

833.34

Ф50

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ФИЗИОЛОГИЯ СОИ И КАРТОФЕЛЯ

НА ДАЛЬНЕМ ВОСТОКЕ

ИЗДАТЕЛЬСТВО
АКАДЕМИИ НАУК СССР

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
С И Б И Р С К О Е О Т Д Е Л Е Н И Е
Д А Л Ь Н Е В О С Т О Ч Н Ы Й Ф И Л И А Л И М . В . Л . К О М А Р О В А

Ф И З И О Л О Г И Я С О И И К А Р Т О Ф Е Л Я Н А Д А Л Ь Н Е М В О С Т О К Е

Б И Б Л И О Т Е К А
Б л а г о о з н а ч е н н о г о
с е л ь с к о г о и н с т и т у т а

И З Д А Т Е Л ь С Т В О А К А Д Е М И И Н А У К С С С Р
М о с к в а 1 9 6 3

ОТВЕТСТВЕННЫЙ РЕДАКТОР

проф. П. А. Генкель

ПРЕДИСЛОВИЕ

Советский Дальний Восток занимает огромную территорию с различными природными зонами, характеризующимися своеобразными почвенно-климатическими условиями, что, естественно, накладывает отпечаток на характер развития растений. Только глубокое знание внутренних процессов, протекающих в растениях в этих специфических условиях, умение управлять ими даст основу для разработки действенных агротехнических приемов, обеспечивающих высокие урожаи культивируемых здесь сельскохозяйственных растений.

На Дальнем Востоке первые исследования в этой области начаты 10 лет назад и совпадают по времени с образованием в Дальневосточном филиале Академии наук СССР Отдела физиологии и биохимии. За прошедший период проведено ряд исследований по изучению особенностей минерального питания растений, их светового режима и по некоторым другим вопросам; результаты опубликованы в различных изданиях. Предлагаемый вниманию читателей сборник является первой попыткой подведения некоторых итогов.

Материалом для статей послужили исследования сотрудников Отдела физиологии и биохимии Дальневосточного филиала Сибирского отделения Академии наук СССР, выполненные в последние годы.

В статье И. Ф. Беликова, на основании богатого экспериментального материала, рассматривается один из важнейших и наименее изученных вопросов физиологии растений — передвижение продуктов ассимиляции в растениях сои. Автор, используя метод меченых атомов, в течение ряда лет проводил опыты с соей и проследил за движением вновь синтезируемых веществ. Полученный материал позволил ему доказать локальное использование продуктов фотосинтеза, что, несомненно, представ-

ляет большой научный интерес. Кроме того, анализ полученных данных дал возможность обосновать необходимость ширококородного посева сои как наиболее отвечающего биологическим особенностям этой культуры и обеспечивающего получение высоких урожаев.

Коллектив сотрудников под руководством проф. П. А. Генкеля проделал большую работу по изучению причин, обуславливающих вырождение картофеля в Приморском крае. В статье П. А. Генкеля, В. Г. Рейфмана, Е. Г. Лебедевой и В. Е. Космаковой изложены результаты этих исследований.

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 (Lecointe, 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, Сынлихуан 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 загербаризованы. 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 показа-

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 (Murneck, 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

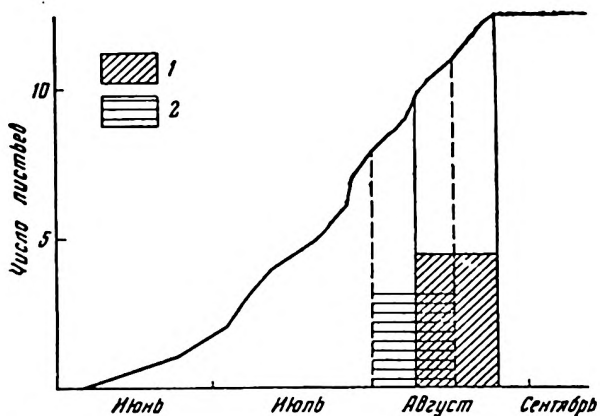


Рис. 2. Увеличение числа узлов на главном стебле сои в период вегетации:

1 — фаза цветения; 2 — фаза бобообразования

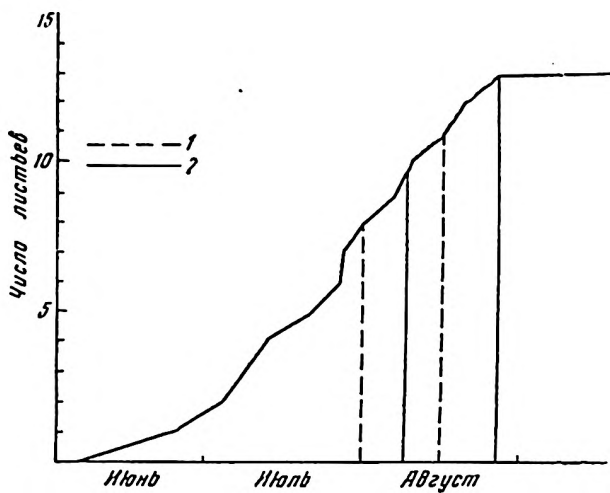


Рис. 3. Увеличение числа листьев сои в период вегетации:

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.

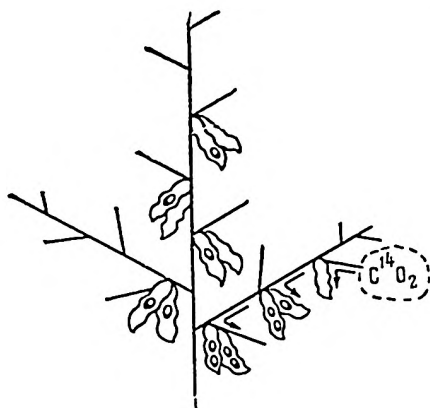


Рис. 4. Распределение ассимилятов при подкормке C^{14} листа, в пазухе которого имелся боб без зерен

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, *имп/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 листо- вых пластинок (28.IX)	Узлы (снизу ↓вверх)	Число <i>имп/мин</i> на таблетку семян (16.X)	Число <i>имп/мин</i> на диск листо- вых 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. е. 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. Пиневиц (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).

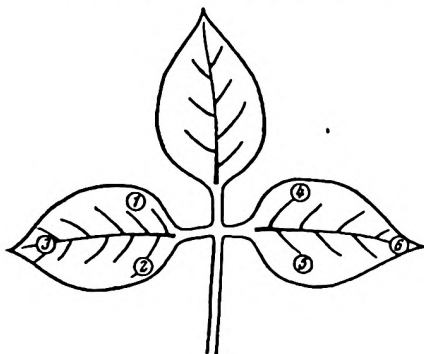


Рис. 5. Распределение радиоактивного углерода в листовой пластинке сои (имп/мин на поверхность диска):
1 — 464; 2 — 253; 3 — 321; 4 — 83; 5 — 335;
6 — 232

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 *b* освещались прямыми лучами солнца, а листочек *в* заменялся листочками *a* и *b*. 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 *b* из верхней части не проникал в нижнюю, а листочек *в* оставался также с малой радиоактивностью при высоком содержании C^{14} в соседних листочках.

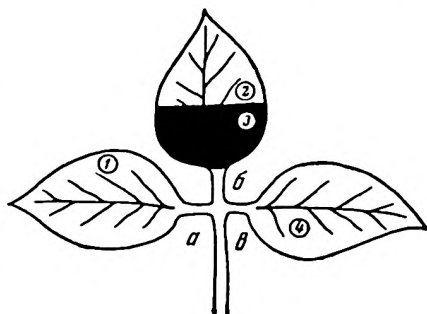


Рис. 6. Радиоактивность листовых пластинок сои (*a, б, в*) при различной интенсивности освещения (имп/мин): 1 — 1215; 2 — 1300; 3 — 0; 4 — 126

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-

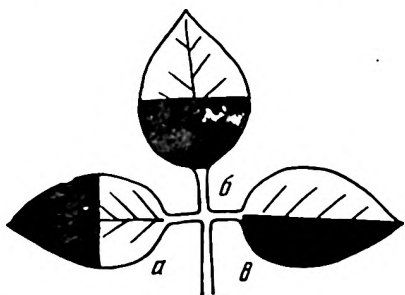


Рис. 7. Схема затемнения листочков (*a, б, в*) листьев сои

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

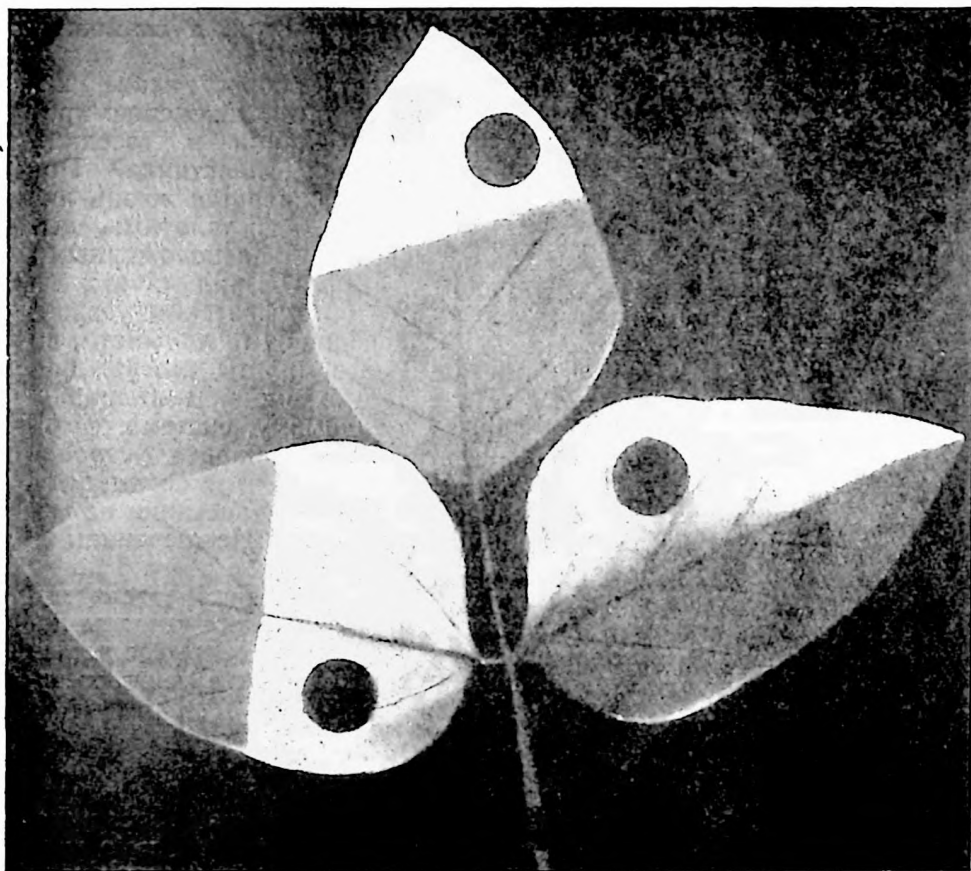


Рис. 8. Радиоактивность затемненных листочков тройчатого листа сои при подкормке их $C^{14}O_2$

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.

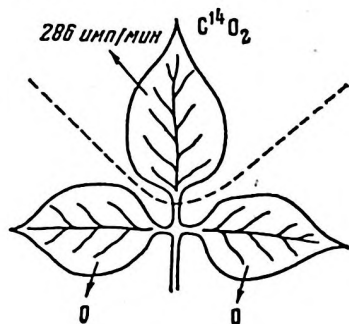


Рис. 9. Радиоактивность листовых пластинок растущего листа сои в имп/мин на поверхность диска, $d = 19$ мм

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 затемнении 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; Головки, 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).

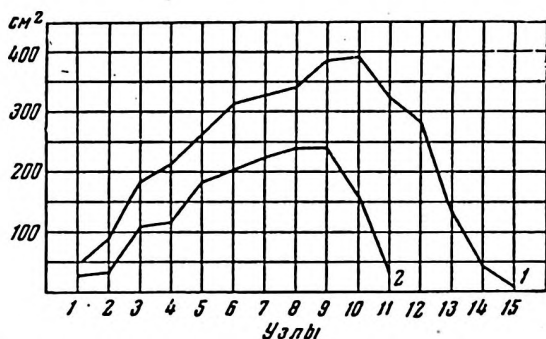


Рис. 10. Площадь листьев различных ярусов сои: 1 — на почве высокоплодородной; 2 — менее плодородной

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).

