
И. Ф. Беликов

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ АССИМИЛЯЦИИ У СОИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

ВВЕДЕНИЕ

В физиологии растений проблема передвижения пластических веществ в организме растений является одной из важнейших. Начало ее изучению было положено около трехсот лет назад, когда итальянский ученый Мальпиги (Malpighi, 1675) и английский ученый Грю (Grew, 1682) отметили у растений движение соков в восходящем и нисходящем направлениях. По мере накопления фактов важность изучения данной проблемы возрастала и ей уделялось все большее и большее внимание. Так, по словам Леконта (Lecoute, 1889), в физиологии растений нет проблемы более важной, чем передвижение веществ. Крафтс (Crafts, 1951) отмечал, что передвижение веществ для растений имеет такое же значение, как для животных кровообращение.

Вопросам, связанным с передвижением веществ в организме растений, посвящена большая литература, в том числе и обзорного характера (Кэртис, 1937; Сабинин, 1940; Курсанов, 1953, 1957, 1960; Афанасьева, 1955; Mason a. Phillis, 1936). Создано много гипотез, предложено большое число теорий. Несмотря на это, проблема движения и распределения питательных веществ в организме растений до сих пор остается малоизученной. Четверть века назад в предисловии к книге Кэртиса Д. А. Сабинин писал: «Теория передвижения в растении веществ, особенно органических, еще не создана, это дело будущего». Хотя с тех пор физиологами, особенно коллективом Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева под руководством А. Л. Курсанова, и проделана большая работа, получено много ценных сведений о продуктах передвижения, о путях и скорости оттока, механизме движения, «будущее» еще не стало настоящим. На двадцатом чтении, посвященном К. А. Тимирязеву, докладывая о взаимосвязи физиологических процессов в растении, А. Л. Курсанов (1960) отметил: «Физиология целого растения еще только начинает развиваться на новой основе».

Трудность изучения данной проблемы состоит в следующем. Во-первых, растительный мир весьма разнообразен. Среди растений встречаются такие, у которых имеется только один хлоропласт, например хлорелла (*Chlorella*). У последней путь движения ассимилятов от места образования до их употребления ничтожно мал. В то же время существуют растения гиганты, например, секвойя и некоторые виды эвкалиптов, у которых от ассимиляционного аппарата до корней более ста метров. Следовательно, системы, обеспечивающие передвижение веществ, у этих растений различны. Если при этом еще учесть, что растительный мир разнообразен по морфологическим и анатомическим признакам, характеру обмена веществ, продолжительности прохождения отдельных фаз и жизни всего организма, интенсивности роста, местообитанию, станет понятным, почему оказывались несостоятельными многие гипотезы и теории, претендовавшие на универсальность объяснения закономерностей движения веществ в растениях.

Во-вторых, применяемые при изучении движения продуктов фотосинтеза методы все еще далеки от совершенства.

До последнего времени движение веществ в организме растений изучалось главным образом методом кольцевания и окрашивания растворов. Хотя таким путем и было получено много ценных сведений, но проблема движения и распределения растворимых веществ между органами растений решалась чрезвычайно медленно. Отсутствие точных данных порождало много гипотез, большое количество противоречивых теорий, поэтому интерес к проблеме то увеличивался, то ослабевал.

С разработкой методов — индикаторного, радиоактивных изотопов, радиохроматографии и других, — когда стали возможны прямые наблюдения за передвижением веществ в живом организме растения, возрос интерес к изучению данной проблемы. Это дает основание надеяться, что с применением современных методов исследования в недалеком будущем будет разработана теория передвижения веществ в организме растений.

В настоящем обзоре мы не намерены касаться истории вопроса различных гипотез и теорий, посвященных данной проблеме, они изложены, и им дан критический разбор в упомянутых ранее монографических работах и в докладе А. Л. Курсанова (1960) на двадцатом Тимирязевском чтении.

Во всех зеленых растительных формах на земном шаре, обитающих на суше или в воде, начиная от одноклеточных водорослей до высокоорганизованных цветковых растений, протекает на свету процесс фотосинтеза. Органические вещества от места их образования, хлоропластов клеток, обычно направляются в другие органы растения, которые не обладают фотосинтетической способностью. Что же вызывает это перемещение? Движущей силой ассимилятов и продуктов их превращения

является, с одной стороны, процесс дыхания, а с другой — процесс новообразования структур организма.

Процесс дыхания свойствен всем живым клеткам, они поэтому нуждаются постоянно в притоке веществ, обладающих определенным запасом потенциальной энергии, но на это расходуется только часть метаболитов. Основная же масса ассимилятов в процессе роста и развития расходуется на образование новых тканей и органов растения: хлорофиллоносной ткани, проводящих путей, корней, органов плодоношения и т. д. При этом также требуется вода, азотистые и минеральные вещества.

Таким образом, процесс ассимиляции и диссимиляции является основным процессом, обуславливающим распределение ассимилятов в растении.

Большим и сложным вопросом, вызывающим у исследователей много споров, является механизм передвижения веществ по проводящей системе. То, что вещества в организме растений передвигаются по ксилеме и флоэме, не вызывает сомнений (Mangham, 1917). До последнего времени считалось, что минеральные вещества вместе с током воды от корней в надземные органы поступают по ксилеме, а продукты фотосинтеза движутся вниз по флоэме. Это утверждение было поколеблено при применении в исследованиях метода меченых атомов. Коуэлл (Colwell, 1942), применив P^{32} при внекорневой подкормке кабачков, отметил, что из листьев фосфор перетекает главным образом по флоэме. При недостатке воды фосфор передвигается преимущественно по ксилеме. Чен (Chen, 1951), работая с укорененными черенками ивы, обнаружил, что P^{32} из корней двигался по ксилеме и флоэме. Более подробно этот вопрос был изложен в работе Е. И. Ратнера, Т. А. Ачимочкиной и С. Ф. Ухиной (1959). Применив в исследованиях P^{32} , авторы установили, что при восходящем движении фосфора из корней в надземные органы между ксилемой и флоэмой он обменивается легко. Все это говорит о том, что ксилеме нельзя считать основным путем для восходящего тока.

О путях и механизме передвижения органических веществ у исследователей нет единства мнений. Одни придерживаются точки зрения, что ассимиляты передвигаются пассивно в силу разности тургорного давления, возникающей вследствие различной концентрации растворов на противоположных концах проводящей системы (Münch, 1930; Bauer, 1952; Zimmerman, 1958; Esau, Curgier a. Cheadle, 1957).

Согласно другой точке зрения, которой придерживается А. Л. Курсанов (1952), его сотрудники и некоторые иностранные авторы (Schumacher, Hülsbrück, 1955; Willenbrink, 1957), в проводящих путях происходит не свободное перетекание растворов, а совершается активный перенос молекул, при этом энергия черпается из метаболизма самих ситовидных или

сопровождающих клеток. А. Л. Курсанов и М. Запрометов еще в 1949 г. утверждали, что отток органических веществ является сложным физиологическим процессом, неразрывно связанным с обменом веществ всего организма. Эта точка зрения наиболее правильная, так как основана на признании того, что органы растения представляют собой единую систему, и любой процесс в отдельной ткани обусловлен жизненной необходимостью всего организма, в силу чего движение сахаров, аминокислот и других продуктов происходит против градиента концентрации.

Рост и развитие растительных организмов, независимо от сложности их устройства и продолжительности жизни, протекают по этапам, т. е. органы и ткани организма образуются не все одновременно, темп роста и развития их неравномерный, что и обуславливает неодинаковую направленность движения веществ в онтогенезе организма. Таким образом, отток продуктов фотосинтеза из листьев в онтогенезе происходит в соответствии с этапами роста и развития растения.

Поэтому, чтобы целенаправленно управлять процессами роста и развития растений различных систематических групп, необходимо хорошо знать их биологические особенности и способы воздействия на ускорение или замедление движения метаболитов.

В 1948 г. нами было начато изучение биологии сои. При обследовании ее посевов в колхозах и совхозах Дальнего Востока было подмечено, что с отмиранием листа в том же узле, как правило, бобы становились неполноценными или вовсе опадали. Такое явление характерно для посевов относительно загущенных, преимущественно в нижнем ярусе растений, где взаимное затенение сильно нарушает световой режим (Беликов, 1954а). Опыты (Беликов, 1954) с искусственным удалением части листьев верхнего яруса у растений, находящихся в благоприятных условиях светового режима, показали, что в узлах, лишённых листьев, бобы опадали и среди них было много абортированных. Все эти факты указывают на то, что у растений сои ассимиляты от каждого листа поступают преимущественно к бобам, находящимся в его пазухе. Чтобы убедиться в этом, в 1953 г. по совету А. Л. Курсанова мы применили метод меченых атомов, углерод C^{14} , а затем и P^{32} . В последующие годы круг исследований был значительно расширен, изучалось движение и перераспределение ассимилятов по фазам развития, при искусственном удалении листьев и бобов, применении затенения листьев и т. д. Итоги семилетних (1953—1959) исследований и являются предметом изложения.

МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Основным объектом наших исследований являлся наиболее распространенный в Приморском крае сорт сои — Приморская 529. Наряду с ним использовались и другие сорта: Амурская 41, Уссурийская 154, Сынлинхуан 4, Фрюне Броуне, Уссурийская 29 и Победа. Соя выращивалась на опытном поле Ботанического сада Дальневосточного филиала Сибирского отделения Академии наук СССР и Дальневосточной станции ВИР, на грядах шириною 100—150 см и длиной 20—30 м с площадью питания 60 × 10 см, а в некоторых опытах 60 × 60 см по 1 и 4 растения в гнезде. Часть опытов была проведена в вегетационных сосудах.

Листья сои подкармливались углекислотой, в которой был меченый углерод ($C^{14}O_2$), при этом листья от растения не отделялись. Камерой воздушного питания отдельных листьев служили одно-двухлитровые эрленмейеровские колбы (Беликов, 1955). С 1958 г. применялась камера, описанная О. В. Заленским с сотрудниками (1955), и камера, сконструированная нами для подкормки всего растения (рис. 1). Концентрация CO_2 в камере доводилась до 1—2%, а C^{14} — до 5—12 мккюри на литр объема воздуха. Экспозиция в зависимости от погодных условий продолжалась 10—20 мин. Согласно условиям опыта у листьев брались диски листовых пластинок диаметром 15 и 19 мм. Опыты с подкормкой обычно проводились между 9 и 11 часами и после 16 часов.

В первых же опытах было отмечено, что радиоактивность отдельных листочков тройчатого листа и даже различных участков листовой пластинки одного листочка была неодинаковой. Причина этого — разное расположение листьев по отношению к свету. Большая радиоактивность наблюдалась в тех участках листовой пластинки, куда лучи солнца падали под прямым углом. Там, где лучи падали под меньшим или большим углом, радиоактивность листа была меньшей. Диски листовых пластинок брались всегда с равноосвещенных мест.

Для определения радиоактивности в стеблях, корнях, семенах под прессом в 7—8 атм. из сухого вещества делались таблетки диаметром 17 мм, весом 0,15—0,20 г. Радиоактивность при подкормке C^{14} и P^{32} определялась с помощью торцового счетчика на установке типа Б- и Б-2.

Приступая к исследованиям, мы считали, что $C^{14}O_2$, введенная в листья, используется в процессе фотосинтеза так же, как и нерадиоактивная углекислота. Такое мнение основывалось на многочисленных работах (Камен, 1946; Незговорова, 1951, 1952; Доман, Кузин, Мамуль и Худяков, 1952; Benson a. the, 1950; Agonoff, 1950; Верноп а. Agonoff, 1952). В листьях подкормленных радиоактивной углекислотой ($C^{14}O_2$), вскоре обнаружи-



Рис. 1. Камера для питания растений радиоактивным углеродом (C^{14})

вался радиоактивный углерод в глюкозе, фруктозе, сахарозе, аминокислотах и других продуктах ассимиляции.

Е. Рабинович (1951—1959), обобщая работы многих исследователей, изучавших фотосинтез с помощью меченого углерода, приходит к заключению, что основная масса меченых C^{14} соединений усваивается в процессе фотосинтеза.

Результаты определения радиоактивности листьев и других органов и тканей растений дали нам основания считать, что образовавшиеся в опытных растениях радиоактивные вещества являются продуктами ассимиляции.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА В ОНТОГЕНЕЗЕ СОИ

Проблема изучения индивидуального развития растения имеет весьма важное значение для познания растительного мира. Вопросы агротехники (удобрения, нормы высева семян, способы посева), селекции, борьбы с вредителями и болезнями растений, светокультуры, водного режима и другие нельзя решать без учета роста и развития растений. За последнее десятилетие проблеме роста и развития посвящен ряд монографических работ (Гребинский, 1953; Скрипчинский, 1956; Добрунов, 1956; Чайлахян, 1958; Казарян, 1959).

В своих исследованиях мы поставили задачу проследить за распределением продуктов фотосинтеза у сои от первых дней жизни растения до полного отмирания его.

Период от появления всходов до начала образования бобов у культивируемых в Приморском крае сортов сои длится 50—70 дней, что зависит от сорта и метеорологических условий. Интенсивность роста и мощность растения зависят от условий среды. На высокоплодородных почвах к началу бобообразования растения достигают большой мощности: длина главного стебля 70—100 см, в узлах его насчитывается от 15 до 23 листьев, а вместе с боковыми побегами — 50—60; на отдельных растениях узлов и листьев образуется 100—150. К концу этого периода мощной становится и корневая система: отдельные корни уходят в глубь почвы на 1,8 м, а по горизонтали — до 1,5 м, на корнях образуется большое число клубеньков (Беликов, Ткаченко, 1952).

Начальные фазы развития

Характерной особенностью начального периода жизни растения сои (до образования 3—4 тройчатых листьев) является медленный рост надземной массы. Чтобы проследить, как распределяются ассимилянты в организме растения в начальный период жизни, мы провели полевые и вегетационные опыты.

Опыты 1957 г. В Ботаническом саду было высеяно четыре сорта сои — Приморская 529, Уссурийская 154, Сылинхуан 4 и Фрюне; Броуне. Растения подкармливались $C^{14}O_2$, когда они имели четыре взрослых листа и пятый растущий. Для подкормки радиоактивной углекислотой у всех сортов было выделено по четыре растения. У первого — подкармливался тройчатый лист первого узла, у второго — лист второго узла, у третьего — третьего узла, а у четвертого — лист четвертого узла. Для всех четырех сортов получены близкие данные, поэтому цифровой материал приводится только для двух сортов (табл. 1 и 2).

Таблица 1

Радиоактивность листовых пластинок растений сон,
имп/мин на диск, $d = 19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Приморская 529				Фрюне Броуне			
	Растения							
	1	2	3	4	1	2	3	4
5	1	259	383	142	13	43	858	950
4	1	30	20	5208	0	20	39	2670
3	3	11	2602	5	2	3	4186	1
2	2	1332	0	0	1	3833	4	0
1	3997	5	4	0	2791	1	1	2

Из этих данных видно, что от листьев нижнего яруса к верхним растущим листьям ассимиляты не поступали, в то время как от листьев других ярусов они поступали в большом количестве (табл. 1). В этих опытах, так же как и в ранее опубликованных

Таблица 2

Радиоактивность различных частей растений сон, имп/мин
на диск таблетки, $d = 17$ мм

Часть растения	Приморская 529				Фрюне Броуне			
	растения							
	1	2	3	4	1	2	3	4
Стебель выше подкормлен- ного листа	98	305	1174	829	83	91	883	3033
Стебель ниже подкормлен- ного листа	304	448	588	456	447	481	1104	1120
Главный корень	45	218	351	125	155	154	430	28
Боковые ко- решки . . .	39	143	368	55	44	90	25	6
Всего	486	1114	2471	1465	729	806	2512	4187

(Беликов, 1955а), мы обратили внимание на то, что взрослые листья не «делятся» друг с другом продуктами фотосинтеза. Подобное явление отмечено у сон (Гунар и Крастина, 1957; Thaine, Ovenden, Turner, 1959), у томатов, периллы, подсолнечника и др. (Литвиненко, 1957; Прокофьев, Жданова, Соболев, 1957; Чайлахян и Бутенко, 1957; Казарян и Балагазян, 1955; Казарян, 1956).

