЙ**  
**К ВЫПРЕВАНИЮ**

*Утверждено к печати*  
*ордена Трудового Красного Знамени*  
*Институтом физиологии растений*  
*им. К.А. Тимирязева Академии наук СССР*

Редактор издательства *Г.П. Панова*  
Художник *Э.А. Дорохова*  
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*  
Технический редактор *О.В. Аредова*  
Корректор *З.Д. Алексеева*

ИБ № 31057

Подписано к печати 17.10.85. Т – 15580  
Формат 60 X 90 1/16. Бумага книжно-журнальная  
Гарнитура Литературная (фотонабор)  
Печать офсетная. Усл.печ.л. 5,5. Усл.кр.-отт. 5,7  
Уч.-изд.л. 7,0. Тираж 1500 экз. Тип. зак. 593  
Цена 1р. 10к.

Ордена Трудового Красного Знамени  
издательство "Наука"  
117864 ГСП-7, Москва В-485  
Профсоюзная ул., д. 90  
Ордена Трудового Красного Знамени  
1-я типография издательства "Наука"  
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12