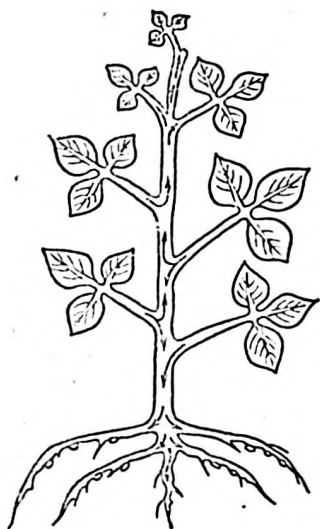


Рис. 11. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои до образования бобов

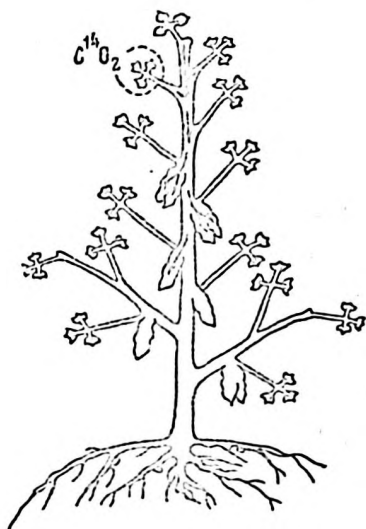


Рис. 12. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои при появлении на растении первых бобов

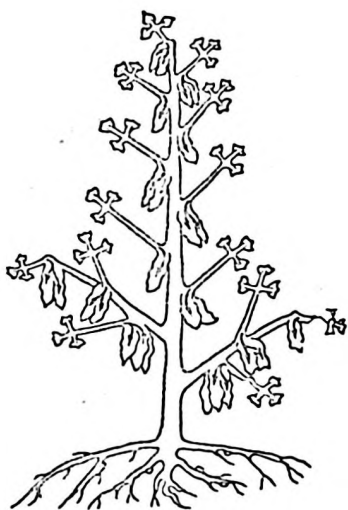


Рис. 13. Схема движения продуктов фотосинтеза у сои при образовании бобов во всех углах



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, стембель. 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., Балагязян 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.

*П. А. Генкель, В. Г. Рейфман, Е. Г. Лебедева,
В. Е. Космакова*

О ВЫРОЖДЕНИИ КАРТОФЕЛЯ В ПРИМОРСКОМ КРАЕ

Вырождение картофеля наблюдается почти во всех картофелесеющих районах мира.

В широком смысле под вырождением понимают прогрессирующее снижение урожайности при длительном использовании семенного материала местной репродукции. Проявляется оно в разных экологических условиях по-разному. В южных степных районах ранние сорта картофеля иногда полностью вырождаются за два-три года. В северных же районах картофель дает хорошие урожаи без замены семенного материала в течение ряда лет.

Болезни вырождения были известны давно. Так, Максвелл (по Бертону 1952) еще в 1751 г. описывает быстрое снижение урожая картофеля в Галловее, вызвавшее необходимость закупа нового семенного материала из Англии и Ирландии. Тьюк (Tukey, 1800) упоминает о поражении верхушек растений картофеля курчавостью, причем отмечает быстрое прогрессирование болезни, ведущее к необходимости смены посадочного материала. Кюн в труде «Болезни культурных растений, их причина и защита от них», вышедшем из печати в 1858 г., пишет, что курчавость листьев была отмечена вскоре после введения в Европе культуры картофеля, в Англии в 1770 г., а затем и в Германии в 1776 г. В агрономических обзорах некоторых графств Англии конца XVIII в. и в начале XIX в. упоминается о заболевании картофеля, называемом «курчавостью». Судя по описаниям, можно считать, что речь шла о морщинистой мозаике или скручивании листьев. Из литературы известно, что болезни вырождения то ослаблялись, то вспыхивали вновь.

В 1908 г. после сильного распространения в Европе заболевания скручивания листьев появилась статья Шлагентина «Картофельводство Европы в опасности». После этого, как пишет Браун (1954), вопрос о болезнях вырождения картофеля не сходит со страниц печати.

Несмотря на большое число исследований по вопросам вырождения картофеля, до последнего времени нет единого мнения о причинах возникновения этого заболевания. Наиболее широкое распространение получили следующие три теории вырождения картофеля: старение сортов, экологической депрессии и поражение вирусами.

Теория старения сортов картофеля возникла давно. Впервые это предположение было высказано Пармантье в 1786 г. и с тех пор длительное время дискутировалось на страницах журналов. В СССР эту «теорию» защищали М. К. Фомюк (1953), Г. Н. Линник (1955), (1957) и И. П. Воробьев (1958). Г. Н. Линник отмечал, что всеобщность явления вырождения при всех условиях, повторяемость его, равномерное размещение вырожденных растений по всему посеву является следствием разной степени зрелости клубней под кустом. Разновременное формирование клубней на протяжении значительной части своего вегетационного периода он рассматривал как самоомоложение и предлагал использовать эту особенность в семеноводстве, в зависимости от этого устанавливать сроки уборки и стронть всю агротехнику семенного картофеля. И. П. Воробьев считает, что причина всех типов вырождения одна — падение жизнеспособности (биологическое старение) клубня.

Теория старения сорта не получила широкого признания. Беркнер (Berкner, 1936) писал, что точка зрения, по которой при постоянном вегетативном размножении сорт, являясь до известной степени индивидуумом, подвергается естественному одряхлению, можно сказать утрачивает значение, стоит только вспомнить существование с давних пор бесполого размножения виноградной лозы, банана, пырея и др. Нам, однако, кажется, что отрицать естественное старение картофеля вообще нельзя. Как отмечает Т. Д. Лысенко, жизнь растения, выросшего из клубня, является продолжением материнского организма или, во всяком случае, «той клеточной ткани, которая взята для размножения» (Лысенко, 1949, стр. 386). Правда, в последнее время появилась работа М. Х. Чайлахяна (1958), в которой предлагается относить картофель и при вегетативном размножении к однолетним растениям. Автор считает, что побег, выросший из глазка клубня, проходит весь онтогенез заново. Этот вопрос еще требует уточнения. Дело в том, что развитие растения картофеля из семени и глазка существенно различается по формообразовательным процессам, длине вегетационного периода и т. п.

Науке и практике известны случаи, когда даже при семенном размножении, при длительном самоопылении, сорта растений теряют свои хозяйственные качества через 30—40 лет именно вследствие вырождения. Между тем, в этих случаях зародыш формируется из зиготы, имеющей несомненно большую жизнеспособность, чем вегетативная клетка, из которой формируется поч-

ка. Таким образом, если под вырождением понимать снижение жизнеспособности вообще, то невырождающихся сортов нет и быть не может. Всякий организм неизбежно стареет и умирает. С. М. Букасов (1937) писал, что возраст каждого сорта, безусловно, ограничен, границы же продолжительности его жизни различны. Так или иначе, вырождение картофеля в результате естественного его старения, по-видимому, протекает более медленно, чем вырождение в результате других причин, имеющих место в практике картофелеводства южных районов и даже некоторых районов средней полосы (полосы умеренного климата).

В настоящее время по существу остались две теории о причинах вырождения картофеля. Одни исследователи считают причиной вырождения картофеля несоответствие внешней среды потребностям растений (теория экологического вырождения).

Другие — видят причину вырождения в инфекционном заболевании, возбудителями которого являются различные вирусы (вирусная теория вырождения картофеля).

Понятие «экологическое вырождение» впервые ввел Морштатт (Morstätt, 1925), он отмечал, что условия всякой местности действуют на растение видоизменяюще. При этом такого рода изменения особенно сильно проявляются при вегетативном размножении, как, например, у картофеля. Если приспособленность растения к данным экологическим условиям оказывается недостаточной, то растение повреждается, заболевает. В этом, по мнению автора, и заключается экологическое вырождение.

Многие исследователи, видя причину вырождения в экологических условиях, главную роль отводят почве (Merkenschlager, 1930; Беркнер, 1935, 1936; Ефейкин, 1940; Каспарова и Вартапетян, 1948; Новиков, 1940; Терещенко, 1954; Филимонов, 1947; Фомюк, 1953; Рожалин, Белова, 1948; Белова, 1951; Рожалин, Белова и Филиппов, 1954, и др.). Представление это основывается главным образом на том, что в одних и тех же климатических условиях, но на разных почвах картофель ведет себя по-разному. На легких песчаных почвах, на торфяниках он дает более высокие урожаи и значительно медленнее вырождается, чем на бедных питательными веществами и тяжелых почвах. Беркнер (Berckner, 1935, 1936) отмечал, что, как показывает практика, почвенно-климатические условия и погода имеют решающее значение при вырождении картофеля, как и некоторые культурно-технические приемы. В крупных хозяйствах восточных районов Германии, где по экономическим соображениям вынуждены разводить картофель на тяжелых почвах, существуют правила — брать посадочный материал с участков с более легкими почвами. Особенно ценится семенной материал с хорошо разложившихся торфяников. По мнению автора, преимущество легких почв объясняется лучшим проветриванием их. При этом, благодаря повышенной интенсивности дыхания, наи-

более полно удовлетворяется явно выраженная потребность растущих клубней в кислороде.

Растения картофеля очень требовательны к скважности почвы, к содержанию доступного корням кислорода. Это известное из практики положение получило в последнее время убедительное экспериментальное подтверждение в исследованиях Бушнеля (Buschnel, 1955). Оказалось, что на единицу сухого вещества корни картофеля поглощают в десятки и сотни раз больше кислорода, чем большинство других возделываемых культур.

В работах А. А. Филимонова (1947), М. М. Максимовича (1940, 1951), Л. В. Рожалина и О. Д. Беловой (1948), В. В. Арнаутова (1940) и других отмечается зависимость между процессом вырождения картофеля и свойствами почвы и удобрения. При этом исследователи считают, что мероприятия, способствующие получению высокого урожая клубней, оказывают положительное влияние и на улучшение семенных качеств картофеля. Другие, наоборот, доказывают, что агротехника картофеля на семенном участке должна быть отличной от агротехники, применяемой для получения продовольственного картофеля. По данным ряда авторов, влияние удобрений на семенные качества клубней проявляется посредством того или иного воздействия их на водный режим почвы или самого растения. Например, в опытах Ф. В. Солодовникова (1950) на богатой органическими и минеральными удобрениями почве было получено наибольшее количество высокоурожайных сеянцев картофеля. Однако на этом же фоне было обнаружено и наибольшее количество вырожденных растений. Автор объясняет это явление повышением концентрации почвенного раствора в период засухи, что, по-видимому, препятствовало нормальному поступлению воды в растения.

В опытах М. Я. Березанского (1951) высокие дозы удобрений улучшали семенные качества картофеля только при наличии достаточного количества влаги в почве. При недостатке же влаги в почве высокие дозы удобрений увеличивали количество вырожденных растений.

А. Л. Беседин (1953) считает причиной вырождения нарушение ростовых процессов в период засухи. По его мнению, это явление распространяется прежде всего на растения с мощно развитой ботвой, так как вследствие более интенсивной транспирации эти растения быстрее иссушают почву. Поэтому автор рекомендует избегать применения больших доз удобрений, особенно азотистых. Такой же точки зрения придерживается и Ф. В. Ильин (1940).

К. З. Будин (1958) причиной вырождения картофеля считает не только избыток азотного питания, но и излишек хлорсодержащих удобрений, подвижных форм железа и алюминия и, наряду с этим, недостаток калия, кальция, магния.

Нарушение в соотношении питательных элементов, как считает К. З. Будин, приводит к патологическим изменениям, в результате чего появляются маложизненные растения с низкой продуктивностью. Такие растения называют вырожденными. Однако К. З. Будин не отрицает и того, что причиной, вызывающей морфологические изменения типа мозаик, готики и других, может быть «вирусное начало», быстро размножающееся в ослабленных растениях.

Указывая на избыток азотного питания как на один из факторов вырождения картофеля, А. М. Фаворов и Л. В. Рожалин объясняют его влияние ослаблением углеводного питания клубней (за счет относительного усиления азотного). Углеводное питание ухудшается вследствие усилившегося испарения воды мощно развитой надземной массой.

Вырождение картофеля в зоне умеренного климата сторонниками этой теории также объясняется усилением азотного питания вследствие влияния засух и от излишнего внесения минеральных удобрений (Фаворов, 1958; Рожалин, 1958).

Несколько иначе трактуется этот вопрос в совместной работе Л. В. Рожалина, О. Д. Беловой и Д. И. Филиппова (1954). Здесь авторы, изучая причины вырождения в умеренном климате, приходят к выводу, что уродливость клубней как признак вырождения наблюдается и при неправильном режиме удобрения с избытком азота и при засухе и вызывается одной причиной — неравномерным ростом клубней под влиянием неравномерного поступления питательных веществ из почвы. При избытке азота в почве относительно слабо развитая корневая система не может достаточно обеспечивать влагой мощную ботву даже тогда, когда осадки выпадают равномерно.