Из данных табл. 2 видно, что продуктивность листьев неодинакова. Листья нижнего яруса поглощали $C^{14}O_2$ в несколько раз меньше, чем листья верхних ярусов; это объясняется, с одной стороны, меньшей их площадью, а с другой — их относительной старостью. При подкормке листьев нижнего яруса от последних ассимиляты направляются в нижнюю часть растения, а при подкормке листьев верхних ярусов — большая их часть обнаружена в верхушке растения. Так, у сорта Приморская 529 при подкормке листа 1-го яруса 76% ассимилятов направляются вниз и только 24% — вверх; у сорта Фрюне Броуне — соответственно 82 и 18%. При подкормке же листа 4-го яруса количество ассимилятов, направляющихся вниз, у сорта Приморская 529 равно 25%, а у Фрюне Броуне — 29%; вверх — соответственно 65 и 71%.

Опыты 1958 г. Опыт 1. Соя сорта Уссурийская 29 была высеяна в вегетационных сосудах 28 апреля; растения подкармливались через листья $C^{14}O_2$ 5 июня. К этому времени они имели высоту 30 см, полноценные зеленые семядоли, парные листья и по три тройчатых листа. Ко дню подкормки у первого тройчатого листа рост листовой пластинки уже прекратился, а у второго и третьего — протекал активно.

Таблица 3

Радиоактивность листовых пластинок различных ярусов растений сои, *имп./мин* на поверхность диска, $d = 19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1		Растение 2	
	10.VI	19.VI	10.VI	19.VI
5	—	18	—	218
4	103	25	1502	201
3	54	46	480	279
2	27	20	1078	893
1	7	1	15	1
Парные листья: а	27	7	14	0
б	558	513	15	6

Радиоактивной углекислотой у растения 1 был подкормлен один из парных листьев, а у растения 2 — тройчатый лист второго узла (табл. 3). Пробы — диски листовых пластинок брались через 5 и 15 дней после подкормки, за этот период образовалось по два новых листа.

Было установлено, что парные листья как органы ассимиляции играют заметную роль, даже при наличии у сои трех тройчатых листьев. По мере появления новых тройчатых листьев значение первоначальных утрачивается, они желтеют и опадают. В первые же дни жизни растения парные листья и семядоли являются главным ассимилирующим органом. Поэтому при обработке посевов в этот период необходимо предусматривать меры предосторожности, не допуская повреждения растений, а тем более обрыва. Как видно из тех же данных, тройчатый лист второго узла обладал большей фотосинтетической активностью, чем парный лист. Продукты фотосинтеза от него в значительных количествах поступали в точку роста стебля к молодым растущим листьям. Оба растения после взятия проб-дисков 19 июня были вынуты из сосудов, освобождены от земли и загербаризированы. Из сухих частей растений были сделаны таблетки и определена их активность (табл. 4)

Таблица 4

Распределение радиоактивного углерода (C^{14}) между органами растения сои, *имп/мин* на поверхность таблетки, *d = 17 мм*

Часть растения	Растения	
	1	2
Верхушка стебля	20	425
Стебель выше подкормленного листа . . .	43	2208
Стебель ниже подкормленного листа . . .	381	965
Главный корень	200	633
Мелкие корешки	122	625

У растения 1 радиоактивной углекислотой подкармливался парный лист, больше всего C^{14} было обнаружено в органах, расположенных ниже подкормленного листа — стебле, главном корне и боковых корешках; в верхней части растения его было в несколько раз меньше. Все это говорит о том, что основной поток ассимилятов у первого растения направлялся вниз, у второго растения, наоборот, — вверх. Следовательно, в ранней фазе развития растения, при наличии на стебле только трех тройчатых листьев, из которых два были растущими, уже заметно разделение функций между листьями в снабжении ассимилятами различных органов растения. Нижние листья обеспечивают продуктами фотосинтеза корни и нижние части стебля, а верхние листья — верхушку растения, т. е. те его части, которые к ним ближе расположены.

Опыт 2. В данном опыте растения сои были того же сорта и возраста, что и в опыте 1. Пробы-диски брались 10 и 19 июня, подкормка была проведена 9 июня. У растения 1 подкармливался лист первого узла, у 2 — лист второго узла, у 3 — лист третьего узла. Последний был молодой, энергично растущий. К моменту взятия последней пробы, 19 июня, растения сои имели по 5 листьев, из них первые два были взрослыми, третий и четвертый — растущими, а пятый, самый верхний, только что развернулся; несколько большим он был у растения 2. Из данных определения радиоактивности листовых пластинок видно, что фотосинтетическая активность листовых пластинок у листьев различных ярусов неодинаковая. Она выше у листьев верхнего яруса, т. е. молодых и растущих, и ниже — у относительно старых (табл. 5).

Таблица 5

Радиоактивность листовых пластинок растения сои, *имп/мин* на поверхность диска, *d* = 19 мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1		Растение 2		Растение 3	
	10.VI	19.VI	10.VI	19.VI	10.VI	19.VI
5	—	—	—	192	—	—
4	—	243	2414	625	—	336
3	333	197	44	50	2248	1647
2	10	10	1357	668	6	18
1	876	257	3	6	3	6
Парные листья:						
а	10	0	5	8	13	0
б	15	0	3	0	12	0

Как и в опыте 1, отмечена значительная убыль радиоактивного углерода в листьях всех ярусов в период между подкормкой и взятием пробы. Надо полагать, что радиоактивный углерод в виде различных органических соединений перемещался в растущие листья, и значительная его часть расходовалась при распаде углеводов в процессе дыхания. После изъятия растений из сосудов они были высушены и проанализированы.

Данные о распределении радиоактивного углерода между различными органами растения в опыте 2 (табл. 6) показывают ту же закономерность, что и в опыте 1.

Обращает на себя внимание то, что радиоактивного углерода довольно много оказалось в клубеньках. Видимо, медленный рост сои в ранний период происходит в связи с большим оттоком ассимилятов в корни и клубеньки.

Опыт 3. У пяти растений сои сорта Фрюне Броуне 13 июня были подкормлены $C^{14}O_2$ листья различных ярусов. У растения 1 — один из парных листьев, у 2 — первый тройчатый лист, у 3 — второй, у 4 — третий, у 5 — четвертый тройчатый лист.

Таблица 6

Радиоактивность различных органов растения сои, *имп/мин* на поверхность таблетки, $d = 17$ мм

Часть растения	Растения		
	1	2	3
Верхушка	689	611	766
Стебель выше подкормленного листа	880	1743	—
Стебель ниже подкормленного листа	851	1454	2534
Главный корень	928	689	160
Мелкие корни	764	769	254
Клубеньки	904	928	422

В момент подкормки растения имели по три тройчатых листа с большой площадью ассимиляционной поверхности, четвертый молодой, растущий с малой ассимиляционной поверхностью, а лист пятого узла ко дню взятия пробы, 19 июня, только что развертывался.

Подкормка проводилась между 17 и 18 часами, в это время была облачная погода. Экспозиция продолжалась 10 мин.

Таблица 7

Радиоактивность листовых пластинок растений сои, *имп/мин* на поверхность диска, $d = 19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растения									
	1		2		3		4		5	
	14.VI	19.VI	14.VI	19.VI	14.VI	19.VI	14.VI	19.VI	14.VI	19.VI
4	15	12	18	18	208	58	1140	253	955	413
3	0	13	3	9	1	6	849	653	0	0
2	5	0	0	2	107	97	0	0	3	0
1	1	0	127	77	0	2	1	0	3	1
Парные листья: а	191	92	3	0	7	12	0	0	1	0
	б	5	3	—	0	—	14	—	0	15

Пробы — диски листовых пластинок брались 14 и 10 июня. Данные о радиоактивности листовых пластинок представлены в табл. 7, из которых видно, что ассимиляты от нижних листьев к молодым растущим листьям не поступают, последние снабжаются листьями верхнего яруса. Так же, как в опытах 1 и 2, C^{14} в листовых пластинках взрослых листьев не был обнаружен в заметных количествах. Из сухих частей растений были сделаны таблетки и определена их радиоактивность (табл. 8).

Таблица 8

Радиоактивность различных органов и тканей растений сои, *имп/мин* на поверхность таблетки $d = 17$ мм

Часть растения	Растения				
	1	2	3	4	5
Верхушка стебля	41	103	209	1420	51
Стебель выше подкормленного листа	16	31	109	749	—
Стебель ниже подкормленного листа	77	133	111	745	41
Главный корень	39	51	111	49	6
Мелкие корни	51	89	69	40	6

Из данных табл. 8 видно, что радиоактивность верхушки стебля возрастала по мере приближения к ней подкормленного листа. У растения 5 подкармливался лист молодой, активно растущий; все ассимиляты этого листа почти полностью использовались на месте для роста самой листовой пластинки, поэтому C^{14} в растущих стеблях и корнях не был обнаружен.

Перед цветением

В условиях Приморского края цветение сои (сорт Приморская 529) наступает в благоприятные годы во второй половине июля, а в менее благоприятные — в середине августа. Растения к периоду цветения обычно достигают сравнительно большой мощности и имеют наиболее высокие темпы прироста вегетативной массы. Наблюдения за движением и распределением ассимилятов проводились в 1954—1957 гг.

Опыты 1955 г. Опыт 1. Опытное растение высотой 54 см имело на главном стебле 9 узлов, 8 взрослых листьев, девятый лист — молодой растущий. После подкормки, 26 июля, листа восьмого узла растение было оставлено на месте и лишь 14 сентября изъято из почвы. К этому времени оно имело 17 узлов на главном стебле, 25 узлов с листьями на пяти ветвях. Перио-

дически брались пробы-диски и определялась их радиоактивность (табл. 9). Через 3 дня после подкормки радиоактивный углерод в надземной массе находился в основном в подкормленном листе 8 узла и листовых пластинках растущего листа

Таблица 9

Распределение радиоактивного углерода в ассимиляционном аппарате сои в период роста, *имп/мин* на поверхность диска листовой пластинки, $d = 19$ мм

Узлы (снизу вверх)	29.VII	6.VIII	27.VIII	14.IX	Узлы (снизу вверх)	29.VII	6.VIII	27.VIII	14.IX
17	—	—	6	8	9	739	194	43	36
16	—	—	8	9	8	1010	649	672	507
15	—	—	19	18	7	17	6	4	4
14	—	—	18	15	6	1	17	3	—
13	—	—	10	14	5	8	16	—	—
12	—	26	13	3	4	30	3	—	—
11	—	30	27	33	3	13	3	—	—
10	—	48	181	165	2	1	2	—	—

9 узла главного стебля. В листьях нижнего яруса, уже сформировавшихся к тому времени, радиоактивного углерода оказалось около 3% от его наличия в листе 8 узла. К 6 августа на главном стебле образовалось вновь три листа. Радиоактивный углерод в листьях нижнего яруса в это время по-прежнему отсутствовал. В листьях 8 и 9 узлов количество C^{14} резко уменьшилось, особенно в листе 9 узла, но он появился во вновь образовавшихся листьях 10, 11 и 12 узлов. Спустя 3 недели, 27 августа, когда на главном стебле образовалось еще 5 новых листьев, вновь была взята проба, у всех листьев был также обнаружен радиоактивный углерод, но уже в небольших количествах. В те же сроки брались пробы-диски из листьев ветвей. Было обнаружено, что радиоактивный углерод находился в молодых растущих листьях всех пяти ветвей в количестве от 24 до 735 *имп/мин* на диск. Из этого следует, что продукты фотосинтеза от подкормленного листа в наибольшем количестве поступают в точки роста к молодым растущим листьям. Взрослые листья практически не «делятся» друг с другом ассимилятами.

Данные табл. 9 показывают, что из молодых растущих листьев образовавшиеся в процессе фотосинтеза, продукты быстро убывают; они поступают в более молодые растущие листья и расходуются на дыхание. Через сравнительно небольшой промежуток времени их там не оказывается. У взрослых, относительно старых листьев, ассимиляты в виде различных соединений углеводов сохраняются в листовой пластинке довольно дол-

го и затем переходят в репродуктивные органы. Например, 7 сентября, через 43 дня после подкормки, радиоактивный углерод в довольно больших количествах был обнаружен в створках бобов: у 8 узла — 362 *имп/мин*, у 12 узла — 30 *имп/мин*, а 14 сентября в семенах бобов 8 узла C^{14} было 92 *имп/мин* на поверхность таблетки.

Опыт 2. В предыдущем опыте $C^{14}O_2$ подкармливались листья разных ярусов главного стебля. Затем решили проследить за распределением ассимилятов при подкормке $C^{14}O_2$ листьев боковых побегов. Интересно было знать, используются ли продукты фотосинтеза в пределах своей ветки или ими снабжаются молодые листья главного стебля других ветвей?

Для опыта было подобрано растение с шестью ветвями. Главный стебель высотой 40 см имел 13 узлов, 26 июля радиоактивной углекислотой был подкормлен лист второго узла второй по счету снизу ветви, образовавшейся в пазухе второго узла главного стебля. Вторая ветвь в день подкормки имела три взрослых листа, четвертый растущий и только что появившийся пятый лист. Данные табл. 10 показывают, что ассимиляты от

Таблица 10

Активность листовых пластинок, *имп/мин*
на поверхность диска, $d=19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Листовые пластинки главного стебля		Листовые пластинки второй ветви			
	29.VII	27.VIII	29.VII	6.VIII	27.VIII	14.IX
17	—	0	—	—	—	—
16	—	66	—	—	—	—
15	—	9	—	—	—	—
14	—	0	—	—	—	—
13	156	3	—	—	—	—
12	32	2	—	—	—	—
11	0	0	—	—	—	—
10	6	6	—	—	—	—
9	0	1	—	—	—	—
8	5	13	—	—	6	2
7	2	1	—	51	2	1
6	0	1	—	29	9	0
5	0	—	8	12	2	0
4	1	—	514	159	4	2
3	—	—	14	10	11	8
2	—	—	391	322	239	217
1	—	—	5	10	1	3

второго листа ветви в наибольшем количестве направлялись к молодому растущему листу своей ветви и в несколько меньшем — к молодым растущим листьям главного стебля. В молодых растущих листьях остальных пяти ветвей радиоактивный углерод не был обнаружен.

Таблица 11

Распределение C^{14} в листьях сои, *имп/мин*
на поверхность диска листовой пластинки, $d = 19$ мм

Узлы главного стебля (снизу вверх)	3.VIII через 30 мин. после начала опыта	10.VIII	24.VIII	7.IX
12	—	—	—	0
11	—	—	4	4
10	—	—	4	4
9	—	—	1	3
8	—	27	3	5
7	10	(8)	21	18
6	0	14	15	(7)
5	0	(14)	(7)	0
4	0	(2)	0	0
3	3374	551	149	82
2	(1)	(4)	0	0
1	5	0	—	—

Опыт 1956 г. Опыт с подкормкой листьев сои $C^{14}O_2$ был повторен 3 августа. Растение, высотой 18 см, на главном стебле имело семь узлов и три ветви. У четырех нижних листьев прирост ассимиляционной поверхности к этому времени был окончен, а три верхних листа находились в стадии формирования. $C^{14}O_2$ был введен в лист третьего узла. Экспозиция — 20 мин.

Семена сои 16 октября, в день уборки, оказались созревшими. Растение к этому времени имело высоту 70 см, на главном стебле — 12 узлов и шесть ветвей. Анализ показал, что содержание меченых веществ в листе, через который был введен $C^{14}O_2$, со временем быстро убывало: за первую неделю — в шесть раз, за две последующие — более чем в три раза. Через месяц содержание C^{14} в этом листе составляло менее 3% первоначального (табл. 11). Распределение C^{14} по другим частям растения в конце опыта (16 октября) приведено в табл. 12. Больше всего его было в растущих органах. Там, где роста в момент подкормки не было, C^{14} не обнаружен. Следовательно, продукты ассимиляции в относительно большем количестве включаются в состав тех органов и тканей, в которых в момент подкормки протекают активные процессы обмена. Наличие боль-

Таблица 12

Распределение C^{14} между органами растения

Части растения	Имп/мин на диск таблетки, $d=17$ мм	Части растения	Имп/мин на диск таблетки, $d=17$ мм
Боковые корешки	19	Ветви:	
Главный стебель:		первая	92
первый узел . .	29	вторая	17
третий	68	третья	100
седьмой	17	четвертая	(1)
двенадцатый . .	12	пятая	6
		Клубеньки	32

шого количества C^{14} в стеблях в конце вегетации, как увидим далее, объясняется тем, что C^{14} в период роста вошел в состав механических тканей.