Большинство названных авторов считает, что в противоположность азоту фосфор положительно влияет на семенные качества клубней, поэтому преобладание его в удобрительных смесях является желательным, так как в результате такого преобладания уменьшается процент вырожденных растений в посеве. Это положение для условий Дальнего Востока подтверждено работами Е. И. Комизерко и В. Г. Рейфмана (1955) и В. Е. Космаковой и В. Г. Рейфмана (1958).

Но в литературе существует и прямо противоположное мнение. Так, М. Я. Березанский (1951) пишет, что поскольку фосфор ускоряет созревание и старение, то фосфорные удобрения должны усиливать вырождение, а азотные удобрения, наоборот, тормозят процесс старения, так как поддерживают ботву и клубни картофеля до уборки в более молодом жизнедеятельном состоянии, поэтому они должны улучшить семенные качества клубней. В таком же направлении, по мнению автора, действует и калий. Он приводит данные, показывающие, что для улучшения породности семенного картофеля путем применения высоких

норм удобрений необходимо обеспечение в достаточной степени и водой.

В этих условиях М. Я. Березанский рекомендует под семенной картофель вносить большее количество калия, азота столько же, а фосфора значительно меньше, чем под товарный картофель.

Многие авторы вообще отрицают влияние азотного удобрения на вырождение картофеля. А. А. Мейер (1958) пишет, что в условиях плодородных выщелоченных черноземов вырождение картофеля увеличивается независимо от вносимых удобрений. Л. Балашов и В. Мохов (1958) приводят опыт: с 1951 по 1955 г. клубни сорта Рекорд из года в год в порядке наложения высаживались на те же фоны — без удобрения и с высокими дозами азотного удобрения (200 кг/га). Различий в поражении веретеновидностью к концу опыта не было обнаружено. М. К. Фомяк (1953) утверждает, что увеличение доз азотного и фосфорного удобрений способствует усилению заражения вирусами, но не является причиной заболевания готикой, а при наличии большого количества влаги в почве даже уменьшает вред, приносимый готикой уже зараженному растению.

Особенно четкий и прямой вывод в отношении влияния азотных удобрений делает П. Г. Чесноков (1958) на основании большого количества полевых и вегетационных опытов. «Повышенные дозы минеральных удобрений, — пишет он, — с избытком азотистых веществ не только не ухудшали состояния растений даже при инфекции, но, наоборот, способствовали улучшению их состояния, по сравнению с состоянием растений, выращиваемых на неудобренном фоне».

Особую точку зрения на природу вырождения картофеля высказывает А. Ф. Демидович (1957). Выращивание клубней для семенных целей при летней посадке в условиях короткого осеннего дня, по мнению этого автора, соответствует филогенезу этого вида и поэтому способствует улучшению его породных качеств.

Возбудителями инфекционного вырождения картофеля большинство исследователей считает вирусы.

Анализируя теорию экологической депрессии, А. М. Фаворов и А. Ф. Котов (1952) отмечают, что сторонники ее правильно подходят к решению проблемы вырождения именно с точки зрения взаимоотношения растения с окружающей средой, но не вскрывают основной причины вырождения картофеля. А. М. Фаворов и А. Ф. Котов считают, что условия питания и влажности в той или иной степени могут в некоторых случаях изменять (улучшать или ухудшать) семенные качества картофеля, но не являются причиной его вырождения. Авторы приводят данные, подтверждающие точку зрения Т. Д. Лысенко на вырождение картофеля.

Т. Д. Лысенко на основании своих работ пришел к выводу, что основной причиной быстрого и массового вырождения картофеля на юге является действие высоких температур на пробуждающиеся глазки клубней. При этом в глазках клубней быстро проходят стадийные изменения; они стареют, дряхлеют. В связи с этим Т. Д. Лысенко был предложен метод летних посадок, который способствует передвижению периода формирования клубней на более прохладное время (Лысенко, 1949). Т. Д. Лысенко не отрицает значения вирусных и других болезней картофеля на юге, однако он считает, что эти болезни развиваются на фоне экологического вырождения.

Тот факт, что летние посадки картофеля на юге способствуют значительному улучшению семенных качеств картофеля, был отмечен целым рядом исследователей (Балашов, 1939; Гедзь, 1955; Гаврилов, 1955; Кирпиченко, 1954; Крутиков, 1954; Осипов, 1955; Кружилин, 1939; Соколова, 1949; Шкварников, 1952, и др.).

Особенно улучшаются семенные качества клубней картофеля, получаемых от растений, выросших от летней посадки свежесобранных клубней (Сатарова, 1956).

Следует отметить, что практика летних посадок привела к созданию семеноводства картофеля в южных районах нашей страны, что имеет большое экономическое значение.

Н. С. Чесноков и В. И. Михайлова (1948) рассматривают мозаичную мозаику как результат глубоких нарушений физиологии картофельного растения, вызванных неблагоприятными условиями внешней среды — высокой температурой почвы и воздуха в начале клубнеобразования, во время роста клубней и в период их хранения.

На температуру хранения клубней как на фактор, вызывающий вырождение, указывает Г. И. Матусевич (1958). По данным этого автора, отдельные сорта имеют разную оптимальную температуру хранения. Превышение температуры хранения выше оптимальной приводит к увеличению количества вырожденных растений в посеве.

Многие авторы, изучавшие влияние высокой температуры на вырождение картофеля, не углубляясь в анализ интимных физиологических и биохимических процессов, через посредство которых осуществляется действие температурного фактора, описывают непосредственное воздействие температурных условий на морфологические изменения растений картофеля и на изменение его породных качеств, как семенного материала.

Интересны данные А. М. Гурмазы (1941), проводившего эксперименты в сосудах, в которых создавалась различная температура почвы, при одинаковой для всех вариантов температуре воздуха. Из этих опытов выяснилось, что повышенная температура почвы (38—41°) является крайне неблагоприятным фактором для развития клубненосных растений.

Под влиянием высокой температуры почвы уменьшается прирост массы клубней и изменяется их форма — клубни удлиняются, увеличиваются чешуи под глазками. Автор приходит к выводу, что наиболее благоприятной температурой для клубнеобразования картофеля является температура 18—23° С.

Н. А. Хатунцев (1934) на Ульяновской станции картофельного хозяйства изучал влияние температуры воздуха и почвы на клубнеобразование и рост картофеля. При этом выяснилось, что высокая температура вызывает усиленный рост ботвы и препятствует клубнеобразованию.

С. О. Ордоян (1959) наблюдал резкие морфологические изменения у сорта Лорх под влиянием жаркого климата Араратской долины. Температура почвы здесь в июле достигает 26—29°, относительная влажность воздуха 62—51%. В таких условиях куст становится многостебельным, побеги тонкими, вновь образующиеся светло-зеленые листья мелкие и ланцетовидные. Клубни не увеличиваются в размере, прорастают в почве, а окраска их из белой переходит в красную. При посадке свежесобранными клубнями этот сорт давал ягоды с вызревающими семенами.

А. И. Руденко (1958) своими тщательно проведенными экспериментами с клубнями, свободными от вирусов, в условиях строгой изоляции доказывает, что, помимо вирусного вырождения картофеля, существует особая климатическая (физиогенная, как ее называет автор) неинфекционная форма вырождения. Она проявляется на клубнях, которые под влиянием высокой температуры с каждым годом дают все более ослабленные (тонкие, нитевидные) ростки и, как следствие этого, все более низкие урожаи. Из всех клубней (в опытах этого автора) с типичными нитевидными ростками развивались растения, не имевшие на ботве признаков вырождения в виде крапчатости, столбура, морщинистости, скручивания, мозаичности листьев.

Исследования А. И. Руденко показали также значительную роль продолжительности действия высоких температур воздуха. Если среднесуточная температура воздуха в период клубнеобразования в течение 9—10 дней превышает 26° или в течение 25—27 дней удерживается в пределах 22—24°, у раннеспелого сорта картофеля до 50% клубней прорастает нитевидными ростками.

А. И. Руденко считает, что образование нитевидных ростков на клубнях под влиянием высокой температуры может принести картофелеводству больше вреда, чем вирусные болезни. Поэтому на борьбу с физиогенным вырождением картофеля, по мнению автора, должно быть обращено особо большое внимание.

В связи с тем, что условия повышенных температур не соответствуют биологическим особенностям картофельного растения, некоторые исследователи в качестве меры борьбы с вырождением предлагают мульчирование семенных посевов (Усырев, 1939; Новиков, 1940; Фомюк, 1953; Крючкова, 1956 и др.).

М. К. Фомюк на Украине, а А. Ф. Крючкова в Узбекистане изучали влияние понижения температуры почвы при применении мульчи. В опытах А. Ф. Крючковой мульчирование соломой увеличивало влажность почвы на 2—2,5% и снижало температуру почвы на 3—3,5°, в результате чего снижалось количество мозаичных растений. У М. К. Фомюк мульчирование соломой также понижало температуру и повышало влажность почвы, что вело к уменьшению пораженности растений морщинистой мозаикой и готикой, особенно на следующий год после применения этого приема. Такого же результата удалось достигнуть А. Ф. Крючковой при помощи загущения посадки, позволившему снизить температуру и повысить влажность почвы.

Размещение посадок семенного картофеля на более холодных и влажных торфяно-болотных почвах, на северных и западных склонах, имеющих температуру почвы на 4—5° ниже, чем на южных, также улучшало семенные качества картофеля, снижало процент вырожденных растений.

Таким образом, оба эти исследователя в большом количестве опытов обнаружили прямую зависимость степени вырождаемости картофеля от температуры и влажности почвы.

Некоторые исследователи (Цубербиллер, 1957; Балашов, 1958), отмечая, что вырождение картофеля обуславливается высокими температурами, главным фактором вырождения при этом считают неустойчивость, прерывистость водного режима. По мнению Е. А. Цубербиллер, процесс вырождения связан именно с перебоями в водоснабжении, вызывающими «простой» в ходе клубнеобразования. Н. Н. Балашов указывает, что появлению веретеновидных клубней способствует перемежающийся неустойчивый водный режим.

В связи с установленным фактом вредного влияния высоких температур некоторые авторы ставят в зависимость от этого фактора нарушение обмена, обуславливающего вырождение. Так, В. Ф. Альтергот (1937), доказав экспериментально, что при высокой температуре в растительной клетке в процессе обмена веществ нарушается соотношение между аммиачным и амидным азотом в сторону увеличения первого, считает, что смерть клетки при высокой температуре наступает вследствие аммиачного самоотравления.

Ю. В. Ракитин и П. М. Шумова (1938) в вегетационных опытах с картофелем наблюдали накопление аммиака в растении под влиянием высоких температур. При температуре 40° резко усиливалось дыхание, интенсивно образовывались продукты анаэробного обмена, уменьшалось количество амидов и увеличивалось образование аммиака. Одновременно с изменением в обмене происходили изменения и во внешних признаках растений, при этом чем длительнее было воздействие высокой температуры, тем большие наблюдались изменения. На надземных частях рас-

тении было отмечено угнетение роста, уменьшение размеров всех морфологических элементов.

Изменение клубней при кратковременном воздействии высокой температуры выразалось в резком уменьшении их размеров, длительное же воздействие вызывало явные признаки вырождения, неправильную форму клубней, веретенообразность, а также преждевременное прорастание глазков. Авторы пришли к выводу, что высокая температура изменяет превращение веществ в сторону значительного усиления процессов распада, что и является одной из характернейших особенностей южного вырождения картофеля.

К такому же вопросу о токсическом действии аммиака, накапливающегося в тканях картофельного растения под влиянием высокой температуры, приходит и А. К. Ефейкин (1939—1940). Он предполагает, что вырождение картофеля на юге биологически является длительной модификацией, вызванной продуктами ненормального обмена веществ, в частности, аммиака и др. Нарушение обмена обуславливается воздействием высоких температур. Автор считает «южное» вырождение картофеля процессом обратимым, так как при устранении причины (высокой температуры), вызывающей образование токсических веществ, исчезают и признаки вырождения. При перенесении вырожденного на юге картофеля в условиях средней полосы автору удалось восстановить его нормальные сортовые признаки.

С противоположной точки зрения рассматривает повышенное содержание аммиака в клетке Н. С. Чесноков (1958). Выращивая растения картофеля под изоляторами, он нашел в их листьях более высокое содержание аммиака и аминокислот, что указывает, по мнению автора, на более усиленные у них процессы восстановления. Наоборот, снижение аммиачного азота в листьях контрольных растений автор принимает за показатель старения этих организмов.

Отметим, что в потомстве клубней от контрольных растений морщинистой мозаики было около 100%, а в потомстве растений, выросших под изоляторами, — 1,5—5%. Последнее Н. С. Чесноков объясняет тем, что при рассеянном свете под марлей процесс фотосинтеза проходил нормально по сравнению с контрольными растениями, которые подвергались воздействию прямых солнечных лучей.