Фаза цветения

С началом цветения растение вступает в новую фазу развития, в нем образуется орган плодоношения — новый потребитель ассимилятов. Как же распределяются продукты фотосинтеза в этот период?

Опыт 1955 г. В этом году температурный режим для сои был благоприятен. Были подкормлены два растения: у первого — лист 4 узла главного стебля, у второго — лист 4 узла первой ветви. В день подкормки, 6 августа, растение 1 имело длину стебля 55 см, 12 узлов и 6 ветвей; растение 2 — длину стебля 62 см, 11 узлов и 5 ветвей. Первая ветвь растения 2 имела 6 узлов с листьями. Подкормка проводилась между 11—12 часами 6 августа, при солнечной погоде.

Данные учета (табл. 13) показывают, что от начала проведения подкормки (6.VIII) до конца цветения и начала образования бобов (27.VIII) у обоих растений шел интенсивный рост. За этот период у растения 1 и 2 число листьев увеличилось на главных стеблях по 4 на каждом, а на первой ветви растения 2 образовалось два новых листа.

У растения 1 при подкормке листа нижнего яруса C^{14} не был обнаружен в молодых растущих листьях главного стебля. В значительных количествах он был обнаружен в молодых растущих листьях первой ветви (1035 имп/мин на поверхность диска) и в меньших количествах — в других ветвях. Надо полагать, что основной поток ассимилятов от этого листа был направлен в корни (как это мы отмечали в ранее изложенных опытах).

У растения 2 в период цветения отмечено точно такое же распределение ассимилятов, как и до цветения: продукты фотосинтеза от взрослого листа ветви поступали главным образом к молодым растущим листьям своей ветви и частично к растущим листьям главного стебля. В листьях верхнего яруса других ветвей C^{14} не был обнаружен.

Таблица 13

Распределение радиоактивного углерода в листьях растений сои в период массового цветения, *им/мин* на поверхность диска, $d = 19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1, главный стебель			Растение 2					
				главный стебель			первая ветвь		
	6.VIII через 4 часа	9.VIII	27.VIII	6.VIII через 4 часа	27.VIII	6.VIII через 4 часа	9.VIII	27.VIII	14.IX
15	—	—	4	—	42	—	—	—	—
14	—	—	0	—	0	—	—	—	—
13	—	—	11	—	1	—	—	—	—
12	—	18	13	—	3	—	—	—	—
11	5	7	0	4	2	—	—	—	—
10	5	8	8	155	1	—	—	—	—
9	3	1	0	3	1	—	—	—	—
8	3	0	2	4	0	—	—	11	19
7	3	5	9	9	1	—	—	84	14
6	6	0	2	1	2	306	338	56	85
5	0	0	1	5	1	3	234	14	14
4	1360	1213	258	—	—	758	626	188	95
3	0	6	—	—	—	17	70	5	0
2	—	—	—	—	—	3	0	0	3
1	—	—	—	—	—	1	0	0	14

Опыт 1956 г. Подкормка опытного растения была проведена 10 августа, в начале цветения, когда у 1—3 узлов главного стебля цветение уже закончилась, у 4 и 5 продолжалось, а у других узлов еще не начиналось. День был пасмурный, подкормка проводилась между 12—13 часами. Пробы для определения радиоактивности взяты через три дня, 13 августа; за это время на главном стебле образовался новый лист.

В начале цветения ассимиляты распределяются в растении так же, как и до цветения. По-видимому, это объясняется тем, что цветки потребляют сравнительно мало ассимилятов, а вегетативная масса продолжает бурно расти. В фазе цветения по-прежнему она является основным потреблением продуктов фотосинтеза. Определение радиоактивности цветков и только что сформировавшегося боба в третьем узле главного стебля показало

ло, что цветки подкормленного листа пятого узла имели радиоактивность 226 *имп/мин* на поверхность диска лепестков, цветки первого узла первой ветви — 2 *имп/мин*, третьего узла главного стебля — 3 *имп/мин.*, а боб этого же узла — 96 *имп/мин*. Все это говорит о том, что цветки каждого узла используют ассимиляты своего узла локально.

Нами неоднократно отмечалось цветение сои во всех узлах главного стебля и боковых побегов, независимо от возраста листьев. Цветки обнаруживались в узлах, где листья еще не были развернуты, и в нижнем ярусе с пожелтевшими или совсем отсутствовавшими листьями. Это говорит о том, что цветки, в какой бы части растения ни появились, полностью обеспечивались ассимилятами от листьев соседних узлов. Потребность их в пластических веществах, как уже говорилось, сравнительно невелика, почему и характер распределения ассимилятов остается тот же, что и до цветения.

Опыт 1957 г. В данном опыте выяснилось направление движения продуктов фотосинтеза от листьев различных ярусов в период цветения. Для этой цели у четырех сортов сои было выделено по 7 взрослых листьев и по одному молодому с малой ассимиляционной поверхностью. У каждого растения был подкормлен один лист соответствующего яруса: у первого растения — лист первого узла, у второго — лист второго узла и т. д.

Полученные данные показывают, что ассимиляты листьев нижнего яруса не поступали к верхним растущим листьям, последние снабжались продуктами фотосинтеза от листьев верхнего яруса. Определение радиоактивности листовых пластинок в молодых растущих листьях боковых побегов показало, что от листьев 1-го, 2-го и 7-го ярусов продукты фотосинтеза не поступали к боковым побегам. Последние обильно снабжались от листьев 3-го и 6-го ярусов.

Характерно, что продуктами фотосинтеза снабжались преимущественно ветви, которые расположены в пазухе самого листа и ветви, расположенные ближе к подкормленному листу. Продукты фотосинтеза от листьев 5-го и 6-го ярусов, в пазухе которых не было ветвей, поступали преимущественно к ветвям, расположенным в пазухе листьев 3-го и 4-го ярусов. Ветви парных листьев и первого узла, как имеющие по четыре-пять взрослых листьев, обходились без «помощи».

Данные о распределении радиоактивного углерода в других частях растений в этот период роста и развития представлены в табл. 14.

Данные табл. 14 показывают, что в фазе начала цветения мы отмечали те же закономерности в распределении продуктов фотосинтеза в растениях, что и на ранних фазах развития. От листьев нижнего яруса больше ассимилятов поступало в нижнюю часть растения, в корни, а от листьев верхнего яруса —

в верхнюю часть растения. Необходимо отметить, что листья 1-го яруса к этому времени имели довольно малую продуктивность, так как в данной фазе развития листья нижнего яруса обычно желтеют и отмирают. Наибольшей продуктивностью в это время обладали листья среднего и верхнего ярусов.

Таблица 14

Активность различных частей растений сои, *имп/мин* на диск таблетки, $d = 17 \text{ мм}$

Части растения	Растения						
	1	2	3	4	5	6	7
Сорт Приморская 529							
Главный стебель выше подкормленного листа	9	6	10	20	55	233	—
Главный стебель ниже подкормленного листа	26	74	114	124	119	197	—
Главный корень	9	470	327	51	78	30	—
Боковые корешки	71	31	37	49	77	6	—
Всего	115	581	488	244	329	466	
Сорт Фрюне Броуне							
Главный стебель выше подкормленного листа	0	7	24	68	47	96	337
Главный стебель ниже подкормленного листа	19	31	77	200	185	107	71
Главный корень	13	29	20	100	71	51	5
Боковые корешки	8	13	7	53	37	19	8
Всего	40	80	127	421	340	273	411

В распределении продуктов фотосинтеза между органами в растении сои пред цветением и в фазе цветения отмечены следующие закономерности.

1. Характер распределения ассимилятов в начале цветения остается тем же, что и до цветения. Ассимиляты от взрослых листьев в заметных количествах поступают только в те органы и ткани организма, в которых в данный момент протекают активные процессы роста. Взрослые листья друг с другом «не делятся» продуктами фотосинтеза.

2. Продукты фотосинтеза от каждой листовой пластинки направляются в органы кратчайшим путем. От листьев нижнего яруса они направляются в корни и к молодым растущим

листьям нижних ветвей и клубенькам. От листьев верхнего яруса ассимиляты направляются главным образом в верхнюю часть растения — стебель и растущие листья, а от листьев среднего яруса они направляются по стеблю вверх и вниз.

3. Для образования цветков используются пластические вещества от листьев, в пазухе которых они образуются; к цветкам, образующимся в узлах, не имеющих своих листьев, ассимиляты поступают от листьев соседних узлов.

Ассимиляты, образующиеся в листовой пластинке растущего листа, как правило, используются на месте, локально.

Период начала бобообразования

Жизнь большинства растений делится на два резко различных этапа: до образования генеративных органов и период плодоношения. Изучены же оба периода жизни растений неравномерно. Если первому посвящено огромное количество исследований и он широко освещен в научной и популярной литературе, то второй период освещен в меньшей степени, в то время как, по утверждению И. В. Мичурина (1948), это «самый трудный и самый важный период жизни организма». Изучение его может оказать помощь в решении многих практических вопросов, связанных с получением высоких и устойчивых урожаев.

В практике уже давно было замечено, что у многих растений с образованием генеративных органов замедляется, а в иных случаях прекращается новообразование вегетативной массы.

Первым и наиболее обстоятельным исследованием, посвященным влиянию плодообразования на материнское растение, является работа И. И. Туманова и Э. З. Гареева (1951). Авторы сделали попытку дать физиологическое обоснование процессам, происходящим в жизни растений при появлении генеративных органов. По их данным, ассимиляты используются плодами и семенами от близко расположенных листьев; ассимиляты не поступают к плодам другой ветви, даже в случае отсутствия на последней листьев; плоды подавляют закладку соцветий в почках только тех подушек, листья которых обеспечивают ассимилятами данный плод и т. д.

Из работ, посвященных изучению этого вопроса, заслуживают также внимания исследования М. А. Егорова (1923), А. Е. Муринек (Murneek, 1926), В. Г. Тарановской (1927), В. И. Эдельштейна (1953), М. Коллум (Mc. Collum, 1934). Авторы отмечали, что с появлением органов плодоношения у гречихи, конопли, люпина, нута, горчицы сарептской, томатов, огурцов и других растений задерживается рост надземной массы. И, наоборот, удаление появившихся плодов способствовало усилению вегетативного роста.

У сон (сорт Ито-Сен) с началом плодоношения Остин (Austin, 1935) отметил прекращение вегетативного роста. Удалением всех цветков и бутонов в течение 60 дней автор не добился возобновления вегетативного роста: не увеличались ни высота растений, ни диаметр стебля, ни размер листьев.

В ходе наших наблюдений за ростом культивируемых в Приморском крае сортов сон (Приморская 529, Уссурийская 29, Приморская 41, Уссурийская 154, Амурская 41, Фрюне Броуне, Победа и др.) было отмечено следующее: вегетативный рост у сон продолжается в период массового цветения и при появлении первых бобов; полностью он прекращается (образование новых междоузлий и листьев на главном стебле и боковых побегах, а также рост листовых пластинок) только с момента образования бобов во всех узлах (рис. 2 и 3).

В своих исследованиях мы поставили цель проследить за движением и распределением ассимилятов в период бобообразования при различных условиях жизни растений, применив метод меченых атомов (C^{14}).

Бобы у сон, как правило, появляются не во всех узлах одновременно. У сортов, культивируемых на Дальнем Востоке, первые бобы появляются обычно в узлах нижнего и среднего ярусов главного стебля и 1 и 2 узлов боковых побегов, позднее — в узлах верхнего яруса. Период от появления на растении первого до последнего боба обычно составляет 15—25 дней. Продолжительность его зависит от метеорологических условий года, в частности от температурного режима. По данным Сунь Синдуна (1958), на юге Китая многие сорта сон цветут 60 и более дней.

Ниже излагаются данные о распределении ассимилятов в начальный период бобообразования за 1954—1959 гг.

Опыты 1954 г. В этом году по метеорологическим условиям флогообразование началось позднее, чем в обычные годы.

Опыт 1. Растение сон, сорт Амурская 41, высотой 70 см имело на главном стебле 14 узлов и две ветви, подкармливалось $C^{14}O_2$ 21 августа. В день подкормки бобы с зернами имелись только в 5, 6 и 7 узлах главного стебля и в 2 нижних узлах обеих ветвей. В бобах остальных узлов нижнего и среднего ярусов зерен еще не было, а в узлах верхнего яруса главного стебля и ветвей в это время проходило цветение.

В данном опыте радиоактивной углекислотой подкармливался лист 3 узла первой снизу ветви (рис. 4). Последняя имела 7 узлов с листьями, в первых двух узлах было по 2 боба с зернами, в третьем — один боб без зерен, а в 4, 5, 6 и 7 узлах — цветение.

Подкормка проводилась в солнечный день между 16 и 17 часами. Пробы для анализа были взяты через двое суток. Из данных, представленных в табл. 15, видно, что радиоактивный

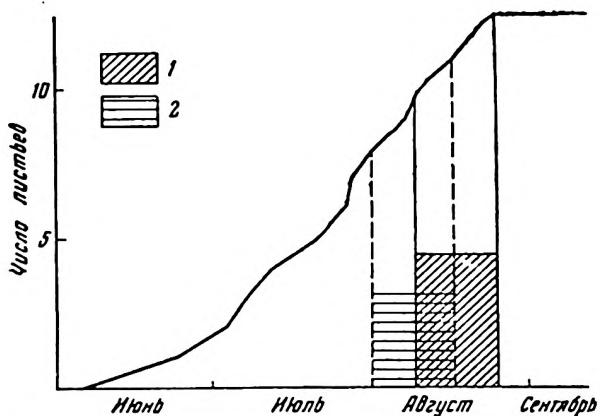


Рис. 2. Увеличение числа узлов на главном стебле сои в период вегетации:

1 — фаза цветения; 2 — фаза бобообразования

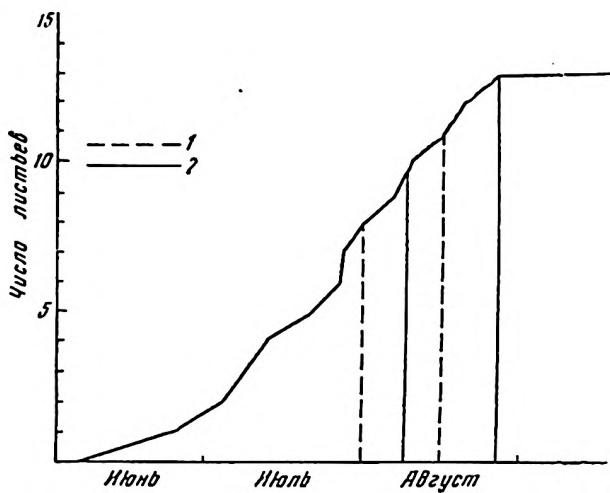


Рис. 3. Увеличение числа листьев сои в период вегетации:

1 — фаза цветения; 2 — фаза бобообразования

углерод отсутствовал в листовых пластинках нижних и верхних узлов ветви. Не было его в листовых пластинках, створках и семенах бобов главного стебля и второй ветви. Но в значительных количествах он был обнаружен в семенах и створках бобов 2-го и 3-го узлов первой ветви.

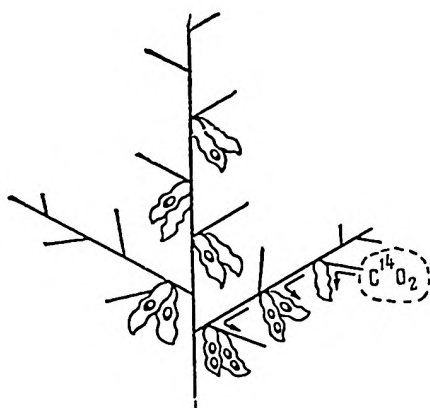


Рис. 4. Распределение ассимилятов при подкормке C^{14} листа, в пазухе которого имелся боб без зерен

Полученные данные указывают на то, что с появлением первых бобов в том или ином узле ассимиляты направляются к ним не только от листа данного узла, а и от листьев других узлов, причем в первую очередь к тем бобам, у которых образовались зерна. Значит в период бобообразования лист каждого узла уже не в состоянии полностью обеспечить ассимилятами бобы своего узла. Приток ассимилятов к молодым растущим листьям от листьев, имеющих в своей пазухе бобы, прекращается.

Опыт 2. В данном опыте было взято растение сорта Приморская 529, бобообразование у которого началось в половине сентября. 19 сентября подкармливался лист 8-го узла между 10 и 11 часами, при солнечной погоде. Опытное растение

Таблица 15

Радиоактивность листьев и семян первой ветви растения сои, число *имп/мин* на поверхность диска, $d = 19$ мм, таблетки, $d = 17$ мм

Узлы (снизу вверх)	В листовых пластинках	В створках бобов	В семенах
7	2	—	—
6	5	—	—
5	2	—	—
4	—	—	—
3	982	236	—
2	—	55	276
1	2	27	239

имело длину стебля 67 см, 12 узлов, на главном стебле две ветви. В день подкормки зерна имелись в бобах только у 7, 8 и 9 узлов. Для определения радиоактивности бобы этих узлов

были сняты с растения через 45 мин. после окончания подкормки (экспозиция 10 мин), а пробы-диски листовых пластинок взяты через сутки. Данные табл. 16 показывают, что от 8-го узла ассимиляты поступали только к бобам своего узла, ни к листьям верхнего яруса, имевшим малую рабочую поверхность, ни к бобам соседних узлов в заметных количествах они не поступали.

Таблица 16

Распределение радиоактивного углерода в листьях и семенах сои сорта Приморская 529

Узлы (снизу вверх)	Площадь листных пластинок, см ²	Радиоактивность, <i>имп/мин</i>	
		на поверхность диска листовой пластинки, <i>d</i> = 19 мм	на поверхность таблетки семян, <i>d</i> = 17 мм
12	36	6	—
11	84	6	—
10	134	10	—
9	115	12	14
8	176	4067	1833
7	—	14	96
5	—	7	—

Опыты 1955 г. В этом году опыты с подкормкой сои $C^{14}O_2$ в период появления первых бобов были повторены.

Опыт 1. Радиоактивной углекислотой подкармливались два растения сои сорта Приморская 529. У растения 1 бобы с зернами имелись у 7, 8 и 10 узлов, а у растения 2 — у 7, 8, 9 узлов главного стебля. В остальных узлах среднего и нижнего ярусов имелись бобы-дощечки, а в узлах верхнего яруса продолжалось цветение. 18 августа $C^{14}O_2$ у растения 1 подкармливались лист 7 узла, а у растения 2 — лист 8 узла. Первая проба для определения C^{14} была взята через 9 дней — 27 августа (табл. 17).

В опытах этого года так же, как и в опытах прошлого года, с появлением бобов в пазухе листа ассимиляты от последнего поступали только к бобам своего узла. Радиоактивный углерод с ассимилятами уже не поступал ни в верхние недоразвитые листья, ни в бобы соседних узлов, т. е. продукты фотосинтеза использовались полностью бобами своего узла, локально.

Опыт 2. В данном случае было тоже два растения. В узлах нижнего и среднего ярусов у обоих растений бобы имели зерна. в узлах верхнего яруса бобы не имели зерен. 27 августа $C^{14}O_2$ был подкормлен лист 9 узла, в бобах которого имелись зерна, а у растения 2 в тот же день подкармливался лист 13 узла, у которого бобы еще не имели зерен (табл. 18).

Таблица 17

Радиоактивность листовых пластинок и семян сои, *имп/мин*,
на поверхность таблетки, $d=17$ мм, и диска листовой
пластинки, $d=19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1		Растение 2		
	листовые пластинки, 27.VIII	семена, 27.VIII	листовые пластинки, 27.VIII	семена	
				27.VIII	14.IX
14	—	—	0	—	—
13	—	—	0	—	—
12	—	—	0	—	—
11	0	—	3	—	9
10	2	8	0	—	—
9	1	—	11	4	13
8	0	2	657	1146	234
7	241	491	0	—	12
6	0	—	1	—	—
5	0	—	0	—	—
4	0	—	2	—	—
3	1	—	0	—	—
2	0	—	—	—	—

Таблица 18

Активность листовых пластинок и семян сои, *имп/мин*
на поверхность диска листовой пластинки, $d=19$ мм,
и таблетки, $d=17$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1			Растение 2			
	листовые пластинки		семена	листовые пластинки			семена
	1.IX	14.IX		27.VIII	1.IX	27.VIII	
15	—	—	—	1	2	—	20
14	2	6	—	2	4	—	—
13	0	0	—	510	150	—	47
12	3	0	8	5	0	—	—
11	8	1	5	4	0	—	—
10	6	4	5	3	2	391	75
9	254	218	739	4	3	—	24
8	1	0	33	5	3	40	98
7	0	0	—	0	1	—	—
6	0	4	—	0	3	—	—
5	—	—	—	—	—	—	—
4	0	2	—	—	—	—	—

Данные, представленные в табл. 18, показывают, что с появлением бобов в том или ином узле от листа последнего ассимиляты перестают поступать к молодым, еще не сформировавшимся листьям, а весь поток их устремляется к бобам своего узла.

Ассимиляты листа (растение 2), в пазухе которого бобы еще не имели зерен, поступали в бобы других узлов, имеющих зерна.

Опыт 1956 г. 29 августа радиоактивной углекислотой подкармливались два растения. Для проведения опыта были подобраны растения, имевшие бобы только в нижнем ярусе. У растения 1 подкормлен лист шестого узла, у которого имелось три боба, а у растения 2 — лист десятого узла, где заканчивалось цветение (табл. 19).

Таблица 19

Распределение радиоактивного углерода в пластинках листа различных узлов главного стебля, *мп/мин* на поверхность диска, *d=19 мм*, и таблеток из семян и створок, *d=17 мм*

Узлы (снизу вверх)	Растение 1				Растение 2		
	листовые пластинки		бобы		листовые пластинки		створки бобов
	30.VIII	7.IX	створки бобов 30.VIII	семена 27.IX	30.VIII	7.IX	30.VIII
13	—	—	—	—	—	16	—
12	—	—	—	—	327	96	—
11	—	0	—	—	8	1	—
10	4	0	—	—	374	232	—
9	0	0	—	5	0	3	135
8	0	2	—	—	1	0	247
7	1	5	—	—	0	4	—
6	402	132	265	37	0	2	—
5	5	0	23	13	3	1	—
4	0	0	—	30	1	—	—
3	0	0	—	10	0	0	—
2	0	0	—	—	0	—	—

У растения 1 с образованием бобов в пазухе листа шестого узла отток пластических веществ от него в точку роста и к молодым листьям прекращается. От листьев верхних узлов, у которых бобов еще не было (растение 2), продукты фотосинтеза продолжали поступать к молодым растущим листьям, а часть их поглощалась бобами, образовавшимися в других узлах. Следовательно, при появлении на растении первых бобов из общего потока ассимилятов, идущих в верхнюю часть растения,

исключаются те, которые направляются к бобам, и верхние листья начинают получать ассимилятов меньше, чем они могли бы получить их при отсутствии бобов.

По мере появления бобов в верхних узлах растения поток ассимилятов, идущий вверх, постепенно уменьшается и прекращается совсем при образовании их во всех узлах. Этим в значительной степени объясняется, почему площадь листовых пластинок к верхушке постепенно уменьшается.

Период образования бобов во всех узлах

Еще до применения индикаторного метода в опытах с удалением листьев (Беликов, 1954) было подмечено, что продукты фотосинтеза используются у сои локально. Но такое предполо-

Таблица 20

Радиоактивность различных частей растения сои, *имп/мин* на поверхность таблетки, *d=17 мм*

Ярусы листьев	Семена	Мелкие корни
18	257	7
12	181	13
11	169	9
10	233	11
7	117	13

жение требовало постановки специальных опытов с подкормкой растений сои радиоактивной углекислотой в период, когда во всех ее узлах имелись бобы. Первые опыты были проведены в 1953 г. (Беликов, 1955). Затем они были повторены в следующие годы.

Опыты 1958 г. Опыт 1. $C^{14}O_2$ подкармливался лист 7 узла растения сорта Победа. К моменту подкормки (12 августа) бобы

с зернами имелись во всех узлах. Пробы для определения радиоактивности семян сои были взяты на второй день, 13 августа. Данные опыта показали, что при наличии бобов и листьев во всех узлах растения продукты фотосинтеза бобами каждого узла используются локально. На это указывают следующие данные:

Узлы, снизу вверх	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Имп/мин</i> на диск таблетки, <i>d=17 мм</i>	2	3	—	5	0	0	659	0	16	0

Опыт 2. Цель данного опыта — выяснить, поступают ли ассимиляты в период формирования семян в корни, когда у всех узлов имеются бобы. Для проведения опыта было выделено пять растений, у которых подкармливались листья различных ярусов (табл 20). Из данных этой таблицы видно, что в период налива зерна от листьев различных узлов в корни поступает сравнительно небольшое количество ассимилятов (3—11%).

ВЫВОДЫ

В начале вегетации пластические вещества из листовых пластинок поступают в корни, стебель, точки роста главного и боковых побегов, молодые растущие листья, цветки, т. е. главным образом в те органы, где более активно протекают процессы роста. Ни в одном случае мы не отмечали перемещения радиоактивного углерода от одного взрослого листа в другой или в стебель, где процессы роста уже прекратились. Даже длительное голодание взрослого листа при нарушении светового режима не вызывало притока к нему ассимилятов от других листьев. Затемненный лист желтел и отмирал, но он не получал «помощи» от листьев, имеющих доступ к свету. Дальние перемещения ассимилятов в растении не производятся. Уже в ранней фазе, когда у растения имеется всего только 2—3 листа, между последними отмечается разделение функций. Прикорневой лист обеспечивает ассимилятами в основном корни, а лист, расположенный ближе к верхушке, снабжает ими преимущественно верхнюю часть растения. По мере увеличения у растений числа листьев, между последними разделение «труда» в снабжении органов ассимилятами выявляется более отчетливо. Ассимилятов в корни направляется, очевидно, столько, сколько требуется для поддержания их нормальной жизнедеятельности. Процесс образования вторичных веществ из ассимилятов и продуктов корневой деятельности происходит, надо полагать, в местах потребления этих веществ.

Значительно сложнее и напряженнее протекают процессы в молодом растущем листе. В первые дни жизни он получает ассимиляты от других, более взрослых листьев. В то же время его листовая пластинка также вырабатывает ассимиляты, которые потребляются на месте. По достижении листовой пластинкой соответствующего размера молодой растущий лист начинает обходиться продуктами только своей деятельности, и приток ассимилятов от других листьев прекращается. Вскоре молодой лист, удовлетворяя все свои потребности в пластических веществах, начинает посылать излишек ассимилятов в другие органы растения.

Возникает вопрос, по каким проводящим путям происходит приток ассимилятов в молодой растущий лист и отток их из последнего? Если во взрослом листе из одних участков листовой пластинки ассимиляты не передвигаются в соседние, где в них есть потребность, то как это происходит в листовых пластинках молодой растущего листа? Все эти вопросы требуют дальнейшего изучения.

С появлением плодов растения переходят в иное физиологическое состояние. Изменяется при этом обмен веществ, и, как следствие этого, отток ассимилятов направляется в другие

органы растения. У сои (некоторых сортов) период плодообразования занимает 15—25 дней. С появлением первых бобов в пазухе листа (обычно среднего яруса) ассимиляты от данного листа направляются только к этим бобам, т. е. используются локально. Кроме того, к ним направляются ассимиляты и от листьев, еще не имеющих своих бобов. По этой причине ростовые процессы с образованием первых бобов начинают затухать, с появлением бобов в пазухах всех листьев они прекращаются совсем. Ассимиляты в это время используются локально, т. е. от каждого листа они поступают только к тем бобам, которые находятся в его пазухе.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА У СОИ ПРИ УДАЛЕНИИ БОБОВ И ЛИСТЬЕВ

У амурских и приморских сортов сои в каждом узле главного стебля и боковых побегов обычно образуется по 2—3 боба. В отдельных случаях в узлах среднего яруса число их возрастает до 8 и более. В посевах часто можно встретить растения, у которых в одном или нескольких узлах отсутствуют бобы, но сохраняются листья и наоборот. Было весьма интересно проследить, как же в таких случаях распределяются ассимиляты. Сохраняется ли при этом локальность в их использовании? С этой целью в 1954—1958 гг. были проведены опыты с подкормкой листьев $C^{14}O_2$ при искусственном удалении у растений бобов или листьев.

Опыт 1954 г. У растения сорта Приморская 529 радиоактивный углерод в виде $C^{14}O_2$ вводился в хорошо развитый лист 10 узла, в пазухе которого перед этим были удалены все бобы. Опыт с подкормкой проводился 18 сентября. К этому времени во всех узлах имелись бобы с зернами, лучше выполненные в узлах нижнего и хуже — в узлах верхнего ярусов. У опытного растения были три ветви. После подкормки растение оставалось на месте до полного созревания бобов и убрано в первых числах октября.

От листа 10 узла (табл. 21) продукты фотосинтеза поступали в семена бобов выше- и нижележащих узлов. При этом в семенах узлов выше опытного листа радиоактивного углерода обнаружено в несколько раз меньше, чем в семенах бобов узлов нижнего яруса. Кроме того, радиоактивный углерод был обнаружен в семенах бобов всех трех ветвей в количестве от 32 до 315 *имп/мин* на диск таблетки.

Опыты 1956 г. Опыт 1. Радиоактивной углекислотой ($C^{14}O_2$) в данном опыте подкармливалось четыре растения. У растений удалялись бобы или листья. Подкормка всех растений проведена 28 сентября.

Растение 1 имело на главном стебле 14 узлов (у 8—10 узлов имелись бобы с зернами, а у 11—14 — к этому времени образовались только створки бобов (без зерен). С¹⁴O₂ подкармливался лист 12 узла.

У растения 2 с 27 июля постоянно удалялись ветви, а 21 августа у шести верхних узлов были оборваны цветки. К 7 сентября в этих узлах снова появились цветки и зачатки бобов, которые к моменту уборки не созрели. В узлах нижнего яруса на это число были нормальные бобы с зернами. Подкармливался лист 13 узла.

Удаление ветвей и репродуктивных органов у растения 3 было проведено в те же сроки, что и у растения 2. Дополнительно удалялись бобы у 7—10 узлов. Подкармливался лист 12 узла.

Растение 4 имело три ветви, подкармливался лист 10 узла, в пазухе которого имелся боб с одним зерном, удаленный накануне подкормки. В день подкормки бобы с зернами имелись во всех узлах. В нижнем ярусе они были выполнены лучше, а в верхних — хуже.

Подсчет числа импульсов у всех растений проводился в сухих семенах в конце вегетации (табл. 22).

Таблица 21

Радиоактивность семян сои различных узлов

Узлы (снизу вверх)	Число бобов	Число имп/мин на диск таблетки семян. $d=17$ мм
14	1	48
13	1	45
12	1	33
11	1	36
10	—	—
9	4	636
8	4	764
7	4	676

Таблица 22

Расчет импульсов в семенах бобов сои, имп/мин на поверхность таблетки, $d=17$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение				Узлы (снизу вверх)	Растение			
	1	2	3	4		1	2	3	4
16	—	—	10	—	8	30	53	—	103
15	—	—	6	28	7	—	88	—	112
14	20	—	38	44	6	—	105	41	—
13	53	—	23	15	5	—	55	86	201
12	107	63	552	91	4	—	—	70	—
11	122	63	21	51	3	—	44	78	—
10	117	59	—	—	2	—	—	43	—
9	94	32	—	370	1	—	—	164	—

От листа, из пазухи которого были искусственно удалены бобы, ассимиляты поступали к бобам выше и ниже подкормленного листа. Причем к бобам нижних узлов их поступало в несколько раз больше, чем к бобам, расположенным выше подкормленного листа (растение 4), несмотря на то, что на их пути листья были без бобов (растение 3). От листа, не имеющего в своей пазухе бобов с зернами, продукты фотосинтеза целиком направлялись в бобы нижнего яруса (растение 2). У растений 1 и 4, ветви у которых не удалялись, в бобах радиоактивный углерод был обнаружен в количестве от 3 до 291 *имп/мин* на поверхность таблетки. У этих же растений определялась радиоактивность корней и клубеньков. Оказалось, что в боковых корешках и клубеньках радиоактивный углерод отсутствовал. Все это указывает на то, что в период формирования бобов ассимиляты последними используются полностью.