Изучая вырождение картофеля в Ростовской обл., М. Т. Бондарев (1938) также обнаружил излишнее накопление в стеблях картофеля вредных для растений веществ (формальдегида, солянина, щавелевой кислоты) и пришел к выводу, что эти вещества вызывают самоотравление, задерживая тем самым развитие растений, и обуславливают его вырождение.

А. Б. Кадымова (1951, 1955) на основании своих исследований, а также данных Рустамбекова и Керимова показала, что

высокие температуры угнетают действие ферментов углеводного обмена и, наоборот, стимулируют белковые ферменты.

А. И. Онищенко (1952) высокую температуру, действующую на растение, рассматривает как фактор, обуславливающий свертывание водорастворимых белков. Сорты южного происхождения, указывает автор, имеют, как правило, более высокую температуру свертывания белка, чем сорта северного происхождения. Поэтому, по мнению автора, южные сорта меньше страдают от жары, при меняющихся температурах почти не израстают и менее вырождаются в засушливые годы.

Л. В. Рожалин, О. Д. Белова и Д. И. Филиппов (1954) отмечали, что в период засухи в клубнях накапливается большое количество азота. В это время углеводы из листьев оттекают слабо, они используются на рост ботвы. В связи с этим авторы рекомендуют загущенные посадки, при которых меньше прогревается почва, водный режим улучшается и биохимические процессы протекают в растениях нормально.

А. М. Фаворов и Л. В. Рожалин (1957) считают, что высокая температура прежде всего изменяет режим питания, что и является причиной вырождения картофеля. «Выяснилось, что как высокая температура, так и недостаток влаги,—пишут авторы,—ослабляют углеводное питание клубней и поэтому относительно усиливается их азотное питание. Такое нарушение питания клубней и вызывает вырождение картофеля, особенно если оно повторяется в течение нескольких поколений».

Б. А. Рубин и В. Е. Соколова (1946) методом инфильтрации изучали синтез крахмала в листьях картофеля при различной температуре. Они нашли, что температурный оптимум действия ферментов, регулирующих синтез крахмала в листьях, по мере развития картофеля сдвигается в сторону более высоких температур. В конце августа температурный оптимум синтеза крахмала в листьях был в пределах 50°. В связи с этим авторы делают предположение, что ухудшение породных свойств картофеля при действии высоких температур связано с термической лабильностью ферментов клубней, а не листьев.

Сама по себе интенсивность фотосинтеза как химического процесса может кратковременно увеличиваться с повышением температуры. Однако это не значит, что повышение температуры оказывает благоприятное действие на жизнеспособность растения и на фотосинтез вообще. Сами же Б. А. Рубин и В. Е. Соколова в своих опытах наблюдали частичное отмирание листовой ткани при 50°, хотя синтез крахмала при этом продолжался. Опытами Блекмана (по Генкелю, 1962) было установлено, что оптимальная точка фотосинтеза тесно связана с продолжительностью опыта. В часовом опыте наибольшая интенсивность фотосинтеза наблюдалась при 37,5°, а в четырехчасовом — оптимум оказался при 30,5°. Такое перемещение точки оптимума

при различной продолжительности опыта Блекман объяснил тем, что под действием высокой температуры, наряду с повышением интенсивности фотосинтеза, идет процесс инактивации хлоропластов.

Как известно, инактивация ферментов наблюдается при температуре 58° или даже выше. Порог же коагуляции растворимых белков протоплазмы обычно лежит ниже этой температуры. Следовательно, причину высокой чувствительности картофельного растения к высокой температуре следует искать не в термической лабильности ферментов клетки, а в коллоидных свойствах ее протоплазмы.

В литературе по этому вопросу данных очень мало. Имеется указание Ф. А. Новикова (1940) о том, что листья мозаичных растений обладают пониженной стойкостью плазмы клеток к длительному обезвоживанию и воздействию высоких температур. Однако изучение этого вопроса представляет интерес не только с практической, но и с теоретической точки зрения, так как оно может указать пути направленного изменения природы картофельного растения.

Несколько изолированно стоят результаты, полученные Д. М. Головки (1961) по причинам вырождения картофельного растения. Автор считает, что частичное удаление листьев, разных ярусов, приводит к уменьшению урожая и вырождению растения. Увеличение числа лет, в которые удалялись листья, приводит к возрастанию признаков вырождения.

Особенно сильное вырождение происходит у растений, выращиваемых на удобренной почве, при удалении нижних и средних листьев глазковых побегов с сохранением верхних листьев глазковых побегов и всех листьев пазушных побегов ветвления.

На основании своих многолетних опытов автор считает доказанным, что одной из основных причин вырождения является нарушение целостности растительного организма в результате преждевременного отмирания листьев нижних и средних ярусов глазковых побегов. В полевых условиях такое отмирание листьев может происходить в результате действия засухи или от неправильной агротехники во время ухода за картофелем, при которой ломаются и повреждаются листья.

Д. М. Головки рекомендует убирать картофель на семенных участках при зеленой ботве до отмирания нижних и средних листьев.

После открытия вирусов Д. И. Ивановским (1892 г.) были начаты вирусологические исследования вырожденных растений картофеля.

Целым рядом исследователей вырождение картофеля стало рассматриваться как вирусное заболевание (Дунин, 1947, 1941; Мордвинцев, 1937; Букасов, 1938; Рыжков, 1944, 1946, 1947;

Сухов, 1948, 1954, 1955; Сухов и Вовк, 1947; Бобкова, 1948; Бордукова, 1952, Воронкевич, Горленко, Развязкина и Сухов, 1954; Уайтхед, Мак-Интош, Финдлей, 1955; Боуден, 1952, Kozłowska, 1957, и др.). Описано более 20 вирусных болезней картофеля, часть из которых для условий Дальнего Востока приводится в книге И. Н. Абрамова (1953).

Наиболее часто встречаются следующие вирусные заболевания.

Крапчатость листьев. На листьях заметны более или менее ясно выраженные бледные, просвечивающиеся пятна, разбросанные по листовой пластинке.

Полосчатая мозаика. На листьях проявляются многочисленные расположенные между жилками мелкие темно-бурые угловатые пятна отмершей ткани; часто отмирает и ткань жилок листа.

Курчавость листьев. На долях листа появляются хорошо заметные, ясно отграниченные желтоватые пятна; поверхность доли становится неправильно волнистой, курчавой, а вершина обычно отвернута в сторону.

Морщинистая мозаика. Срединная жилка укорачивается, мелкоморщинистые дольки листа располагаются под более острым углом друг к другу. Вершины долей листа отогнуты книзу. Растение сильно отстает в росте, стебель становится очень хрупким, а листья желтоватыми. Как правило, одновременно проявляются и признаки полосчатой мозаики.

Акуба-мозаика. На листьях появляются ярко-желтые пятна различной формы и величины, чаще округлые, при сохранении общего зеленого фона ботвы. Такая пестролистность напоминает окраску листьев декоративного растения *Aucuba japonica*, откуда и произошло наименование.

Перечисленные вирусные заболевания отличаются определенными симптомологическими признаками и детально описаны в многочисленной литературе (Боуден, 1952; Абрамов, 1953; Уайтхед, 1955; Klinkowski, 1958). В настоящее время уже установлено, что они могут вызываться различными вирусами, некоторые из них наступают при смешанной инфекции несколькими вирусами. Поэтому, чтобы проводить систематическую работу по оздоровлению картофеля и улучшению его породных качеств, необходимо выяснить, какие вирусы вызывают заболевания и изучить условия, способствующие их развитию и распространению.

Из группы мозаик в литературе описано до 20 вирусов, поражающих картофель. Наиболее распространенными и наносящими большой ущерб картофелеводству являются вирусы X, Y, L, S, F, K и M. Из вирусов группы желтух в картофелеводстве наибольший вред наносит вирус, вызывающий скручивание листьев. Вирусы этой группы проявляются в виде общего хло-

роза растений, утолщения пластинки листа, подавлении ростовых процессов и скручивании листьев вдоль средней жилки.

Противоречия между сторонниками вирусной и экологической теории вырождения сохранились в полной мере до сих пор. Одни авторы, считающие причиной вырождения картофеля вирусную инфекцию, отрицают непосредственное влияние высокой температуры как фактора, вызывающего вырождение. Другие, наоборот, не признают вырождение как следствие вирусных болезней. Так, П. Г. Чесноков (1958) на основании своих экспериментальных данных утверждает, что морщинистость, крапчатость, скручивание листьев вызываются не высокими температурами, а являются следствием заражения вирусами. Влияние же высоких температур выражается в усилении или ослаблении проявления инфекции. Более того, в последние годы появились работы, в которых высоким температурам приписывают оздоровляющую роль. Кассанис (Kassanis, 1950) показал, что хранение клубней при высокой температуре приводит к инаktivации сохранившегося в них вируса скручивания листьев.

А. М. Фаворов и А. Ф. Котов (1952), анализируя целый ряд фактов, научных и практических наблюдений, нацело отрицает вирусную природу вырождения у картофеля. Они считают, что найденные «особые» белковые вещества в соке вырожденных растений обязаны своим появлением нарушенному обмену. Эти вещества «особого состава» образуются в результате биохимических изменений в семенных клубнях под воздействием высокой температуры или других факторов внешней среды, не соответствующих природе развития растения картофеля.

Следует подчеркнуть, что факты большого влияния условий выращивания на семенные качества клубней картофеля, приведенные в целом ряде работ, весьма достоверны. Данные вирусологических же исследований также не вызывают сомнений. Вирусные болезни, безусловно, имеют место у растений картофеля. В связи с этим некоторые исследователи признают как вирусные болезни, так и вырождение вследствие экологической депрессии (Чесноков, 1956; Леонтьева, 1955; Дунин, 1947; Букасов, 1956, 1958, и др.). М. С. Дунин отмечает, что старение способствует распространению и развитию болезней. Скорость же старения зависит не только от возраста, но и от наследственных особенностей, а также от тех условий, в которых данный организм развивается. По его мнению, вирусы, как правило, накапливаются в старых частях растения (в верхней части клубня и в старых листьях). В южной части Украины, в Поволжье, например, вирус, вызывающий морщинистую мозаику, особенно сильно заражает растения, вырожденные под влиянием высоких температур. М. К. Фомюк (1953) в своем исследовании также не отделяет вирусные болезни от экологического вырождения,

подчеркивая, что факторы среды оказывают большое влияние на вирусные заболевания.

С. М. Букасов (1956) указывает, что вырождение является следствием двух причин: неблагоприятных внешних условий и заразных вирусных болезней.

Ю. А. Леонтьева (1955) рассматривает вырождение картофеля как результат взаимодействия трех факторов: внешних условий, генотипических особенностей растения и влияния инфекции. Полученные ею за 17 лет данные показывают высокую эффективность летних посадок в борьбе с вырождением картофеля типа мозаики. Следует отметить, что в опытах автора зараженность летних посадок картофеля тлей была больше, чем весенних. Корреляция между численностью населяющих растения тлей и последующим заражением не была установлена.

Такую же мысль по поводу вырождения картофеля в Башкирской АССР высказал А. А. Мейер (1958). Он считает, что в случае крайне ненормальных для картофеля условий вегетации постоянно действующий фактор высокой температуры во многих случаях может воздействовать на растение совместно с вирусной инфекцией, усугубляя депрессию.

Большой интерес представляют работы китайских ученых в этой области. Линь Чуань-гуан (1956), проанализировав результаты проведенных им географических опытов, считает, что они полностью подтверждают принципиальные наблюдения и выводы Т. Д. Лысенко о том, что высокая температура во время клубнеобразования является главным фактором, вызывающим вырождение картофеля. Автор не отрицает и роли вирусов, но считает, что они имеют далеко не первостепенное значение. Только в том случае, когда внешняя среда перестает благоприятствовать природе картофеля, начинается его одряхление, проявляющееся в первую очередь в ослаблении сопротивляемости вирусным болезням. В другой работе Линь Чуань-гуан (1956а), возвращаясь к этому же вопросу, пишет, что картофель в процессе филогенетического развития неоднократно подвергался заражению вирусами, которые в результате вегетативного размножения передавались из поколения в поколение. Однако в благоприятных условиях вирусы находятся в латентной форме и пониженной концентрации; в условиях, не соответствующих природе картофеля, уже имеющиеся в растениях вирусы начинают усиленно размножаться, концентрация их увеличивается, что обуславливает вырождение и прогрессивное снижение урожайности.

Хэ Чжи-оу и Жень Шу-тин (1957) изучали влияние условий выращивания на вырождение картофеля в различных пунктах уезда Дамин. Они показали существенное влияние на состояние растений внешней среды, техники выращивания и отбора, однако признают за вирусной инфекцией (исследовался только вирус X) решающую роль.