Опыт 2. В том же году у первой группы растений в нижнем ярусе, до 9 узла включительно, были удалены все бобы, но оставлены листья, а в верхнем ярусе в 10—14 узлах оставлены бобы, но удалены листья. Подкормлен лист 11 узла.

У второй группы растений в нижнем ярусе удалялись листья и оставлялись бобы, а в верхнем — удалялись бобы, а оставлялись листья. Подкармливался лист 9 узла.

Операция по удалению листьев и бобов проведена 27 сентября, когда большая их часть была еще зеленой (табл. 23).

Таблица 23

Наличие радиоактивного углерода в листовых пластинках и бобах, *имп/мин* на поверхность таблетки, $d=17$ мм
(листья и бобы удалены 27 сентября)

Узлы (снизу ↑ вверх)	Число <i>имп/мин</i> на таблетку семян (16.X)	Число <i>имп/мин</i> на диск листовых пластинок (28.IX)	Узлы (снизу ↓ вверх)	Число <i>имп/мин</i> на таблетку семян (16.X)	Число <i>имп/мин</i> на диск листовых пластинок (28.IX)
2	88	—	10	—	0
4	42	—	11	—	796
6	136	—	12	—	0
8	116	—	13	—	0
9	282	—	14	—	0

Урожай бобов с остальных узлов собран в половине октября, после полного их созревания (табл. 24).

Из данных табл. 23 видно, что в листовых пластинках всех узлов, кроме подкормленного листа 11 узла, радиоактивный углерод не был найден, но он был обнаружен в бобах всех узлов главного стебля. Кроме того, C^{14} имелся в семенах всех шести ветвей растения (от 10 до 284 *имп/мин* на диск таблетки).

Все это говорит о том, что бобы в нижнем ярусе могут сохраняться и при отсутствии листьев (в загущенных посевах) в случае отсутствия бобов и сохранения листьев в узлах верхнего яруса.

Таблица 24
Распределение радиоактивного углерода в семенах сои,
имп/мин на поверхность таблетки, $d=17$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1		Растение 2	
	число бобов	<i>имп/мин</i>	число бобов	<i>имп/мин</i>
18	1	15	—	—
17	2	21	1	5
16	1	5	3	11
15	2	0	2	25
14	1	19	Удалены	—
13	Удалены	—	2	133
12	4	41	Удалены	—
11	Удалены	—	3	93
10		233	2	71
9	4	113	3	53
8	1	91	3	33
7	2	31	3	15
6	1	51	—	—

В другой группе растений, у которых в верхнем ярусе были оставлены бобы, а удалены листья, радиоактивный углерод в семенах этих бобов был обнаружен лишь в небольших количествах до 10 *имп/мин* на диск таблетки, хотя листовая пластинка подкормленного листа содержала большое количество C^{14} . Этот факт указывает на то, что в передвижении ассимилятов в организме растений листьям, по-видимому, принадлежит большая роль.

У растений 3 группы, у которых были удалены все бобы, листья поникли. Хотя эти растения и оставались зелеными до конца вегетации, но ни на одном из них не образовалось ни одного нового листа и междоузлия. Радиоактивный углерод не был обнаружен ни в одном листе (кроме подкормленного), в том числе и у верхушки стебля, где листья были с малой ассимиляционной поверхностью. В некоторых узлах появились завязи бобов, у которых был обнаружен радиоактивный углерод, но рост их был очень медленный, что объясняется низкой температурой в конце вегетации (наблюдались частые заморозки).

Опыт 1957 г. У растения сорта Приморская 529 в конце сентября, когда во всех узлах имелись бобы, была произведена

обрезка листьев и бобов. У растения 1, имеющего 16 узлов, у 9 нижних узлов (1—9) были удалены листья, но оставлены бобы, а у семи верхних узлов (10—16) оставлены листья, но удалены бобы. У растения 2, наоборот, в нижних узлах (1—10) были оставлены листья, но удалены бобы, а у шести верхних узлов (11—16) оставлены бобы, но удалены листья. У растения 1 подкармливался лист 11 узла, а у растения 2 — лист 9 узла.

Радиоактивность семян на поверхность таблетки следующая: у растения 1 — в 6 узле — 65 *имп/мин*; в 7—82 *имп/мин*; в 8—10 *имп/мин*; в 9—194 *имп/мин*; у растения 2 — в 11 узле — 14 *имп/мин*; в 13—10 *имп/мин*; в 14—0 *имп/мин*; в 15 и 16—2 *имп/мин*.

Подсчет импульсов показал, что семена бобов верхних узлов, как и в опытах 1956 г., имели довольно слабую радиоактивность и у них оказались мелкие щуплые зерна. Бобы нижних узлов, у которых удалялись листья, имели хорошо выполненные крупные зерна.

Опыты 1958 г. Ранее отмечалось, что от листьев, не имеющих в своей пазухе бобов, ассимиляты в большей степени направлялись по стеблю вниз и в меньшей — верхнюю часть растения. В этом году мы решили повторить подобные опыты с некоторыми дополнениями.

Опыт 1. У одного растения $C^{14}O_2$ подкормили лист 11 узла, у которого перед этим были удалены бобы. Кроме того, удалены бобы и у 13 узла, расположенного выше подкормленного листа. У другого растения $C^{14}O_2$ подкормлен лист 14 узла, у которого бобы тоже были удалены. Помимо этого, удалены бобы и у 12 узла, расположенного ниже подкормленного. Обрывая бобы выше и ниже прикрепления подкормленных листьев, мы искусственно создавали преграду на пути движения ассимилятов. Листья у всех узлов хорошо сохранились и были зелеными. В 1—6 узлах нижнего яруса имелись ветви.

Как и в опытах прежних лет, от листа, не имеющего своих бобов, продукты фотосинтеза направляются главным образом вниз (табл. 24). Созданные препятствия не изменяли направления движения ассимилятов. Поглощение последних бобами всех узлов еще раз подтверждает, что листья полностью не обеспечивают ассимилятами бобы своего узла, они постоянно живут «впроголодь».

Опыт 2. У многих сортов сои последние три верхушечных узла обычно бывают без листьев, в то время как бобы в них нормально развиваются и имеют хорошо выполненные зерна.

Ранее нами установлено, что ассимиляты от листа каждого узла используются бобами локально. Возник вопрос, кто же обеспечивает ассимилятами бобы верхних узлов, не имеющих своих листьев? Были подобраны два растения, у которых в двух верхних узлах отсутствовали листья, но имелись бобы.

Опыт с подкормкой проводился 17 сентября, когда зерна у бобов были выполнены на 60—80%.

У растения 1 $C^{14}O_2$ подкормлен лист 18 узла, а у растения 2 — лист 17 узла (табл. 25).

Таблица 25

Радиоактивность семян сои, *имп/мин* на диск
таблетки, $d=17$ мм

Узлы (снизу вверх)	Растение 1		Растение 2	
	число бобов	<i>имп/мин</i>	число бобов	<i>имп/мин</i>
22	2	16	—	—
21	2	20	—	—
20	3	26	1	19
19	Нет	—	3	292
18	2	254	1	0
17	3	0	2	29
15	5	4	3	0

Из табл. 25 видно, что бобы верхних узлов, у которых отсутствуют свои листья, обеспечиваются ассимилятами от листьев соседних узлов. В этой части растения локальность в использовании продуктов фотосинтеза нарушается, т. ассимиляты движутся в большом количестве вверх, а не вниз, как это мы отмечали для узлов среднего яруса. Неясно, почему в нижнем и среднем ярусах бобы поглощают все ассимиляты от листа своего узла, а в верхнем ярусе этого не происходит.

Известно, что бобы верхнего яруса имеют обычно более мелкие зерна, чем бобы нижних ярусов, масла в них на 1—3% меньше. Но это не должно явиться причиной для оттока ассимилятов в соседние бобы, скорее, наоборот, продукты фотосинтеза должны поглощаться бобами верхних узлов с еще большей активностью, чем в узлах нижнего яруса. На этот вопрос мы пока не имеем ответа, требуются дополнительные исследования.

Опыт 3. В дополнение к рассмотренным ранее опытам мы поставили еще один опыт в трех вариантах с искусственным удалением всех бобов. Для этой цели был избран раннеспелый сорт сои Победа, у которого в этом году бобы образовались в первой половине июля и созрели в половине сентября.

Первый вариант. 31 июля у растений бобы были почти у всех узлов главного стебля и боковых побегов. Только у самой верхушки имелись цветки. В этот день у двух растений мы удалили все бобы. У самого верхнего листа средняя его доля имела площадь 6,4 см². К 5 августа во всех узлах появились новые бобы, у которых семян еще не было, средняя доля верхнего листа увеличилась до 33,6 см². Кроме того, появился новый

лист, площадь средней дольки которого была равна 19,2 см². В этот день во всех узлах бобы снова были удалены. К 18 августа они вновь появились во всех узлах. Прироста площади верхних листочков и стебля не было отмечено. Все бобы снова были удалены. К 12 сентября на каждом растении образовалось только по 3—4 боба. Листья оставались зелеными. Прироста стебля и образования новых листьев не произошло. У контрольных же растений листья все опали, а бобы созрели (в нижнем ярусе бобы были хорошо выполнены, а в верхнем слабее).

Второй вариант. У двух растений 5 августа были также удалены все бобы и оставлены листья. Вскоре появились новые бобы. К концу вегетации (12 сентября) бобы у них созрели, но зерна были мельче, чем у контрольных растений, удаление бобов отразилось на урожае, а не на сроке созревания.

Третий вариант. У пяти растений 18 августа удалили все бобы. 12 сентября только в отдельных узлах вновь были отмечены зеленые бобы. Листья также оставались зелеными. Прироста листовых пластинок у листьев верхнего яруса и удлинения стебля не отмечалось.

Результаты опыта 3 говорят о том, что у сои отток ассимилятов в бобы происходит не потому, что они энергично их потребляют, а обуславливается внутренними причинами — изменением направленности обмена. Если у огурцов, томатов и других растений удаление плодов вызывает усиленный рост вегетационной массы, то у сои этого не происходит. Растение при отсутствии бобов имеет избыток ассимилятов, но оно не в состоянии их употребить на образование новых листьев и стеблей. Приведенные материалы подтвердили сообщение Д. С. Яндола (1948) о том, что в узлах растения имеются по две спящих почки, которые пробуждаются при удалении молодых бобов. При удалении последних в более зрелом возрасте спящие почки не пробуждались.

Подводя итоги опытам с подкормкой растения при искусственном удалении листьев и бобов, приходим к следующим выводам.

Потребность в пластических веществах в период формирования бобов значительно больше, чем их в состоянии дать ассимиляционный аппарат, поэтому бобы постоянно испытывают голодание. В случае гибели бобов в пазухе того или иного листа продукты фотосинтеза поступают от последнего к бобам нижнего и верхнего яруса растения, включая и боковые побеги. Локального распределения ассимилятов в этом случае не отмечается. Ассимилятов от листа по стеблю вниз направляется в 5—6 раз больше, чем вверх. К корням пластические вещества не доходят, так как они перехватываются бобами нижних узлов, у которых листья относительно старые, а поэтому малопродуктивные. Нам кажется, деятельность корневой системы имеет

решающее влияние на направленность оттока ассимилятов в период формирования бобов. С появлением бобов направленность обмена у растения резко меняется, удалением репродуктивных органов нельзя вызвать вновь ростовые процессы. Поскольку бобы находятся в состоянии как бы постоянного голодания, то подкормка растений как через корни, так и через листья имела бы весьма важное значение для накопления урожая семян.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКТОВ ФОТОСИНТЕЗА У СОИ ПРИ ИСКУССТВЕННОМ ЗАТЕНЕНИИ ЛИСТЬЕВ

В естественных условиях и в культуре листья различных ярусов и ветвей у растений обычно находятся в неодинаковых условиях светового режима. Часть из них освещается прямыми лучами солнца, а многие находятся в затенении. Мало того, в одинаковых условиях светового режима (не на всю площадь листа) солнечные лучи падают не под одним углом. На одну часть листовой пластинки солнечные лучи падают под прямым углом, а на другие — под меньшим или большим углом. В силу этого фотосинтетическая продуктивность листовой пластинки в различных частях неодинаковая.

Возникают вопросы, будут ли передвигаться ассимиляты в пределах одного листа в случае затенения только части листовой пластинки? Сохранится ли локальность в распределении продуктов фотосинтеза в период бобообразования, если часть ассимиляционного аппарата будет находиться в затенении?

Попытки осветить эти вопросы в литературе имеются. Например, В. В. Сапожников (1893), А. А. Рихтер, К. Т. Сухорук и Л. А. Остапенко (1945), В. А. Новиков и А. П. Шустова (1952), М. М. Пиневич (1952), К. М. Сидник и А. М. Гроздинский (1958) отмечали, что затенение ассимиляционного аппарата или только его части всегда действует на ускорение оттока ассимилятов. Поступление же веществ из корня в затененную часть ассимиляционного аппарата замедляется. Делеано (Deleano, 1911) в опытах с оттоком ассимилятов из листьев винограда заметил, что из освещенной части листа в затененную ассимиляты не передвигались. В. Н. Любименко (1926), О. А. Гречухина (1936), изучая отток ассимилятов, у многих растений отмечали разницу в их содержании в освещенных и затененных листьях. Листовые пластинки, находившиеся в затенении, всегда имели продуктов фотосинтеза меньше, чем в освещенных, Белкенгран (Belkengreen, 1941) в опытах с фасолью применил радиоактивный углерод C^{13} в качестве воздушной подкормки листьев. Им было отмечено, что из освещенного листа радиоактивный углерод не поступал в супротивный затененный лист. Аронов (Aronoff, 1955) с помощью соответствующего

прибора подкармливал $C^{14}O_2$ отдельную часть листовой пластинки сои. Он отметил при этом, что ассимиляты проходили непосредственно в черешок. В остальной части пластинки листа радиоактивный углерод не был обнаружен. Поскольку подкормку листа $C^{14}O_2$ Аронов проводил при освещении всего листа и процесс образования ассимилятов, таким образом, проходил во всех его частях, то надо полагать, что в распределении их и не было особой необходимости.

С целью изучения распределения ассимилятов у растения сои в различных световых условиях мы провели серию специальных опытов, материал которых частично был опубликован (Беликов, 1955, 1959).

Опыт с отдельными листовыми пластинками

В опытах с подкормкой растений сои $C^{14}O_2$ нами неоднократно отмечалось, что листочки подкормленного тройчатого листа часто имели неодинаковую радиоактивность. А различные части отдельно взятого листочка подчас имели даже большую разницу в активности, которая обычно держалась продолжительное время.

Опыт 1955 г. У растения сои в начале цветения был подкормлен $C^{14}O_2$ лист седьмого узла. В камере отдельные его части освещались лучами солнца под разным углом. После подкормки лист оставался на растении в течение 11 дней, затем в разных его местах были взяты пробы-диски для определения радиоактивности (рис. 5).

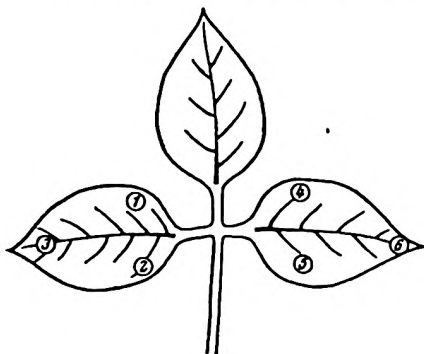


Рис. 5. Распределение радиоактивного углерода в листовой пластинке сои (имп/мин на поверхность диска):
1 — 464; 2 — 253; 3 — 321; 4 — 83; 5 — 335;
6 — 232

Полученные данные показывают, что процесс фотосинтеза в разных частях листовой пластинки протекал не с одинаковой интенсивностью и что ассимиляты в листовой пластинке или не перераспределяются совсем, или же перераспределение их протекает слишком медленно. Это обстоятельство заставило нас провести ряд дополнительных исследований.