Интересную зависимость степени вырождения от снижения ночных температур обнаружила Кечкеметская опытная станция в Венгрии (Тейхман-Вильмош, 1958). В районах, где ночные понижения температуры незначительны, вырождение сильное, а в районах с весьма существенными понижениями температур — вырождение незначительное. Поставленный опыт дал такие результаты: те растения, которые подвергались охлаждению ночью до 14—15°, были здоровыми, а те, которые охлаждались только до 19—20°, заболели скручиванием листьев. Остался не выясненным вопрос, имеет ли здесь место активизация скрытого заражения вирусами или вырождение вызвано непосредственно высокими дневными и ночными температурами.

Б. Х. Нурмисте (1956), изучая вырождение вегетативных гибридов картофеля, пришел к выводу, что вирусный белок возникает в прививочной системе. «В свете накопившихся фактических данных, — пишет автор, — резкое деление явлений вырождения картофеля на экологические и вирусные не обосновано, так как они, по-видимому, связаны между собой».

Гатри и Фултон (Gutrie, Fulton, 1955) в сеянцах картофеля, иммунного к вирусу X, нашли частички, морфологически не отличающиеся от частиц в зараженных растениях. Авторы отмечают, что присутствие палочковидных образований в здоровых растениях картофеля дает возможность считать, что они являются нормальными составными компонентами клетки. Морфологическое сходство частиц в больных и здоровых растениях указывает на связь между ними. По мнению авторов, эти частицы могут быть предшественниками вирусов, носителями инфекционных компонентов и участвовать в размножении вирусов.

Из приведенного литературного материала видно, что условия выращивания оказывают большое влияние на семенные качества клубней картофеля. В одном случае они могут сами по себе вызывать вырождение картофеля, в других — через изменение обмена веществ способствовать снижению устойчивости растений к вирусам. Кроме того, как отмечает В. Л. Рыжков (1941), экологические условия могут контролировать распространение и вредоносность вирусного заболевания, поэтому нужно знать условия, необходимые для накопления вируса, и уметь их изменять, что очень важно для борьбы с вирусными болезнями.

При учете влияния внешних условий на растение необходимо рассматривать их во взаимодействии, во взаимосвязи. Нам кажется неправильным вообще сводить весь сложный комплекс процесса вырождения картофеля к неблагоприятному действию какого-либо одного фактора в тот или иной период развития растений. Достаточно, например, отметить, что высокая температура может оказывать влияние на растение не только непосредственно, но и через изменение условий почвенного питания.

А питание, в свою очередь, оказывает влияние на водный режим растений и другие физиологические процессы. Конечно, в конкретных условиях тот или иной фактор может оказывать наибольшее влияние на изменение внутренних процессов развития растений, а, следовательно, и на породные качества. Значит, для разработки эффективных мер борьбы с вырождением картофеля необходимо изучать причины возникновения этого заболевания в данных конкретных условиях.

Изучение вырождения картофеля на Дальнем Востоке было начато более 20 лет назад. Наиболее полно эта проблема рассмотрена в работах И. Н. Абрамова и Е. Л. Башкина (Дальневосточный научно-исследовательский институт сельского хозяйства).

И. Н. Абрамов в монографии «Болезни картофеля на Дальнем Востоке» (1953) большое место отвел описанию болезней, которые разделяет на две группы — вирусные и функциональные. К вирусным автор отнес наблюдавшиеся им на Дальнем Востоке скручивание, крапчатость, курчавость, морщинистую и полосчатую мозаики листьев, веретеновидность клубней. В обстоятельном разборе этих болезней рассматривается их природа, вредоносность, а также и некоторые меры борьбы.

Под вырождением И. Н. Абрамов понимал физиологическую депрессию в развитии растений, вызываемую экологическими причинами и не связанную с инфекцией. По своей природе, как считал автор, вырождение является обратимым явлением. Для оздоровления вырожденного картофеля им рекомендовались летние посадки ростками, использование в качестве удобрения навоза, размещение семеноводческих посевов на легких почвах. К сожалению, наблюдения И. Н. Абрамова не получили дальнейшего развития.

Е. Л. Башкин (1952, 1958) пришел к выводу, что различные типы проявления вырождения являются следствием изменения типичного обмена веществ в растениях. Изменение обмена веществ вызывается нарушением равновесия катионов в почвенном растворе, что, в свою очередь, обуславливается влиянием климатических факторов (количеством осадков, температурой воздуха и почвы и т. п.). В этом случае соотношение питательных элементов, поглощенных растениями, изменяется в неблагоприятную для типичного обмена сторону. По мнению автора, это вызывает нарушение «простых» и «сложных» болезней. Эта гипотеза, которая, к сожалению, не подкреплена достаточными экспериментальными данными самого автора, имеет известный интерес, но пока еще далека от решения поставленной задачи.

Указанные выше работы внесли значительный вклад в дело изучения вырождения картофеля на Дальнем Востоке. Но в основном они базировались на материалах, собранных в Хабаровском крае.

В Приморском крае специальных исследований по выяснению причин вырождения картофеля не было. В 1950—1952 гг. Е. И. Комизерко и В. Г. Рейфманом (1955) проводились опыты с летними посадками картофеля. Клубни высаживались 18 мая, 18 июня, 28 июня и 8 июля. В результате опытов было установлено, что летние посадки в наших условиях не только дают низкие урожаи в год посадки, но и способствуют усилению процесса вырождения. Авторы показали, что листья растений летних посадок отличаются более низкой вязкостью и эластичностью протоплазмы клеток, а также повышенной активностью окислительных ферментов. Эти данные, как было установлено позже, свидетельствуют о снижении жизнеспособности растений. Отрицательное влияние летних посадок в Приморье на семенные качества клубней было установлено также в опытах Приморской сельскохозяйственной опытной станции. Объясняется это тем, что при июньских и раннеиюльских сроках посадки формирование клубней картофеля приходится на самый жаркий период. Более поздние сроки посадки не могут применяться в наших условиях из-за того, что растения не успевают накопить урожай до наступления раннеосенних заморозков.

Не решив задачи борьбы с вырождением картофеля в Приморье, опыты с летними посадками подтвердили то, что высокие температуры и засуха способствуют вырождению картофеля. Таким образом, эти исследования еще раз показывают, что условия выращивания имеют непосредственное отношение к вырождению картофеля. Поэтому представляет несомненный интерес более глубокое изучение физиологических и биохимических изменений, происходящих в растениях картофеля под действием различных факторов внешней среды (температуры, влажности, обеспеченности подвижными формами элементов питания и т. п.), а также изучение роли этих изменений в последующей продуктивности картофеля. Очевидно, всякое внешнее воздействие, вызывающее изменения в течение физиологических и биохимических отправлениях у картофельного растения, будет влиять так или иначе и на семенные качества клубней.

НЕКОТОРЫЕ ПОЧВЕННО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Известно, что картофель является растением умеренного климата. Наилучший рост ботвы картофеля наблюдается при температуре около 21°. Формирование клубней протекает лучше при среднесуточной температуре 17—18°. Более высокие температуры в этот период резко ухудшают семенные качества (Лорх, 1946, 1948; Руденко, 1957). При 29° и выше рост клубней, как правило, прекращается.

Для роста и развития растений умеренной зоны большое значение имеет колебание дневных и ночных температур. Робертс (Roberts, 1943) изучал термопериодизм ряда растений и пришел к выводу, что ночные температуры в большей степени, чем дневные, определяют тот тип реакции на температуру, который свойствен растению.

В. Е. Соколова (1949), изучая ферментативные превращения углеводов в картофеле, нашла, что к концу августа в клубнях температурный оптимум синтеза крахмала из инверта около 30°, а в начале августа — даже около 50°. Как уже отмечалось, при таких температурах клубнеобразование прекращается. Полученные В. Е. Соколовой данные связаны, по-видимому, с кратковременным действием температуры. Однако в тех же опытах автора температурный оптимум синтеза крахмала в клубнях во второй половине августа в ночные часы снижался до 10°. Следовательно, для развития картофеля ночные понижения температур также необходимы.

Для развития и формирования урожая картофеля большое значение имеет влажность воздуха и почвы. По данным А. И. Руденко (1957), в районах аборигенной культуры *Solanum tuberosum* влажность воздуха в течение всей вегетации картофеля держится на уровне 75% и выше.

Рассмотрим некоторые климатические особенности Приморского края с точки зрения степени их соответствия биологии картофельного растения.

Условия выращивания имеют также большое значение и для вирусных болезней, так как развитие вируса в растении зависит и от его функционального состояния (Портянко, 1949; Сухов и Вовк, 1947).

В Приморском крае начало вегетационного периода обычно приходится на вторую декаду апреля, конец — на вторую декаду октября. Сумма тепла за это время составляет 2800—2900°. Весна, как правило, холодная и засушливая. Летом же температура воздуха достигает 28° и выше.

В условиях Приморья высокие дневные сопровождаются почти такими же высокими ночными температурами, что противоречит нормальным условиям развития картофельного растения к суточному ритму температурного режима.

Сезонный ход среднесуточных температур в Приморье далеко не соответствует тем необходимым условиям для развития картофельного растения, которые сложились в процессе его филогенетического развития. Особенно резко это несоответствие для ранних сортов. В то время, как температурный оптимум деятельности ферментов в растении картофеля по мере его созревания смещается в сторону пониженных температур (Рубин, 1949, 1953; Соколова, 1949), кривая среднесуточных температур в Приморье все время возрастает или держится на высоком уровне.

не. Такое резкое отклонение от оптимума влечет, как будет отмечено ниже, нарушение физиологических процессов.

В Приморском крае годовое количество осадков является вполне достаточным для растений. Однако в оценке обеспеченности сельскохозяйственных культур влагой нельзя исходить только из суммы осадков. Необходимо учитывать их распределение в течение года, а также расход влаги почвой и растениями.

В Приморье в течение вегетационного периода осадки выпадают неравномерно. Несмотря на большую их интенсивность, из-за сильных ветров и плохой структуры почвы быстро иссушаются. Ранневесенние засухи являются характерным явлением для края, засушливые периоды имеют место и в июле — августе.

И. Ф. Соколов (1958) для характеристики суховея Приханкайской равнины отмечает, что влажность воздуха в весенний период в среднем равна 51%. При сухих ветрах в Ханкайском, Пограничном и Октябрьском районах она понижается до 6—10%, в Славянском, Хорольском, Спасском, Чкаловском и Кировском районах — до 10—15%. Автор отмечает также, что при сухих ветрах температура весной повышается до 25, а то и до 32°, тогда как обычно средняя температура воздуха в этот период 12°. Летом во время суховея температура воздуха поднимается до 38°.

В конце августа и в сентябре обычно выпадают обильные дожди. В это время почва переувлажняется, что создает неблагоприятные условия влажности и аэрации корневой системы всех сельскохозяйственных растений, в том числе и картофеля. Выпадение обильных осадков после продолжительного бездождного периода нередко приводит к израстанию клубней картофеля.

Одной из причин переувлажнения почв является их плохая структура. В основных земледельческих районах края преобладают дерново-подзолистые почвы, имеющие небольшую мощность пахотного горизонта (15—25 см). Подпахотный же горизонт, наоборот, характеризуется большой мощностью, весьма плотным сложением и низким плодородием. Вследствие бесструктурности он почти непроницаем для воды. Этот слой почвы также мало проницаем для корневой системы культурных растений, в том числе для картофеля (Старостин, 1947; Космакова и Грицуц, 1955).

Пахотный слой дерново-подзолистых почв довольно беден органическим веществом, а также запасом усвояемых форм минеральных элементов, особенно фосфора. В связи с этим наши почвы особенно отзывчивы на внесение фосфорных удобрений.

Относительно высоким плодородием отличаются пойменные почвы долин Суйфуна, Даубихе, Сучана, Уссури, Имана и других рек края. Эти почвы имеют сравнительно мощный гумусовый

горизонт, хороший водный режим и большой запас элементов питания.

Приведенные выше данные свидетельствуют о том, что климатические и почвенные условия Приморского края далеко не полностью отвечают биологическим особенностям картофеля. Высокая температура почвы и воздуха в период клубнеобразования, неравномерность водоснабжения, воздействие нередких засух, малоплодородные с плохим физическим состоянием почвы — все это нарушает нормальный процесс жизнедеятельности растений картофеля и способствует ухудшению его породных качеств.

Одной из задач наших исследований было установление влияния условий выращивания на семенные качества клубней картофеля. В связи с этим нами проводилось сравнение температурного режима и влажности почвы на южном и северном склонах, а также в долине.

В литературе имеются указания на более благоприятные температурные условия для выращивания семенного картофеля на северных склонах.

В исследованиях А. Ф. Крючковой (1956), проводившихся в Узбекской ССР с целью выяснения влияния различных приемов на степень вырождения картофеля, отмечается, что температура почвы в период всходов и клубнеобразования на северном и западных склонах на 4—5° ниже, чем на южных. Картофель, собранный на северных и западных склонах, при испытании его в одинаковых условиях оказался менее вырожденным и более урожайным, чем картофель с восточных и южных склонов.