Опыт 1956 г. У растения сои, имеющего 16 узлов, 28 сентября подкармливался $C^{14}O_2$ лист восьмого узла. В день подкормки половина среднего листочка (рис. 6) с обеих сторон была затемнена черной бумагой. Во время проведения опыта в камере, где давалась подкормка, листочки по отношению к лучам

солнца были расположены не одинаково. Листочки *a* и *б* освещались прямыми лучами солнца, а листочек *в* заменялся листочками *a* и *б*. После 20 мин. экспозиции в токе $C^{14}O_2$ лист оставался на растении до 4 октября. Бумага же с листа была снята сразу же по окончании подкормки. Через 6 дней в различных частях были взяты пробы-диски листовых пластинок диаметром 19 мм и определена их активность. Из полученных данных видно, что активность листовых пластинок не была одинаковой и через шесть дней. Весьма интересно, что радиоактивный углерод в листочке *б* из верхней части не проникал в нижнюю, а листочек *в* оставался также с малой радиоактивностью при высоком содержании C^{14} в соседних листочках.

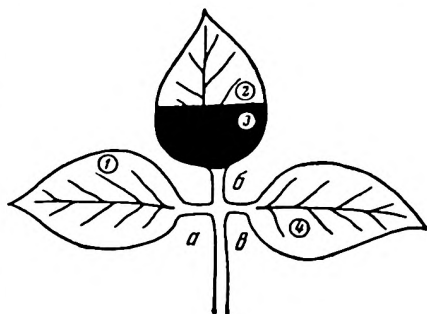


Рис. 6. Радиоактивность листовых пластинок сои (*a, б, в*) при различной интенсивности освещения (имп/мин): 1 — 1215; 2 — 1300; 3 — 0; 4 — 126

Опыт 1957 г. Для проведения опытов с подкормкой листьев сои радиоактивным углеродом в начале сентября были выделены четыре растения одинакового развития. На каждом подкармливался один лист в среднем ярусе. Перед подкормкой у всех четырех растений листочки подкармливаемого листа были затенены черной бумагой (рис. 7). Экспозиция 20 мин. Подкармливаемые листья были отделены от двух растений через сутки, а от других — через семь дней. В течение этого времени бумага оставалась на листочках. Мы предполагали, что при столь длитель-

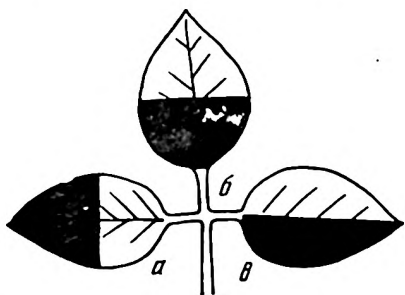


Рис. 7. Схема затемнения листочков (*a, б, в*) листьев сои

ном отсутствии процесса фотосинтеза эти части листа будут сильно обеднены ассимилятами, произойдет их перераспределение в листе. Из затемненной и освещенной частей листочков нами были взяты пробы-диски и определена их радиоактивность.

Из данных табл. 26 видно, что ассимиляты не перераспределяются в листовой пластинке даже при продолжительном голодании соседних участков листа (рис. 8).

Отток ассимилятов из освещенных частей листа проходит обычным порядком, они движутся по проводящим путям листа к черешку и дальше. Весьма интересно, что ассимиляты движутся по жилкам и через затененную часть листа, не заходя

Таблица 26

Активность различных частей листовой пластинки сои,
имп/мин на поверхность диска, $d=19$ мм

Листочки тройчатого листа	Листья срезаны через сутки после подкормки		Листья срезаны через 7 дней после под- кормки	
	растение 1	растение 2	растение 1	растение 2
Листочек а: затемнено	2	5	7	0
освещено	155	171	98	31
Листочек б: затемнено	2	0	7	7
освещено	22	254	31	39
Листочек в: затемнено	2	0	9	2
освещено	195	86	61	4

в его паренхимную ткань, хотя после столь длительного затемнения эта часть листа из-за недостатка элементов питания имела все признаки отмирания.

Опыты 1958 г. До этого мы проводили опыты со взрослыми листьями, у которых к тому времени рост листовой пластинки прекратился. А как распределяются ассимиляты в листовой пластинке растущего листа, выяснено не было.

При постановке опытов мы столкнулись с трудностями, которые заключались в следующем: листовые пластинки вначале затемнялись так же, как до этого затемнялись взрослые листья, т. е. непосредственно на лист накладывалась черная бумага. Еще до конца опыта (с подкормкой) молодые листья увядали. Тогда мы стали их затемнять, накладывая черную бумагу на камеру снизу и сверху. В этом случае листья продолжали нормально функционировать.

У двух растений сои 11 июля были подкормлены молодые растущие листья 5 узла, шестой лист у обоих растений только что развертывался. Экспозиция 10 минут. Проба была взята через сутки (рис. 9). Ассимиляты у активно растущих листьев не перемещаются из одной части листовой пластинки в другую. Точно такое же явление нами было отмечено при подкормке $C^{14}O_2$ молодого растущего листа в период массового цветения, проба у которого была взята через 10 мин. после подкормки. Подобные опыты мы провели с периллой и тыквой: черной

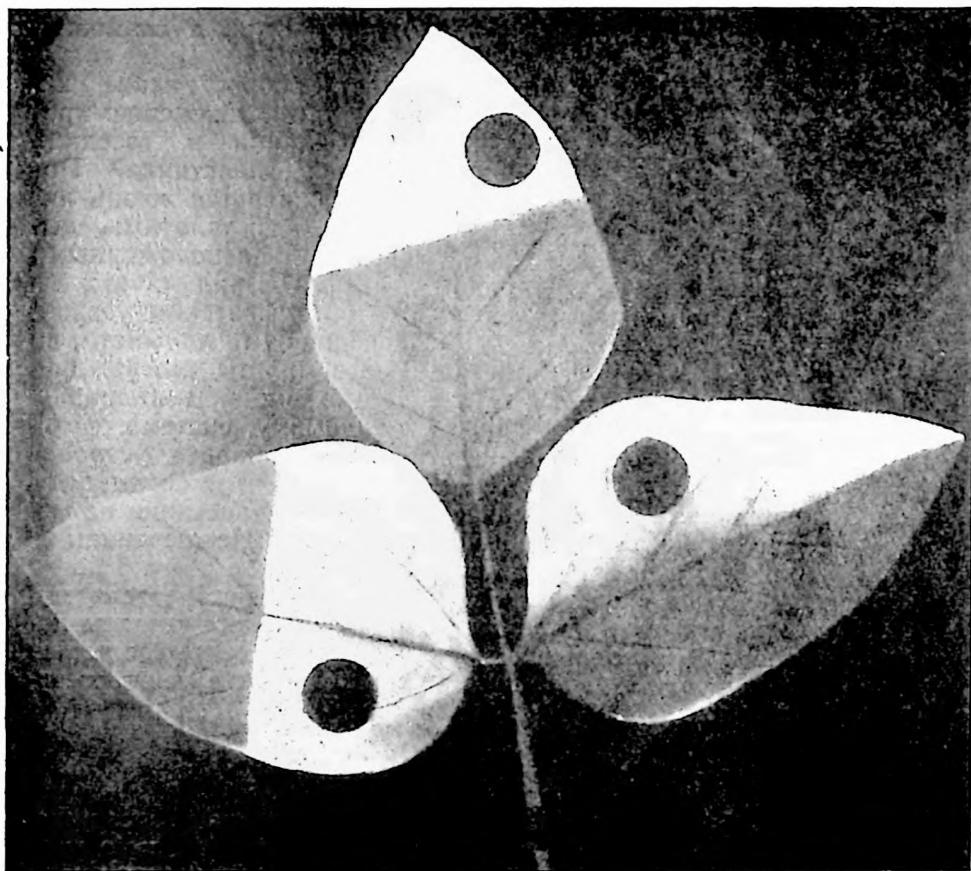


Рис. 8. Радиоактивность затемненных листочков тройчатого листа сои при подкормке их $C^{14}O_2$

бумагой затемнялась часть листовой пластинки молодых растущих листьев, которые затем подкармливались $C^{14}O_2$ в течение 10 мин. Пробы были взяты на второй день. Получались аналогичные данные. Надо полагать, что такое распределение ассимилятов в листовой пластинке характерно для многих, а возможно и всех растений.

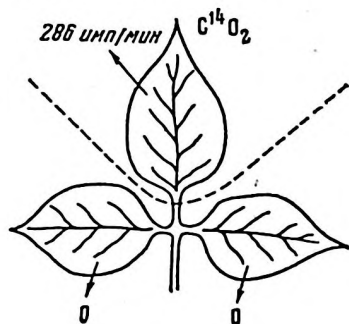


Рис. 9. Радиоактивность листовых пластинок растущего листа сои в имп/мин на поверхность диска, $d = 19$ мм

Возникает вопрос, какие же силы препятствуют движению продуктов ассимиляции в соседние участки листовой пластинки? Почему не поддерживается жизнь листовой ткани ассимилятами, вырабатываемыми расположенными рядом клетками? Вряд ли это определяется специфическим устройством проводящих путей листа, по которым ассимиляты могут двигаться только в одном направлении. По-видимому, система фотосинтетического аппарата устроена таким образом, что ассимиляты

для поддержания жизнедеятельности листовой пластинки не могут поступать туда, где они обычно образуются. Исключением из этого не являются и молодые листочки, в которые обычно до их «совершеннолетия» в избытке поступают продукты фотосинтеза от взрослых листьев. Надо полагать, что и здесь ассимиляты поступают не в места их образования, а туда, где создаются новые ткани и органы, где больше нужен строительный, а не энергетический материал.

Затемнение ассимиляционного аппарата до плодообразования

Опыты 1956 г. Во время массового цветения, 10 августа, два растения сои были затемнены, каждое из них закрыто колпаком из плотной черной бумаги. С южной стороны, у стен колпаков, был сделан прорез, через который листья 7 узла обоих растений выводились из-под колпака на свет. В итоге у каждого растения из всего ассимиляционного аппарата освещался только один лист. Обмен воздухом происходил свободно. Через три дня после затемнения (13 августа) были подкармливлены $C^{14}O_2$ листья, находившиеся на свету. После этого растения в таком же затемнении находились еще два дня (до 15 августа), т. е. всего пять дней. Мы полагали, что в течение этого времени листья израсходовали запасные вещества и нуждались в пластических веществах для поддержания своей жизнедеятельности.

За время пребывания растений под колпаком все листья приняли бледно-зеленый вид. Особенно слабой окраски оказались молодые растущие листья главного стебля и боковых побегов. Такими они оставались до уборки 7 сентября. Листья, вновь появившиеся после снятия укрытия, были также значительно бледнее, чем такие же листья у незатененных растений. Листья 7 узла после затемнения остальных вскоре приобрели темно-зеленую окраску. Надо полагать, что фотосинтетическая активность их резко повысилась.

Через 10 мин. после снятия укрытия (15 августа) с листьев всех ярусов обоих опытных растений были взяты пробы — диски листовых пластинок.

Несколько позднее, 20 августа, в конце цветения таким же колпаком было накрыто еще одно растение, кроме листа 7 узла, который подкормлен радиоактивным углеродом ($C^{14}O_2$) 21 августа. Затенение оставалось до 24 августа. После снятия укрытия тотчас же были взяты пробы — диски листовых пластинок для определения их радиоактивности.

Таблица 27

Активность листовых пластинок у сои при затенении растений,
имп/мин на поверхность диска, $d=19$ мм

Узлы (снизу вверх)	Опытные растения						
	1			2			3
	15.VIII	18.VIII	24.VIII	15.VIII	18.VIII	24.VIII	24.VIII
12	—	—	64	—	—	37	—
11	—	—	71	—	35	39	255
10	121	286	65	28	0	30	13
9	11	138	11	10	1	9	—
8	4	0	0	10	14	0	0
7	2499	556	315	2252	614	530	233
6	0	0	0	0	0	0	0
5	0	0	0	0	0	0	—
4	0	0	—	3	1	—	—
3	5	0	—	0	3	—	—
2	—	—	—	—	—	—	—
1	—	—	—	—	—	—	0

Данные, представленные в табл. 27, показывают, что характер распределения ассимилятов в организме растений затенением не был нарушен. Продукты фотосинтеза от листа, находившегося на свету, поступали только к молодым растущим листьям, а взрослые листья их не получали.

Опыт 1958 г. Перед подкормкой, 18 июля, растение было затемнено. В затемнении находилась нижняя часть растения до 6 узла главного стебля, в том числе и ветви, а верхняя часть оставалась на свету. Подкормлен был лист 6 узла. Проба взята 21 июля.

Полученные данные говорят о том, что при затемнении листьев нижнего яруса (главного стебля и ветвей) радиоактивный углерод в ассимилятах поступает к молодым растущим листьям верхнего яруса:

Узлы (снизу вверх) 10	9	8	7	6	5	4	3	2	1
<i>Имп/мин</i> на поверхность диска, <i>d=15 мм</i>	22	31	2	0	67	0	0	0	0

Кроме того, радиоактивный углерод был обнаружен в молодых листьях 3 и 4 ветвей.

Опыты, проведенные нами в 1956 и 1958 гг., говорят о том, что искусственное затемнение значительной части ассимиляционного аппарата сои не нарушает направленности оттока ассимилятов от листьев, имеющих доступ к свету. Молодые растущие листья получают пластические вещества от взрослых листьев так же, как и растения без затемнения. Взрослые же листья, даже при длительном затемнении (голодании), не получали ассимилятов от листьев, находившихся на свету. Все это дает основание считать, что в загущенных посевах листья нижнего яруса быстро отмирают из-за светового голодания, при этом пластические вещества от листьев, имеющих доступ к свету, к ним не поступают.

Опыты с затемнением растений в период бобообразования

Цель — проследить за распределением ассимилятов в период налива зерна в бобах при затемнении части ассимиляционного аппарата. Будут ли поступать продукты фотосинтеза от листьев, находящихся на свету, к бобам, у которых листья искусственно затемнялись?

Опыт 1954 г. С 27 сентября по 2 октября, когда семена сои вполне сформировались, бобы начали слегка желтеть, а листья оставались еще зелеными, растение было полностью затемнено, кроме листа 10 узла. Такое длительное пребывание растения в темноте, по нашим расчетам, должно было привести к голоданию, т. е. недостатку органических веществ в весьма ответственный период роста. Первого октября лист 10 узла, находящийся все время на свету, был подкормлен $C^{14}O_2$. Второго октября покрытие с растения снято, четвертого оно было убрано. В 11, 12 и 13 узлах бобы отсутствовали.

Из данных табл. 28 видно, что от листа, находящегося на свету, ассимиляты не поступали в листья, находившиеся длительное время в темноте. Но в бобах двух соседних узлов радиоактивный углерод обнаружен в значительных количествах.

Таблица 28

Распределение радиоактивного углерода у сои при затемнении, *имп/мин* на поверхность диска листовой пластинки, *d=19 мм*, и таблетки, *d=17 мм*

Узлы (снизу вверх)	Площадь листовых пластинок, см ²	Радиоактивность	
		листьев	зерен
13	15	1	—
12	48	5	—
11	129	4	—
10	168	2240	625
9	—	0	397
8	—	—	70
7	—	—	1
5	96	0	0

Опыт 1956 г. Опытное растение имело 11 узлов на главном стебле, бобы имелись на его 5—11 узлах и в узлах всех пяти ветвей, 27 сентября все растение было затемнено, кроме листа 7 узла главного стебля, у которого имелся только один боб. 27 сентября был подкормлен $C^{14}O_2$ лист 7 узла. 4 октября укрытие было снято и удалены бобы, в семенах которых определена радиоактивность (табл. 29).

Таблица 29

Распределение радиоактивного углерода в листьях и семенах сои, *имп/мин* на поверхность таблетки, *d=17 мм*

Узлы (снизу вверх)	Листья	Семена	Узлы (снизу вверх)	Листья	Семена
11	0	—	7	132	132
10	0	40	6	0	110
9	0	25	5	1	0
8	0	—			

Из данных табл. 29 видно, что от подкормленного листа ассимиляты направлялись к бобам почти всех узлов как главного стебля, так и ветвей, чего не отмечалось в 1954 г. Объясняется это, очевидно, тем, что в узле подкормленного листа имелся

только один боб и потребность в ассимилятах у него была невелика.

В период бобообразования при затемнении части ассимиляционного аппарата локальность использования продуктов фотосинтеза нарушается, последние поступают к бобам, у которых листья находятся в затемнении, но бобам только ближайших узлов.

ВЫВОДЫ

Данные о распределении продуктов фотосинтеза в организме растений показывают, что затемнение взрослых листьев ускоряет их отмирание, так как от листьев, находящихся на свету, ассимиляты к ним не поступают. К молодым растущим листьям, затемненным, ассимиляты направляются так же, как и к неза затемненным.