О пониженной температуре на северных склонах (на 2—3°) пишет Н. Н. Балашов (1952), говоря о создании общего комплекса мероприятий, позволяющих снизить температуру в зоне клубней в жаркие часы на 7—8°.

И. Н. Абрамов (1953) рекомендует закладывать семенные участки на северных склонах, где картофель меньше повреждается от жары и развивается поэтому с лучшими семенными качествами, чем на южных склонах.

Если сравнить среднесуточную температуру воздуха в среднем по декадам за все месяцы на северном склоне, в долине и на южном склоне, то оказывается, что наибольшая разница наблюдается в январе (рис. 1). В этом месяце на северном склоне в среднем температура на 0,5—0,8°, в долине на 2—3° ниже, чем на южном склоне. В летние же месяцы, в период вегетации картофеля, различия в среднесуточных температурах по различным элементам рельефа невелики.

Между тем, по поведению растений, по их росту и развитию, по степени проявления вырождения отчетливо видно, что воздействие температурного фактора на южном и северном склонах и в долине неодинаково. Чтобы вскрыть это различие, мы проанализировали ход температур воздуха и почвы по срокам наблюде-

ний: в 7, 13 и 19 час. (рис. 2—4). Из приведенных данных видно, что во все летние месяцы температура утром и в полдень на северном склоне ниже, чем на южном склоне, на 0,5—1,5°, а в 19 час.— выше на 1—1,5°. В долине также температура утром ниже, чем на южном склоне, на 0,5—2°, а в полдень — на 0,2—0,5° выше, чем на южном склоне; в 19 час. температура в долине выше, чем на южном склоне, более чем на градус, и ниже — чем на северном на 0,5°.

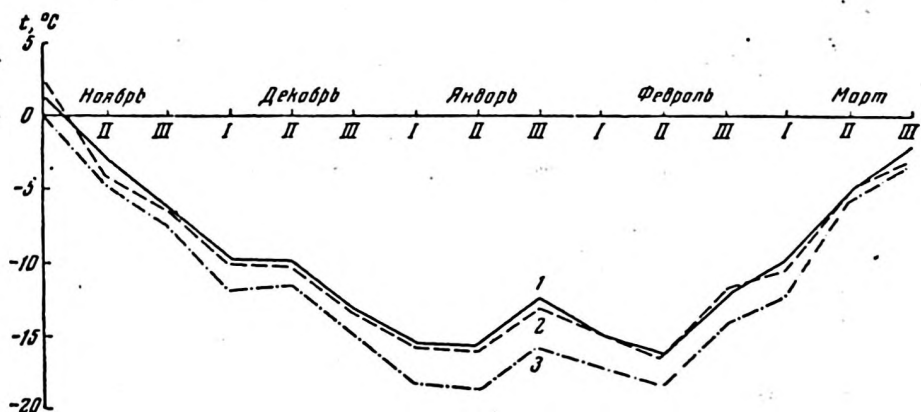


Рис. 1. Среднесуточная температура воздуха за ноябрь — март (средняя за 1955—1957 гг.):

1 — южный склон; 2 — северный склон; 3 — долина

Еще более значительна разница в температурном режиме склонов и долины в почве на глубине пахотного слоя.

Приведенные данные говорят о гораздо лучшем для картофельного растения термическом режиме на северном склоне и в долине, так как во время сильного нагрева в утренние и полуденные часы температура воздуха здесь ниже, чем на южном склоне, а почва на глубине пахотного горизонта прохладнее, чем почва южного склона. Эти изменения в температурном режиме, конечно, не могут не сказаться на физиологических отправлениях растений, а отсюда и на степени проявления процесса вырождения.

Как показали наблюдения 1955—1956 гг., влажность почвы в течение всего периода вегетации на южном склоне была меньше, чем на северном. Наибольшая влажность почвы отмечалась в долине.

Таким образом, на южном склоне в результате большего нагрева почва сильнее иссушается, растения сильнее и острее ощущают неравномерность и недостаточность водоснабжения,

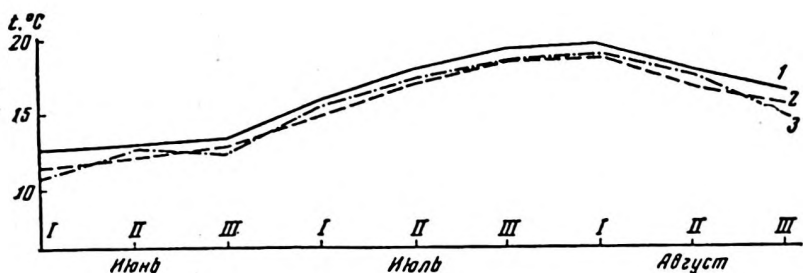


Рис. 2. Температура воздуха в 7 час. по декадам за июнь—август (средняя за 1955—1957 гг.):

1 — южный склон; 2 — северный склон; 3 — долина

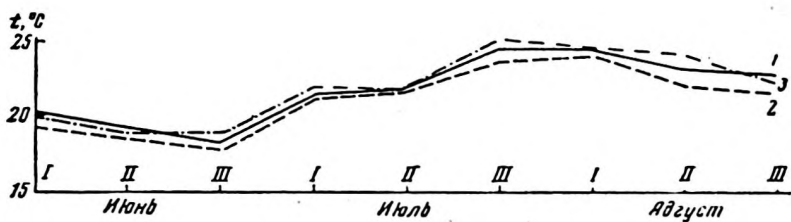


Рис. 3. Температура воздуха в 13 час. по декадам за июнь—август (средняя за 1955—1957 гг.):

1 — южный склон; 2 — северный склон; 3 — долина

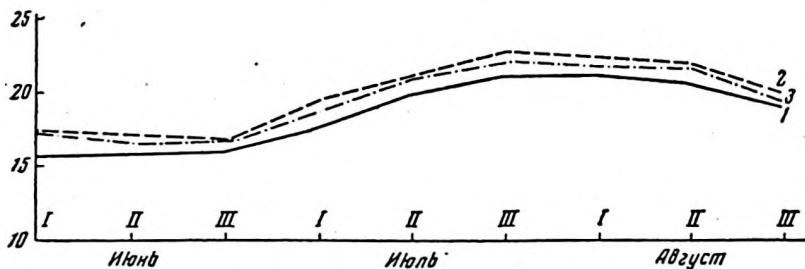


Рис. 4. Температура воздуха в 19 час по декадам за июнь—август (средняя за 1955—1957 гг.):

1 — южный склон; 2 — северный склон; 3 — долина

что усиливает еще более отрицательное воздействие высоких температур.

Микроклиматические различия между экспозициями не могут не сказаться на степени вырождения картофеля, что убедительно показывают приведенные ниже результаты опытов, проводившихся в течение четырех лет.

МЕТОДИКА ПРОВЕДЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводились нами следующими методами: 1) обследование посевов картофеля в колхозах и совхозах края; 2) постановка полевых и вегетационных опытов; 3) проведение лабораторных анализов; 4) серодиагностика и использование растений-индикаторов.

Изучение влияния экспозиции склона и удобрений на физиологические и биохимические свойства картофеля проводилось на Горно-таежной станции Дальневосточного филиала СО АН СССР. Картофель высаживался на южном, северном склонах и в долине. На всех участках агротехника была одинаковой. Посадка проводилась без удобрений и с удобрениями. Под семенную перепашку вносилось на 1 га 30 т навоза, а при посадке в лунку — органо-минеральная смесь (10 т перегноя + 3 ц суперфосфата). Все три участка различались между собой в основном микроклиматическими условиями и режимом питания растений (варианты без удобрения и с удобрением). Повторность опыта трех-четырёхкратная, площадь делянок — 70 — 100 м². Опыт проводился следующим образом: клубни со всех вариантов каждого участка хранились отдельно и в следующем году высаживались в том же варианте, на той же экспозиции. Предшественником ежегодно был овес.

Опыт проводился с сортами Кобблер (рис. 5) и Пауль Вагнер (рис. 6). Первый из них оказался сильно вырожденным. Как выяснилось позже, все растения содержали вирус X. Морфологически вырождение проявлялось в форме морщинистой мозаики. Перед началом опыта был проведен тщательный отбор кустов (в 1954 г.) внешне здоровых растений, который дал исходный материал. Следует отметить, что более здорового посадочного материала в то время достать было нельзя.

До настоящего времени считается, что заведомо здоровые клубни можно получить лишь при семенном воспроизведении, что мы и начали делать в 1956 г. Что же касается отбора растений с помощью серологического и индикаторного методов, то в нашем распоряжении в 1956 г. не было ни сывороток, ни растений-индикаторов.

Для физиологических исследований нами использовались растения внешне здоровые и внешне вырожденные. Исходили мы из того, что физиологические и биохимические свойства



Рис. 5. Сорт Кобблер: слева — здоровое растение, справа — вырожденное

внешне здоровых растений если и были изменены, то незначительно, поскольку растения эти развивались нормально.

В качестве исходного материала сорта Пауль Вагнер были взяты клубни из совхоза «Дубининский» Михайловского района Приморского края, которые оказались более здоровыми, чем сорта Кобблер.

Из физиологических и физико-химических свойств нами изучались главным образом те, которые в той или иной степени характеризуют устойчивость растений к действию повышенных температур и засухи. К таким признакам относятся осмотическое давление клеточного сока, вязкость протоплазмы, температурный порог коагуляции белков протоплазмы, скорость гидролитического распада крахмала при подвядании листьев, устойчивость листьев к обезвоживанию.

Для характеристики водного режима растений определялась интенсивность транспирации, сосущая сила и водоудерживающая способность листьев.

Осмотическое давление клеточного сока определялось методом плазмолиза (Сказкин и др., 1953).

Вязкость протоплазмы клеток определялась по времени плазмолиза (Генкель и Марголина, 1948; Генкель, 1956). Плазмолиз вначале получается вогнутый, затем, вследствие сил поверхностного натяжения, протопласт принимает выпуклую форму. Чем больше вязкость протоплазмы, тем больше требуется времени для перехода вогнутого плазмолиза в выпуклый.



Рис. 6. Сорт Пауль Вагнер: справа — здоровое растение, слева — вырожденное

Вязкость протоплазмы, так же как и другие свойства, определялась нами в верхнем эпидермисе листа. В качестве плазмолитика брался раствор сахарозы, концентрация которого была выше изотонической концентрации клеточного сока на 0,2 н.

Температурный порог коагуляции белков протоплазмы определялся методом, предложенным П. А. Генкелем и К. П. Марголиной (Генкель и Марголина, 1951; Генкель, 1956).

Методика определения скорости гидролитического распада крахмала при подвядании. П. А. Генкелем (1952, 1956) был предложен метод определения устойчивости растений к обезвоживанию по содержанию крахмала в листьях после подвядания (метод крахмальной пробы).

Устойчивость листьев к обезвоживанию определялась эксикаторным методом (Генкель и Марголина, 1952; Генкель, 1956).

Интенсивность транспирации листьев определялась методом взвешивания (Иванов, 1918) с помощью торзионных весов. Верхняя долька листа определенного яруса быстро срезалась и взвешивалась на торзионных весах, затем экспонировалась в течение трех минут и снова взвешивалась.

Сосущая сила листьев устанавливалась компенсационным методом (Максимов и Петинов, 1948).

О водоудерживающей способности листьев мы судили по скорости потери воды срезанными листьями (Ничипорovich, 1926).

Для биохимической характеристики здоровых и вырожденных растений в листьях и клубнях определялись сахара и крахмал, формы азота и фосфора. Содержание сахаров определялось по Бертрану, крахмала — диастатическим методом. Оба эти метода описаны в «Практическом руководстве по биохимии растений» А. Н. Белозерского и Н. И. Проскурякова (1951).

Определение азота проводилось по Кьельдалю, общей фосфорной кислоты — калориметрическим способом по Фиске — Суббароу (Белозерский и Проскуряков, 1951), а различных форм ее — по А. Л. Курсанову (1938). Поскольку указанные методы применялись без существенных изменений, считаем возможным не давать их подробного описания.

Вегетационные опыты проводились в Ботаническом саду Дальневосточного филиала АН СССР. Растения выращивались в глиняных вазонах, емкостью 5 кг дерновой почвы в смеси с перегноем. По мере отрастания растений сосуды «наращивались» железными цилиндрами, и почва подсыпалась. Опыт проводился в основном для выяснения возможности приспособления растений картофеля к действию высоких температур в процессе онтогенеза. Поэтому растения выращивались в теплице и на опытном участке (также в вазонах), где помещались на гряды и прикапывались во избежание их перегрева. С этой же целью растения притенялись марлей на высоте 1 м. Полив сосудов производился ежедневно в вечерние часы. Чтобы избежать влияния вирусной инфекции, для посадки были взяты клубни клона № 21, полученного из семян сорта Кобблер. Сеянцы в 1956 г. выращивались в марлевом изоляционном домике. В 1957 г. клубни от семян были высажены на участке, изолированном от других посевов картофеля и овощных культур. В этих опытах физиологические исследования проводились описанными выше методами.