В период бобообразования при затемнении части ассимиляционного аппарата локальность использования продуктов фотосинтеза нарушается, последние поступают к бобам, у которых листья находятся в затемнении, но бобам только ближайших узлов.

В нормальных условиях освещения травостоя в посевах сои ассимиляты, образовавшиеся в листьях всех ярусов, в первые часы фотосинтеза включаются главным образом в соединения, растворимые в спирте, кислоте и частично в щелочи,— углеводы и белки. В клетчатку углерод включается только в активнорастущих листьях.

ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные нами данные освещают вопрос о распределении и передвижении продуктов фотосинтеза в онтогенезе у сои. Одновременно этот вопрос изучали и другие авторы (Bach, Magee, 1958; Nelson a. Gorham, 1957; Nelson, Perkins a. Gorham, 1958; Nelson a. Gorham, 1957a; Perkins, Nelson a. Gorham, 1959; Thaine, Ovenden a. Turner, 1959). Результаты исследований позволяют представить картину движения и распределения ассимилятов у сои от всходов до конца вегетации.

Помимо теоретического интереса, данные исследования помогли научно обосновать применение таких агроприемов на почвах различного плодородия, как нормы высева семян и способы посева сои.

В жизни растений ассимиляционный аппарат играет большую роль. От его величины зависят рост, развитие растений и сбор урожая (Орловский, 1940; Головкин, 1954; Добрунов 1956; Ничипорович, 1953, 1956; Сунь Син-дун, 1958).

При появлении всходов весь фотосинтетический аппарат сои

состоит из семядоль, рабочая поверхность которых составляет всего 4—5 см². Через несколько дней образуются первые листья, рабочая поверхность которых равняется 25—40 см². Затем образуются тройчатые листья, первый, второй и т. д. Увеличение площади ассимиляционного аппарата у сои продолжается до появления бобов во всех узлах главного стебля и боковых побегах.

Если листья главного стебля расположить по ярусам, то их площадь будет представлять одновершинную кривую (рис. 10).

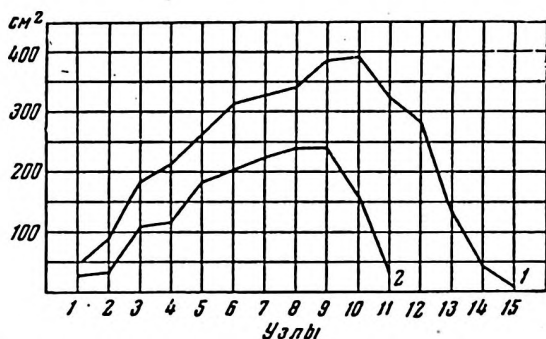


Рис. 10. Площадь листьев различных ярусов сои: 1 — на почве высокоплодородной; 2 — менее плодородной

Меньшую площадь обычно имеют листья нижнего и верхнего ярусов и наибольшую — листья среднего яруса. Такую же одновершинную кривую имеют листья каждой ветви. Различное плодородие почвы и сроки сева не изменяют величины площади листьев различных ярусов, что объясняется следующим.

При формировании первого тройчатого листа на его образование поступает часть ассимилятов только от парных листьев и семядоль, рабочая поверхность которых составляет 30—50 см². При образовании же листьев среднего яруса, например 7—9 узлов, общая площадь ассимиляционного аппарата достигает 1—2 тыс. см². Вполне естественно, что молодые листья 7—9 узлов от взрослых листьев получают ассимилятов в несколько десятков раз больше, чем их получал лист первого узла. Кроме того, последний с первого дня своего существования обычно снабжает продуктами фотосинтеза не только свои растущие ткани, но и ткани стебля, корней и клубеньки. В то время как от листьев 7—9 узлов в другие органы и ткани ассимиляты начинают поступать только тогда, когда сформированы у них почти вся листовая пластинка. До этого все продукты, выработанные в процессе фотосинтеза, у этих листьев расходуются на месте. Следовательно, по мере увеличения ассимиляционного аппарата, растением больше вырабатывается продуктов фотосинтеза

и больше их поступает на образование листьев, в силу чего площадь каждого последующего листа увеличивается.

С появлением бобов в том или ином узле ассимиляты от этого листа поглощаются ими полностью. Кроме того, к этим бобам часть ассимилятов протекает и от тех листьев, в пазухе которых они еще не образовались. Значит, к молодым растущим листьям ассимилятов начинает поступать значительно меньше, чем до начала плодоношения. Поэтому с образованием бобов кривая площади листьев верхнего яруса идет по нисходящей.

Таким образом, у сои размеры листовых пластинок различных ярусов находятся в прямой зависимости от распределения продуктов фотосинтеза в онтогенезе. Внешние условия лишь усиливают или ослабляют исторически сложившиеся закономерности роста и развития организма.

У растений других систематических групп, развивающихся из семян, в первый период жизни ассимиляционный аппарат формируется так же, как и у сои. При появлении же генеративных органов рост их протекает в соответствии с биологическими особенностями каждого вида. Например, у бахчевых культур появление первых плодов не приостанавливает вегетативного роста. Ассимиляты поступают в точку роста и к молодым растущим листьям не только от взрослых листьев, у которых в пазухе нет плодов, а и от тех, у которых они имеются (Беликов, 1962).

Если у сои с появлением бобов, даже путем внесения азотистых удобрений, нельзя вызвать активный рост вегетативной массы, то у бахчевых, томатов и других растений в период плодоношения с помощью удобрений, наоборот, можно подавить образование генеративных органов и вызвать бурный рост вегетативной массы.

У многолетних растений, расходующих запасные вещества корня или стебля на образование ассимиляционного аппарата, последний образуется одновременно на всех ветвях. В период плодоношения на образование семян и плодов у них расходуются только часть ассимилятов, а остальные откладываются в стебле и корнях как запасные вещества, так как с созреванием семян жизненный цикл у многолетних растений не кончается.

Таким образом, у растений однолетних и многолетних, развивающихся из семян, первичный ассимиляционный аппарат формируется за счет запасных веществ семени. Дальнейший его рост и мощность зависят от природы самого растения. С образованием генеративных органов, т. е. с переходом организма в иное физиологическое состояние, у одних растений рост ассимиляционного аппарата прекращается (у сои, гречихи, злаковых и др.), а у некоторых продолжается (у бахчевых, томатов и др.). При кастрации вегетативный рост у первых не возобновляется, а у вторых, наоборот, протекает весьма бурно. В прак-

тической деятельности все эти биологические особенности необходимо учитывать.

Размещение растений на площади, внесение удобрений, уход за посевами в период вегетации будут эффективны в том случае, если эти приемы проводить с учетом знаний о распределении ассимилятов в растениях и в онтогенезе.

Как бы ни был просто устроен организм многих растений, у каждого из них, даже самого простейшего, имеются органы, выполняющие специфические функции. А чем выше на эволюционной лестнице стоит та или иная систематическая группа растений, тем больше у них дифференцированы функции тканей и органов. Кроме того, различные органы имеют разную анатомическую структуру и неодинаковый химический состав. Основным связующим звеном между органами растения является передвижение веществ в организме.

До недавнего времени считалось, что в процессе фотосинтеза в листьях образуются все необходимые для организма вещества, которые затем распределяются между органами растения. Корни доставляют в надземные органы воду и минеральные вещества. Проводящие пути стебля, черешки и жилки листа выполняют функции транспортировки веществ от корня в надземную часть растения, а из листьев в корни.

Это представление о взаимосвязи органов в растении было поколеблено исследованиями Е. Ф. Вотчала (1916), И. Е. Быкова (1928) и других. Изучая состав пасоки, они обнаружили в ней органические вещества — азотистые и гормонального характера. Д. А. Сабинин (1949) проанализировал большое количество литературных источников по этому вопросу и пришел к выводу, что значение корневой системы выходит далеко за пределы органа, снабжающего надземные части только водой и необходимыми элементами минерального питания. В корневой системе, говорит он, вырабатывается ряд органических веществ, в том числе вещества высокой физиологической активности.

Роль корневой системы в общем метаболизме растений наиболее ярко показана в исследованиях А. Л. Курсанова и его сотрудников (Курсанов, 1954; Курсанов, Туева и Верещагина, 1954; Курсанов, 1955, 1957; Приступа, Курсанов, 1957; Курсанов, 1960), а также в работах Г. С. Ильина (1955), И. И. Колосова и С. Ф. Ухиной (1954) и других. Установлено, что в корневой системе образуется до 25 азотистых соединений, в том числе все важнейшие аминокислоты, 15 органических кислот и ряд других соединений. Это позволило А. Л. Курсанову говорить о большом значении корневой системы и по-новому рассмотреть вопрос о взаимосвязи физиологических процессов в растении.

Необходимо остановиться на явлении локальности при усвоении ассимилятов. Этот весьма важный вопрос в литературе освещен слабо. Г. Селибер и М. Кроткина (1924), например,

отметили убыль сахара только в той части корня, где были удалены листья. М. Х. Чайлахян и А. А. Меграбян (1945), изучая влияние азотистого питания на образование клубеньков на корнях сои, фасоли, гороха, отдельные корни одного и того же растения помещали в разные условия питания. Авторы отметили, что при наличии в питательной среде азота клубеньки на этих корнях не развивались, а у корней, лишенных азотистого питания, клубеньки интенсивно развивались. Все это говорит о том, что корни одного и того же растения, находясь в различных условиях азотистого питания, добывают азот по-разному: один из питательного раствора, а другие с помощью клубеньков — из воздуха. Следовательно, свободного перетекания азотистых веществ в корневой системе не происходит, добываются они каждым корешком автономно.

И. И. Туманов и Э. З. Гареев (1951) у льна, яблонь и других растений, обрывая на одних ветвях плоды, у других листья, отметили, что плоды, лишенные своих листьев, не получали пластических веществ от соседних ветвей, имеющих листья и плоды. Подобные факты отмечались многими исследователями и практиками на других растениях.

При изучении распределения продуктов фотосинтеза у сои в онтогенезе мы обратили внимание на эту биологическую особенность и провели ряд специальных исследований.

Уже в ранний период жизни растения, когда у него имеются всего только 2—3 взрослых листа, между ними происходит дифференцировка в снабжении ассимилятами органов растения. Листья нижнего яруса снабжают ассимилятами корни и клубеньки, а верхнего — верхушку стебля (рис. 11).

От одного взрослого листа к другому ассимиляты не поступают, если даже один из них будет испытывать сильное голодание (при затемнении). Мало того, отдельные участки листовой пластинки одного и того же листа не «делятся» ассимилятами друг с другом. Из этого следует, что в зеленых частях растения на отправление жизненных функций (дыхание и обмен) расходуются только те продукты, которые образуются в этих частях в процессе фотосинтеза. Нельзя не отметить следующее. Молодые растущие листья от взрослых получают продукты фотосинтеза только по достижении ими «совершеннолетия». Как только молодой лист становится взрослым, ассимиляты от взрослых листьев уже перестают поступать, в то время как растущие листья пластические вещества получают и при затемнении.

Явление локальности у сои проявляется особенно отчетливо в период бобообразования. С появлением на растении первых бобов последние поглощают полностью все ассимиляты от листа, в пазухе которых они образовались, и часть от листьев, у которых бобы еще не образовались (рис. 12).



Рис. 11. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои до образования бобов

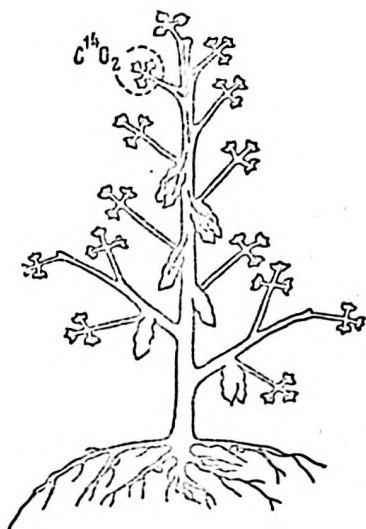


Рис. 12. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои при появлении на растении первых бобов

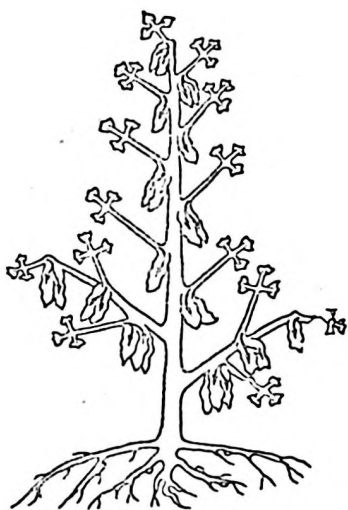


Рис. 13. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои при образовании бобов во всех углах



Рис. 14. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои в случае удаления бобов в одном из углов

При появлении бобов во всех узлах от каждого листа ассимиляты поступают только тем бобам, которые находятся в его пазухе (рис. 13). В случае удаления или повреждения бобов в том или ином узле ассимиляты распределяются между бобами всех узлов (рис. 14). Как бы ни была велика листовая пластинка выработанных ею ассимилятов, как правило, недостаточно для удовлетворения потребности бобов, когда их в узле 2—3 и более. Поэтому бобы в каждом узле всегда испытывают недостаток в пластических веществах.

Мы отмечали локальное использование продуктов фотосинтеза у фасоли, топинамбура, томатов, наперстянки и др. (Беликов, 1962, а другие авторы — у подсолнечника (Егоров, 1955; Прокофьев, Жданова, Соболев, 1957)). Введенные радиоактивные элементы (C^{14} и P^{32}) неизменно обнаруживались в том секторе корзинки, который расположен непосредственно под подкормленным листом.

Д. В. Гирник (1958) при подкормке $C^{14}O_2$ листьев липы в период цветения всегда обнаруживал радиоактивный углерод в нектаре того цветка, который находился в пазухе подкормленного листа. То же самое им было отмечено и при созревании плодов.

Все эти факты свидетельствуют, что в организме растений отсутствует ненужное, излишнее передвижение пластических веществ. Каждый орган выполняет определенные функции.

Явление локальности — одна из характерных черт растительного организма, приобретенная им в течение веков и увеличивающаяся жизненность организма.

Все изложенные выше данные наших исследований о локальном использовании продуктов фотосинтеза как бы уменьшают роль корневой системы в общем обмене веществ в организме растений и противоречат схеме круговорота органических веществ, предложенной А. Л. Курсановым (1957, 1960). Однако более внимательный анализ показывает, что этих противоречий здесь нет. Дело в том, что А. Л. Курсанов и его сотрудники свои исследования проводили главным образом с растениями ранних фаз их развития, в начальном периоде вегетации; данные же наших исследований относятся к более позднему периоду развития растений — периоду цветения и плодоношения. А роль корневой системы в общем обмене веществ организма растений, очевидно, заметно меняется в процессе онтогенеза.

Основные итоги статьи могут быть сформулированы следующим образом. В процессе онтогенеза отмечены два характерных направления в распределении ассимилятов, зависящих от роста и развития растения.

В первый период вегетации основной поток продуктов фотосинтеза направлен в точки роста побегов, к молодым растущим листьям, в корни, стебель. Ассимиляты от листовых пластинок

поступают в ближайшие органы и ткани, каждый лист имеет свой участок, куда от него направляются ассимиляты.

Взрослые листья, в случае их затемнения, не получают ассимилятов от других взрослых листьев, в то время как молодые растущие листья их получают столько же, как и при освещении. У сои с началом образования бобов продукты фотосинтеза используются локально, т. е. ассимиляты от каждого листа поступают только бобам, находящимся в его пазухе. Затемнение или удаление части ассимиляционного аппарата в слабой степени нарушает эту закономерность.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. 1923. Фотосинтез различных листьев на стебле одного и того же растения.— Записки Научн.-прикл. отд. Тифлисск. ботан. сада, вып. 3.
- Афанасьева М. В. 1955. Передвижение веществ в растениях. Изд. Ленингр. ун-та.
- Беликов И. Ф. 1954. Влияние светового режима на развитие растений сои.— Агробиология, № 2.
- Беликов И. Ф. 1954а. О некоторых биологических особенностях сои в связи с густотой ее посева.— Докл. АН СССР, 96, № 4.
- Беликов И. Ф. 1955. О локальном использовании продуктов фотосинтеза у сои.— Докл. АН СССР, 102, № 2.
- Беликов И. Ф. 1955а. О движении и распределении продуктов фотосинтеза у сои в период вегетации.— Физиол. раст., 2, № 4.
- Беликов И. Ф. 1959. Световой режим и его регулирование в посевах сои. Сб. «Биологические ресурсы Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР.
- Беликов И. Ф. 1962. Некоторые закономерности распределения продуктов фотосинтеза у растений в период их вегетации.— Изв. Сибирск. Отд. АН СССР, № 5.
- Беликов И. Ф., Ткаченко И. Г. 1952. Развитие корневой системы сои на различных почвенных разностях.— Сообщение ДВ филиала АН СССР, вып. 4.
- Беликов И. Ф., Костецкий Э. Я. 1958. Распределение продуктов фотосинтеза у сои в ранние фазы ее развития.— Докл. АН СССР, 119, № 6.
- Быков И. Е. 1928. О минеральных соединениях азота в пасоке.— Изв. биол. научн.-исслед. ин-та при Пермском гос. ун-те, 4, вып. 6.
- Вотчал Е. Ф. 1916. К вопросу о составе и роли пасоки. Сборник, посвященный К. А. Тимирязеву.
- Гирник Д. В. 1958. Применение изотопов при изучении цветения и выделения нектара у липы.— Труды Всес. научн.-техн. конференции по применению радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народном хозяйстве и науке. Физиология растений, агрохимия, почвоведение. Изд-во АН СССР.
- Головко Д. М. 1954. Минеральное питание как фактор воздействия на фотосинтез, рост и формообразование и урожай сахарной свеклы.— Ученые записки Московск. городск. ин-та им. В. П. Потемкина, вып. 36.
- Гречухина О. А. 1936. Причины периодичности оттока ассимилятов из листа.— Труды Ленингр. об-ва естествоиспыт., 65.
- Гребинский С. О. 1953. Основные закономерности индивидуального развития растений. Изд. Харьковск. ун-та.
- Гунар И. И., Крастина Е. Е. 1957. Распределение продуктов ассимиляции углерода по органам в онтогенезе сои.— Докл. ТСХА, вып. 29.

- Демьяновский С. Я., Доман Н. Т. 1944. Изменение химического состава листьев шелковицы в зависимости от степени их зрелости.— Биохимия, 9, вып. 6.
- Добрунов Л. Г. 1956. Физиологические изменения в онтогенезе растений. Изд-во АН Казахской ССР.
- Доман Н. Г., Кузин А. М., Мамуль Я. Н., Худякова Р. Н. 1952. К вопросу о разнообразии первичных продуктов фотосинтеза.— Докл. АН СССР, 86, № 2.
- Егоров М. А. 1923. Вопросы зольного питания растений. Изд. НКЗ УССР, Харьков.
- Егоров А. В. 1955. Передвижение и обмен фосфора при некорневом питании подсолнечника и сахарной свеклы. Меченые атомы в исследованиях питания растений и применения удобрений. Изд-во АН СССР.
- Ерыгин П. С. 1930. К вопросу об изменении веществ в листьях культурных растений в течение вегетации.— Научн.-агроном. ж., № 4.
- Жданова Л. И. 1956. О поступлении веществ в семена из листьев разного яруса.— Физиол. раст., 3, вып. 5.
- Заленский В. Р. 1904. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений.— Изв. Киевск. политехн. ин-та, 4, № 1.
- Заленский О. В., Семихатова О. А., Вознесенский В. Л. 1955. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. Изд-во АН СССР.
- Ильин Г. С. 1955. Роль корня табака в синтезе никотина.— Физиол. раст., 2, вып. 6.
- Казарян В. О. 1959. Физиологические основы онтогенеза растений. Изд-во АН Армянской ССР.
- Казарян В. О. 1956. О лабильности направления передвижения пластических веществ в стеблях растений.— Докл. АН Армянской ССР, 23, № 5.
- Казарян В. О., Балагазян Н. В. 1955. Об онтогенетической изменчивости направленности передвижения пластических веществ в растениях.— Докл. АН СССР, 103, № 2.
- Камен М. 1946. Радиоактивные индикаторы в биологии. ИЛ.
- Колосов И. И. 1954. Изучение поглощения фосфора и распределение его в растениях.— Труды Ин-та физиол. раст., 8, вып. 2.
- Колосов И. И., Ухина С. Ф. 1954. О роли корневой системы в усвоении минеральных веществ растениями.— Физиол. раст., 1, вып. 1.
- Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. Сельхозгиз.
- Курсанов А. Л. 1952. Движение органических веществ в растении.— Ботан. ж., 37, № 5.
- Курсанов А. Л. 1953. Значение изотопов и других новейших методов исследования в биологии для решения вопросов сельского хозяйства.— Вестник АН СССР, вып. 12.
- Курсанов А. Л. 1954. Круговорот органических веществ в растении и деятельность корневой системы.— Вопросы ботаники, 1.
- Курсанов А. Л. 1955. О физиологической роли воздушных корней.— Физиол. раст., 2, вып. 3.
- Курсанов А. Л. 1957. Корневая система растений как орган обмена веществ.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6.
- Курсанов А. Л. 1960. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. В кн.: Двадцатые Тимирязевские чтения. Изд-во АН СССР.
- Курсанов А. Л., Брюшкова В. А. 1940. Действие ферментов в листьях различных ярусов в связи с их индивидуальным развитием и общим развитием растения.— Биохимия, 5, вып. 2.
- Курсанов А. Л., Запрометов М. Н. 1949. О передвижении азотистых веществ в растении.— Докл. АН СССР, 68, № 6.
- Курсанов А. Л., Запрометов М. Н. 1949. Адсорбирующая способность протоплазмы как фактор, определяющий передвижение азотистых веществ в растении.— Докл. АН СССР, 69, № 1.

- Курсанов А. Л., Туева О. Ф., Верещагина А. Г. 1954. Углеводно-фосфорный обмен и синтез аминокислот в корнях тыквы (*Cucurbita pepo*).— Физиол. раст., 1, вып. 1.
- Кэртис Ф. 1937. Передвижение растворимых веществ в растениях. Сельхозгиз.
- Литвиненко А. И. 1957. Ассимиляци меченых продуктов фотосинтеза подвоя привоем при межродовой и внутривидовой прививке.— Агробиология, № 3.
- Львов С. Д. и Березниговская Л. Н. 1934. К вопросу о динамике углеводов и водного баланса в листьях табака в зависимости от яруса и производимых ломок.— Экспериментальная ботаника, вып. 1.
- Любименко В. Н. 1926. О физиологической роли крахмала, отлагаемого в зеленой паренхиме листьев.— Изв. Гл. ботан. сада, 25, вып. 2.
- Максимович Е. А., Оконенко А. С. 1955. Возрастные изменения в химическом составе пластинок листьев сахарной свеклы.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6.
- Мичурин И. В. 1948. Принципы и методы работы. Сочинения, т. I.
- Незговорова Л. А. 1951. О темновой и световой фиксации углекислого газа разными растениями.— Докл. АН СССР, 79, № 3.
- Незговорова Л. А. 1952. Поглощение углекислого газа листьями растений в темноте.— Докл. АН СССР, 86, № 4.
- Нилов В. П. 1939. Значение различных ярусов листьев для накопления крахмала у картофеля.— Докл. АН СССР, 22, № 9.
- Ничипорович А. А. 1953. Продукты фотосинтеза и физиологическая роль фотосинтетического аппарата растений.— Труды Ин-та физиол. раст., 8, вып. 1.
- Ничипорович А. А. 1956. Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. В кн.: Пятнадцатые Тимирязевские чтения. Изд-во АН СССР.
- Новиков В. А., Шустова А. П. 1952. Влияние света на отток пластических веществ.— Докл. АН СССР, 82, № 3.
- Орловский Н. И. 1940. Рост листьев и корня сахарной свеклы.— Свекловодство, 1. Киев.
- Пиневич М. М. 1952. Влияние анаэробноза на накопление каучука у кокасыза.— Докл. АН СССР, 82, № 5.
- Приступа Н. С., Курсанов А. Л. 1957. Круговорот органических веществ в растениях в связи с поглощающей деятельностью корня.— Физиол. раст., 4, вып. 1.
- Прокофьев А. А., Жданова Л. П., Соболев А. М. 1957. Некоторые закономерности поступления веществ из листьев в репродуктивные органы.— Физиол. раст., 4, вып. 5.
- Рабинович Е. 1951—1959. Фотосинтез, т. I—III. ИЛ.
- Ратнер Е. И., Акимочкина Т. А. и Ухина С. Ф. 1959. О путях и механизме передвижения веществ из корней в надземные органы растения на примере передвижения P^{32} .— Физиол. раст., 6, № 3.
- Рихтер А. А., Сухоруков К. Т., Остапенко А. А. 1945. Состояние листа и фотосинтеза.— Докл. АН СССР, 47, № 1.
- Сабинин Д. А. 1940. Минеральное питание растений. Изд-во АН СССР.
- Сабинин Д. А. 1949. О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. В кн.: Девятые Тимирязевские чтения. Изд-во АН СССР.
- Сапожников В. В. 1890. Образование углеводов в листьях и передвижение их по растению. СПб.
- Селибер Г. А., Кроткина М., 1924. Влияние частичного удаления листьев на распределение сахара в сахарной свекле.— Изв. Ленингр. н.-и. ин-та им. Лесгафта, 8/25.
- Сидник К. М., Гроздинский А. М. 1958. Вплив світла на нахождення и пересування фосфору (P^{32}) в рослинах.— Украинск. Ботан. ж., 25, № 2.
- Сисакян Н. М., Кобякова А. М., 1941. Действие ферментов в различных участках листьев.— Биохимия, 6, вып. 1.

- Сисакян Н. М., Рубин Б. А. 1944. О причине возрастной инактивности пероксидазы в листьях яблони.— Биохимия, 9, вып. 6.
- Скрипчинский В. В. 1956.— Основные проблемы онтогенеза растений в свете учения И. В. Мичурина.— Бюлл. Московск. об-ва испыт. природы, отд. биол., 3, № 4—5.
- Смирнов А. И. и сотр., 1928. К характеристике возраста табачных листьев.— Труды Ин-та табаководения, вып. 46.
- Смирнов А. И. 1933. Физиолого-биохимические основы обработки табачного сырья.— Табаководение, 3.
- Сун Син-дун, 1958. Соя. ИЛ.
- Тарановская В. Г. 1927. Об изменениях, вызываемых приемом кастрирования в растениях.— Опытная агрономия, 23, кн. 2.
- Туманов И. И., Гареев Э. З. 1951.— Влияние органов плодоношения на материнское растение.— Труды Ин-та физиол. раст., 7, вып. 2.
- Туркова Н. С. 1955. Обмен веществ и рост растений.— Вестник МГУ, вып. 9.
- Чайлахян М. Х. 1958. Основные закономерности онтогенеза высших растений. Изд-во АН СССР.
- Чайлахян М. Х., Меграбян А. А. 1945. Влияние растворимых азотистых соединений на образование клубеньков на корнях бобовых растений.— Докл. АН СССР, 48, № 2.
- Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г. 1957. Передвижение ассимилятов из листьев в побег при дифференцированном фотопериодическом режиме листьев.— Физиол. раст., 4, вып. 5.
- Эдельштейн В. И., 1953. Овощеводство. Сельхозгиз.
- Яндоло Д. С. 1948. Наблюдения над ветвлением у сои.— Природа, № 9.
- Аronoff S. R. 1950. Translocation from soybean leaves.— Arch. Biochem., 28, № 3; 29, № 1.
- Аronoff S. R. 1955. Translocation from soybean leaves.— Plant Physiol., 30, № 2.
- Austin S. 1935. Effects of exploration on plant metabolism.— Plant Physiol., 10, № 2—3.
- Bach M. K., Magee W. E., Burris R. H. 1958. Translocation of photosynthetic products to soybean nodules and their role in nitrogen fixation.— Plant Physiol., 33, № 2.
- Bauer L. 1952. Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen.— Planta, 42, H. 5.
- Belkengreen R. O. 1941. The use of the heavy carbon isotope as a «tracer» in plant metabolism. Ph. D. thesis, Univ. of Minnesota.
- Benson A. A., Basscham J. A., Calvin M., Goodale T. S., Hans V. A., Sterka W. J., 1950. The path of carbon in photosynthesis of paper chromatography and radioautography of the products.— J. Amer. Chem. Soc., 72, № 4.
- Chen S. L. 1951. Simultaneous movement of P^{32} and C^{14} in opposite directions in phloem tissue.— Amer. J. Bot., 38, № 3.
- Golwell R. N. 1942. The use of radioactive P in translocation studies.— Amer. J. Bot., 29, № 10.
- Crafts A. S. 1951. Movement of assimilates, viruses, growth regulators and chemical indicators in plants.— Bot. Rev., 17, № 4.
- Deleano N. 1911. Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattsteile der Laubbätter.— Jahrb. Bot., 49.
- Esau K., Currier H., Cheadle V. 1957. Physiology of phloem.— Annual Rev. Plant Physiol., 8, USA.
- Grew N. 1682. Anatomy of plants. London.
- Leconte H. 1889. Contribution a l'étude du liber des Angiosperms.— Ann. Sci. Nat. Bot., 10.
- McCollum J. P. 1934. Vegetative and reproductive responses associated with fruit development in the cucumber.— Cornell Univ. Agric. Exp. Stat., Mem. 163.

- Malpighi M. 1675. *Anatomia Plantarum*.
- Mangham S. 1917. On the mechanism of translocation in plant tissues.—*Ann. Bot.*, 31.
- Mason T. G., Phillis E. 1936. Further studies on transport in the cotton plant. Oxygen supply and the activation of diffusion.—*Ann. Bot.*, 50, № 199.
- Münch E. 1930. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze*. Jena.
- Murneek A. E. 1926. Effects of correlation between vegetative and reproductive functions in the tomato (*Lycopersicum esculentum* Mill.).—*Plant Physiol.*, 1, № 1.
- Nelson C. D., Gorham P. R. 1957. Uptake and translocation of C^{14} labelled sugars applied to primary leaves of soybean seedlings.—*Canad. J. Bot.*, 35, № 3.
- Nelson C. D., Gorham P. R. 1957a. Translocation of radioactive sugar in the stems of soybean seedlings.—*Canad. J. Bot.*, 35, № 5.
- Nelson C. D., Gorham P. R. 1959. Translocation of C^{14} -labelled amino acids and amides in the stems of young soybean plants.—*Canad. J. Bot.*, 37, № 3.
- Nelson C. D., Gorham P. R. 1959a. Physiological control of the distribution of translocated amino acids and amides in young soybean plants.—*Canad. J. Bot.*, 37, № 3.
- Nelson C. D., Perkins H. I., Gorham P. R. 1958. Note on a rapid translocation of photosynthetically assimilated C^{14} out of the primary leaf of the young soybean plant.—*Canad. J. Biochem. a. Physiol.*, 36, № 12.
- Pearsall W. H., Billimoria M. G. 1938. Effects of age and of season upon protein synthesis in detached leaves.—*Ann. Bot.*, 2, № 6.
- Perkins H. I., Nelson C. D., Gorham P. R. 1959. A tissue-autoradiographic study of the translocation of C^{14} -labelled sugars in the stems of young soybean plants.—*Canad. J. Bot.*, 37, № 5.
- Schumacher W. U., Hülsbruch M. 1955. Zur Frage der Bewegung fluoreszierender Farbstoffe im Pflanzenkörper.—*Planta*, 45, № 1.
- Taine R., Ovenden S., Turner J. 1959. Translocation of labelled assimilates in the soybean.—*Austral. J. Biol. Sci.*, 12, № 4.
- Willenbrink J. 1957. Über die Hemmung des Stofftransports in den Siebröhren durch lokale Inaktivierung verschiedener Atmungsenzyme.—*Planta*, 48, № 3.
- Vernon L. P., Aronoff S. R. 1950. Metabolism of soybean leaves. II. Amino acids formed during short-term photosynthesis.—*Arch. Biochem.*, 29, №1.
- Vernon L. P., Aronoff S. R. 1952. Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves.—*Arch. Biochem.*, 32, № 2.
- Zimmerman M. 1958. Translocation of organic substances in the phloem of trees. The physiology of forest trees.—*Plant Physiol.*, 33, № 3.