Распространение болезней вырождения и их типов в Приморском крае устанавливалось обследованием производственных посевов картофеля. Учет производился путем осмотра ста растений подряд в одной борозде. Повторность трех — пятикратная.

Диагностика вирусных болезней производилась двумя методами: индикаторным и серологическим. Для диагностирования вирусов картофеля в 1957—1958 гг. использовались следующие растения-индикаторы: на вирус X — *Comphrena globosa*, *Datura stramonium*, *Nicotiana glutinosa*, *Nicotiana tabacum*, *Solanum nigrum*, *Solanum dulcamara*, *Solanum demissum*, *Capsicum annum*; на вирус Y — *Datura ferox*, *Nicotiana glutinosa*, *Nicotiana tabacum*; на вирус A — *Nicandra physaloides*, *Nicotiana silvestris*, *Solanum demissum*, *Lycopersicum pimpinellifolium*; на вирус S — *Solanum villosum*, *Saracha Jaltomata*, *Chenopodium album*; на ви-

рус L — *Physalis floridana*; на вирус K — *Solanum acaule*; на вирус M — *Vigna sinensis*.

Инфицировались хорошо развитые растения с 4—6 листьями. Для повышения восприимчивости к заражению индикаторы за сутки до натирания ставились на затенение. Сок из листа испытуемого растения отжимался плоскогубцами через марлю в бюкс и разводился на $\frac{1}{3}$ от своего объема дистиллированной водой. Натирание производилось двумя методами.

В первом случае на лист индикатора легким встряхиванием кисточки наносилось небольшое количество карборунда. Затем стеклянной палочкой в лист втирался приготовленный сок. Предполагалось, что абразив наносит на поверхности листа повреждения, через которые вирус легко проникает во внутрь. Сразу после натирания порошок смывался с натертого листа.

Натирание производилось и петлей из электрода крупной электрической лампочки (без нанесения абразива и последующего смывания его). Сок при этом не разбавлялся. Лист поддерживался пинцетом за кончик, который после натирания отрывается. Это уменьшает возможность случайного заражения при инфицировании.

Во избежание переноса вирусов при натирании после каждого растения все инструменты кипятились, а руки мыли с мылом и протирали спиртом.

Соком одного растения инфицировались 2—3 индикатора каждого вида. Для надежности заражения натиралось по 2 листа.

Для предупреждения переноса вирусов тлями проводилось опрыскивание растений 0,2% раствором никотин-сульфата с двойным количеством мыла (через 7—10 дней) и несколько раз 0,05%-ным раствором тиофоса.

Для серодиагностики вируса X использовалась сыворотка, полученная со станции защиты растений Тимирязевской сельскохозяйственной академии. Капельный анализ проводился на обычном предметном стекле. Для этого лист исследуемого растения сворачивали в комочек, заворачивали в марлю и с помощью плоскогубцев выжимали несколько капель сока. Для одного анализа наносили на предметное стекло 2 капли сока, затем в одну из них добавляли пипеткой каплю нормальной (контрольной) сыворотки, а в другую — каплю сыворотки, специфичной к исследуемому вирусу. Обе капли на стекле перемешивали иглой. Через 1—3 минуты просматривали результаты реакции.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Влияние условий выращивания картофеля на его физиолого-биохимические свойства и семенные качества клубней

Влияние условий выращивания на биохимические и физиологические свойства картофеля. Условия внешней среды прежде всего оказывают влияние на физиологические и биохимические отправления растений. Если это влияние значительно, то вызванные им изменения в обмене веществ могут проявляться внешне в нарушении формообразовательных процессов, окраски, а также в изменении природных свойств растения или его репродуктивных органов. Следовательно, чтобы выяснить, какое действие оказывает тот или иной фактор или заболевание, необходимо прежде всего изучение физиологических и биохимических особенностей растений. Поскольку картофель содержит большое количество углеводов, то по изменению их количества легче всего проследить за характером обмена веществ в этом растении.

Изучение углеводного обмена проводилось в течение 1955 и 1956 гг. Для анализа листья брались в различные периоды вегетации, клубни — в период уборки. В 1955 г. анализировались только листья здоровых растений, а в 1956 г. — здоровых и вырожденных. Содержание углеводов в листьях здоровых растений сорта Кобблер в опыте 1955 г. приводится в табл. 1.

Из приведенных данных видно, что наименьшее содержание углеводов в листьях во все сроки определения оказалось у растений северного склона. Растения южного склона заметно превосходили растения северного по содержанию в листьях крахмала и сахаров. Наибольшим содержанием углеводов, как правило, отличались растения долины.

На всех экспозициях растения, выращенные на повышенном агрофоне, более интенсивно образовывали крахмал и сахара. За период с начала июня до 11 августа в листьях вдвое увеличилось содержание углеводов, что свидетельствует об увеличении их фотосинтетической активности по мере развития.

Интересно отметить, что при всех сроках определения на различных экспозициях и агрофонах сохраняется постоянное соотношение между моносахарами и дисахарами, равное примерно 0,5.

Несколько иная картина получилась при определении содержания крахмала и сахаров в листьях сорта Кобблер в 1956 г. (табл. 2). Пробы брались в период бутонизации. В этот период содержание крахмала и сахаров в листьях здоровых растений северного склона было наибольшее, а в листьях таких же растений южного склона — наименьшее.

Таблица 1

Содержание углеводов в листьях здоровых растений картофеля сорта Кобблер (опыт 1955 г.)

Углеводы	Северный склон				Долina						Южный склон					
	контроль		с удобрением		контроль			с удобрением			контроль			с удобрением		
	4.VI	18.VI	4.VI	18.VI	4.VI	18.VI	11.VIII	4.VI	18.VI	11.VIII	4.VI	18.VI	11.VIII	4.VI	18.VI	11.VIII
Крахмал + сахара	5,44	6,11	6,80	8,27	7,59	8,79	16,09	9,37	10,33	19,28	7,46	8,84	14,02	8,95	10,21	17,16
Крахмал *	3,33	3,52	4,03	4,70	4,93	5,17	9,65	5,92	6,03	11,45	4,90	4,32	9,27	5,68	5,43	10,90
%	61	58	59	57	65	59	60	63	58	59	66	50	66	63	53	63
Сахара *	2,11	2,59	2,77	3,57	2,66	3,62	6,44	3,43	4,30	7,83	2,56	4,52	4,76	3,27	4,78	6,26
%	39	42	41	43	35	41	40	37	42	41	34	50	34	37	47	37
Из них:																
1 — моносахара	0,74	0,83	0,90	1,30	0,83	1,11	2,17	1,12	1,60	2,66	0,82	1,63	1,74	1,12	1,80	2,16
2 — дисахара . . .	1,37	1,76	1,87	2,27	1,84	2,52	4,32	2,31	2,69	5,17	1,74	2,89	3,02	2,15	2,98	4,11
Отношение 1 : 2 . . .	0,54	0,47	0,48	0,57	0,45	0,44	0,50	0,50	0,59	0,51	0,47	0,55	0,58	0,52	0,60	0,52

* В табл. 1 и 2 содержание углеводов приведено на 100 г сухого вещества.

Таблица 2

Содержание углеводов в листьях картофеля сорта Кобблер (опыт 1936 г.)

Углеводы	Северный склон				Южный склон				Долина			
	контроль		с удобрением		контроль		с удобрением		контроль		с удобрением	
	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные
Крахмал + сахара . . .	21,3	10,79	20,99	13,11	17,11	12,34	17,29	10,59	15,10	10,17	16,20	11,26
Крахмал	17,4	7,4	18,8	9,8	13,8	8,8	13,8	7,0	11,6	6,6	13,6	7,2
%	82	69	90	75	81	71	80	67	77	65	84	64
Сахара	3,63	3,39	2,19	3,31	3,31	3,54	3,49	3,59	3,50	3,57	2,60	4,06
%	18	31	10	25	19	29	20	23	27	35	16	36
Из них:												
1 — моносахара . . .	1,29	1,44	0,57	0,97	0,97	1,23	1,29	1,46	1,40	1,69	1,16	1,89
2 — дисахара	2,34	1,95	1,62	2,34	2,32	2,31	2,20	2,13	2,10	1,88	1,44	2,17
Отношение 1 : 2	0,55	0,74	0,35	0,41	0,42	0,53	0,58	0,68	0,66	0,90	0,80	0,87

В листьях здоровых растений во всех вариантах почти в два раза больше крахмала и меньше сахара, чем у вырожденных. По сумме сахаров различия менее существенны, хотя в то же время в листьях вырожденных растений всегда больше моносахаров.

Результаты определений углеводов в клубнях (табл. 3 и 4) показали, что здоровые клубни северного склона в 1956 г., как

Таблица 3

Содержание крахмала (в % на сухой вес) в клубнях сорта Кобблер

Расположение участка	1955 г.				1956 г.			
	контроль		с удобрением		контроль		с удобрением	
	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные
Склоны:								
северный	63,1	—	72,2	53,2	64,04	58,88	64,71	65,83
южный	68,5	56,5	72,6	58,5	72,6	61,1	68,3	69,2
долина	73,2	60,6	83,2	61,9	67,96	53,24	74,33	71,23

Таблица

Содержание сахаров (в % на сухой вес) в клубнях сорта Кобблер

Расположение участка	1955 г.				1956 г.			
	контроль		с удобрением		контроль		с удобрением	
	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные
Склоны:								
северный	1,34	0,91	1,13	2,29	0,79	0,57	0,72	0,64
южный	2,17	0,78	1,15	2,98	1,16	1,98	1,33	1,17
долина	1,37	—	—	—	0,85	0,77	1,11	0,86

и в 1955 г., отличались меньшим содержанием крахмала и сахаров (по сравнению со здоровыми клубнями южного склона). В связи с этим меньшее содержание углеводов в листьях здоровых растений на южном склоне в 1956 г. можно объяснить большей скоростью оттока их в клубни (по сравнению с растениями северного склона).

На всех трех участках клубни здоровых растений, выращенных с удобрениями, содержали больше крахмала, чем такие же клубни, выращенные без удобрения.

Полученные данные говорят о том, что на южном склоне, по сравнению с северным, условия благоприятствуют накопленню

углеводов в клубнях картофеля сорта Кобблер. Улучшенный агротехнический фон также способствует повышению содержания крахмала в клубнях. Клубни и листья вырожденных растений обычно содержали значительно меньше крахмала, чем листья и клубни здоровых растений.

По содержанию сахаров закономерной разницы между здоровыми и вырожденными клубнями не отмечено. В большинстве случаев вырожденные клубни содержат сахаров меньше (по сравнению со здоровыми).

Изучение влияния условий выращивания на углеводный обмен растений сорта Пауль Вагнер проводилось в 1956 г. Данные табл. 5 показывают, что содержание сахаров в листьях растений на северном склоне несколько выше, чем в листьях растений долины (у растений южного склона содержание сахаров не определялось.).

Таблица 5
Содержание сахаров (в % на сухой вес) в листьях картофеля сорта Пауль Вагнер в период бутонизации

Вариант	Состояние растений	Формы сахаров		
		моносахара	дисахара	сумма
Северный склон				
Контроль	Здоровые	2,02	2,38	4,4
	Вырожденные	2,52	1,67	4,19
С удобрением	Здоровые	1,15	2,53	3,62
	Вырожденные	1,36	2,91	4,29
Долина				
Контроль	Здоровые	1,21	1,89	3,10
	Вырожденные	2,60	2,28	4,88
С удобрением	Здоровые	1,40	2,19	3,59
	Вырожденные	0,71	2,47	3,18

По содержанию крахмала в листьях растения северного склона не отличались от растений южного склона, здоровые растения долины содержали наименьшее количество крахмала (табл. 6).

Листья сорта Пауль Вагнер иногда с удобренной почвы стлчались меньшим содержанием крахмала и сахаров (по сравнению с контролем). Однако крахмала в клубнях было больше (табл. 6). По-видимому, у растений на удобренных землянках крахмал из листьев быстрее оттекает в клубни.

В контрольных вариантах содержание крахмала было меньше в клубнях с долинного участка, чем с южного и северного склонов, где содержание крахмала в здоровых клубнях было одинаковым (75% сухого веса). На удобренных участках наибольшим содержанием крахмала, наоборот, отличались клубни с долины, наименьшим — клубни с южного склона.

Таблица 6

Содержание крахмала в картофеле сорта Пауль Вагнер

Вариант	Состояние растений	В листьях (в % на сухой вес)	В клубнях	
			в % на сухой вес	в % на сырой вес
Ю ж н ы й с к л о н				
Контроль	Здоровые	13,2	75,41	18,4
	Вырожденные	9,7	68,27	14,2
С удобрением	Здоровые	—	76,25	18,3
	Вырожденные	—	66,8	15,9
С е в е р н ы й с к л о н				
Контроль	Здоровые	13,2	75,75	18,9
	Вырожденные	9,7	71,86	16,6
С удобрением	Здоровые	10,6	84,02	20,5
	Вырожденные	10,7	77,27	18,7
Д о л и н а				
Контроль	Здоровые	12,9	73,3	17,3
	Вырожденные	11,6	63,67	17,0
С удобрением	Здоровые	9,4	88,81	24,4
	Вырожденные	7,1	68,44	15,4

Таким образом, условия на южном и северном склонах одинаково благоприятствовали накоплению крахмала в клубнях картофеля сорта Пауль Вагнер. Удобрение на всех участках оказало положительное влияние на содержание крахмала в клубнях, однако на северном склоне и в долине в большей степени, чем на южном.

Из табл. 6 видно, что крахмала как в листьях, так и в клубнях вырожденных растений также было меньше (по сравнению со здоровыми). Следовательно, и у сорта Пауль Вагнер нарушен углеводный обмен, что выражается в небольшом увеличении содержания сахара в листьях и значительном снижении в

них крахмала. Снижение содержания всех определяемых нами форм углеводов в клубнях при меньшем содержании их в листьях свидетельствует о нарушении процессов ассимиляции у больных растений.

У больных растений количество моно- и дисахаров в листьях было несколько больше, чем у здоровых растений (табл. 7). В клубнях больных растений сорта Пауль Вагнер наблюдалась такая же закономерность, как и у сорта Кобблер, т. е. в вырожденных содержание сахаров было меньше, чем в здоровых.

Таблица 7

Содержание сахаров (в % на сухой вес) в клубнях картофеля сорта Пауль Вагнер в период уборки

Вариант	Состояние растений	Форма сахаров		
		моносахара	дисахара	сумма
Ю ж н ы й с к л о н				
Контроль	Здоровые	0,266	0,879	1,045
	Вырожденные	0,201	0,912	1,113
С удобрением	Здоровые	0,369	1,172	1,541
	Вырожденные	0,202	1,116	1,318
С е в е р н ы й с к л о н				
Контроль	Здоровые	0,322	1,248	1,570
	Вырожденные	0,274	1,239	1,513
С удобрением	Здоровые	0,483	1,583	2,066
	Вырожденные	0,394	1,293	1,687
Д о л и н а				
Контроль	Здоровые	0,335	1,135	1,470
	Вырожденные	0,218	0,892	1,110
С удобрением	Здоровые	0,463	1,385	1,843
	Вырожденные	0,331	1,109	1,440

Не менее важное значение имеет и синтез в листьях азотистых соединений. В листьях сорта Кобблер проводилось определение общего и водорастворимого азота (в том числе небелкового и белкового). Улучшение агрофона сказывается в основном на повышении содержания общего и водорастворимого небелкового азота (табл. 8).

У растений южного склона намечается некоторая тенденция к повышению содержания общего азота в листьях.

Анализ клубней проводился в период уборки. В них определялось содержание сухого вещества, общего азота и фосфора. Приведенные в табл. 9 данные показывают, что клубни от здоровых растений с южного склона отличались наибольшим содержанием сухого вещества (по сравнению с клубнями северного склона и долины). Наименьшее содержание сухого вещества отмечено в клубнях северного склона.

По содержанию азота между клубнями разных участков большой разницы не наблюдалось, по наличию фосфора клубни с северного склона заметно превосходят клубни с южного склона и долины.

Клубни от вырожденных растений содержали меньше сухого вещества, чем клубни от здоровых. Разница в содержании сухого вещества между здоровыми и вырожденными клубнями колебалась от 1,6 до 3,1% на контрольных делянках и от 3,1 до 4,6% — на удобренных.

Содержание азота и фосфора, наоборот, было выше в клубнях вырожденных (по сравнению со здоровыми). Причем вырожденные клубни с неудобренных делянок содержали азота и фосфора больше, даже по сравнению со здоровыми клубнями с удобренных делянок.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что при вырождении у растений картофеля резко снижается синтетическая деятельность, а также нарушается корреляция между поступлением минеральных элементов в растение и их усвоением.

В наших опытах вырожденные растения сорта Кобблер отличались от здоровых более высокой активностью окислительных ферментов и повышенной интенсивностью дыхания. Содержание аскорбиновой кислоты, напротив, было меньше у вырожденных растений, по сравнению со здоровыми (табл. 10).

Как уже отмечалось, наши почвы довольно бедны подвижными формами фосфора. Некоторое повышение содержания фосфора в картофеле сорта Кобблер на северном склоне может служить показателем лучшего фосфорного питания растений на этом участке. В связи с этим были проанализированы на содержание фосфора и клубни сорта Пауль Вагнер. Полученные данные приводятся в табл. 9, из которой видно, что содержание неорганического фосфора было большим в клубнях с северного склона. Однако связанного фосфора больше в клубнях, выращенных на южном склоне. Следовательно, для сорта Пауль Вагнер условия фосфорного питания на северном склоне складываются не лучше, чем на южном.

Удобрение способствовало повышению содержания неорганического и органического фосфора в клубнях сорта Пауль Вагнер.

В литературе имеется целый ряд указаний на то, что действие высоких температур в период формирования клубней, а так-

Таблица 8

Содержание азота (в % на сухой вес) в листьях картофеля сорта Кобблер (опыт 1955 г.)

Расположение участка	Вариант опыта	5.VII				19.VII				13.VIII			
		Общий азот	Водорастворимый			Общий азот	Водорастворимый			Общий азот	Водорастворимый		
			исбел-ковый	белко-вый	общий		общий	исбел-ковый	белко-вый		общий	исбел-ковый	белко-вый
Южный склон	Контроль	4,01	0,34	0,23	0,57	3,73	0,50	1,15	0,34	3,22	0,53	0,46	0,07
	С удобрением	—	—	—	—	4,27	0,58	0,24	0,34	3,12	0,50	0,46	0,04
Долина	Контроль	3,21	0,07	0,30	0,38	3,58	0,37	0,27	0,10	3,00	0,42	0,08	0,35
	С удобрением	0,45	0,08	0,48	0,56	4,45	0,43	0,35	0,80	3,48	0,56	0,15	0,40

Таблица 9

Результаты химического анализа здоровых и вырожденных клубней сорта Кобблер (опыт 1955 г.)

Расположение участка	Содержание (в % на сухой вес)											
	сухого вещества				азота				фосфора			
	контроль		с удобрением		контроль		с удобрением		контроль		с удобрением	
	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные	здоровые	вырожденные
Северный склон	19,3	17,7	20,6	17,5	1,01	1,41	1,01	1,43	0,40	0,43	0,42	0,46
Долина	20,3	18,0	—	—	0,99	1,22	1,11	1,26	0,31	0,35	0,34	0,40
Южный склон	21,8	18,7	24,0	19,4	1,02	1,28	1,06	1,04	0,31	0,35	0,33	0,38

же нарушение водного режима растений способствуют их вырождению. В связи с этим из физиологических особенностей растений картофеля нами в первую очередь изучались те, которые в той или иной степени характеризуют устойчивость их к перегреву и обезвоживанию. С этой целью проводились определения осмотического давления клеточного сока эпидермиса листьев, вязкость протоплазмы, водоудерживающая способность, сосущая сила листьев и других свойств.

Таблица 10

Некоторые биохимические и физиологические признаки листьев здорового и вырожденного картофеля сорта Кобблер (фаза цветения)

Варианты опыта	Интенсивность дыхания (в мг O ₂ на 1 г сырого веса за 1 час)	Активность пероксидазы (пгч)	Аскорбиновая кислота, мг %
Здоровые растения	1,443	3,9	14,2
Вырожденные растения	2,189	8,3	10,1

Таблица 11

Осмотическое давление клеточного сока (в атм.) и вязкость протоплазмы клеток (в мин.) листьев картофеля сорта Кобблер

Расположение участка	Вариант опыта	Растения	До бутонизации (10 июня)		Цветение (11 июля)	
			осмотическое давление	вязкость протоплазмы	осмотическое давление	вязкость протоплазмы
Южный склон	Без удобрения	Здоровые	7,38	40	8,62	10
		Вырожденные	—	—	8,62	3—5
То же	С удобрением	Здоровые	7,38	43	8,62	15—17
		Вырожденные	—	—	7,38	5—7
Северный склон	Без удобрения	Здоровые	7,38	37	8,62	10
		Вырожденные	—	—	8,62	5—7
То же	С удобрением	Здоровые	7,38	36	7,38	10—15
		Вырожденные	—	—	7,38	5—7
Доллина	Без удобрения	Здоровые	7,38	35	8,62	12—15
		Вырожденные	—	—	8,62	5
То же	С удобрением	Здоровые	7,38	32	8,62	15
		Вырожденные	—	—	9,85	5

В табл. 11 приводятся результаты определения осмотического давления клеточного сока и вязкости протоплазмы клеток эпидермиса листьев картофеля только для сорта Кобблер, так как по сорту Пауль Вагнер были получены аналогичные резуль-

таты. Эти данные показывают, что на осмотическое давление клеточного сока обоих сортов почти не сказались ни экспозиция склона, ни удобрение. Только в долине по удобренному фону в период цветения осмотическое давление в листьях сорта Пауль Вагнер было выше, чем в других вариантах.

По вязкости протоплазмы различия между здоровыми растениями разных участков также были небольшие. У сорта Кобблер до бутонизации несколько большей вязкостью отличались растения с южного склона. Однако в период цветения, когда устойчивость растений к действию неблагоприятных факторов среды снижается, наибольшая вязкость отмечается у растений долины. В этот период у них время плазмолиза на контрольных делянках составило 12—15 мин., а у растений на южном и северном склонах — 10 мин.

При определении вязкости протоплазмы в клетках листьев сорта Пауль Вагнер также оказалось, что в период цветения она выше у растений долины. Время плазмолиза у этих растений 15 мин. по сравнению с 9 мин. в среднем у растений южного и северного склонов.

Из приведенных данных видно, что у растений картофеля на южном склоне, где напряжение метеорологических факторов несколько выше, чем на северном склоне и в долине, устойчивость к повышенным температурам оказывается даже несколько меньшей. Однако снижение это небольшое. При определении температурного порога коагуляции белков протоплазмы разницы между здоровыми растениями картофеля разных участков не оказалось (табл. 12)¹.

Как уже отмечалось, у менее засухоустойчивых растений при обезвоживании листьев скорость гидролитических процессов повышается по сравнению с более засухоустойчивыми растениями в тех же условиях. Результатом повышения скорости гидролитических процессов является, в частности, снижение содержания крахмала в листьях после подвядания. Из данных табл. 12 видно, что по этому признаку засухоустойчивость здоровых растений картофеля сорта Кобблер до бутонизации (10 июня) была одинаковой на всех участках. В период цветения (15 июля) растения южного склона отличались более высокой скоростью гидролитических процессов, т. е. меньшим содержанием крахмала при подвядании листьев.

Изучение обезвоживания листьев в эксикаторе показало наибольшую устойчивость у листьев растений северного склона. Примерно такие же результаты получены и по сорту Пауль Вагнер. Удобрение способствовало некоторому повышению вязкости протоплазмы клеток растений сорта Кобблер. В период цветения растения на удобренной почве имели также более высокий

¹ По сорту Пауль Вагнер получены аналогичные результаты.

Таблица 12

Устойчивость растений сорта Кобблер к обезвоживанию и перегреву

Расположение участка	Вариант	Растения	Содержание крахмала		Температура коагуляции белков протоплазмы		Число живых клеток после обезвоживания, %
			10.VI	15.VII	10.VI	15.VII	
Склоны: южный	Без удобрений	Здоровые	Много	Среднее	52,5	55	90
		Вырожденные	—	Очень мало	52,5	54—55	45
северный	С удобрением	Здоровые	Много	Очень мало	52,5	56	90
		Вырожденные	Много	Много	52,5	55	100
Долина	Без удобрений	Здоровые	Много	Среднее	52,5	55	20
		Вырожденные	—	—	52,5	55	90
		Здоровые	Много	Много	52,5	55	90
	С удобрением	Здоровые	—	—	—	54—55	50
		Здоровые	Среднее	—	52,5	56	95

температурный порог коагуляции белков по сравнению с контролем.

На устойчивость картофеля сорта Пауль Вагнер удобрение не оказало влияния.

При сравнении здоровых и вырожденных растений выяснилось, что у последних вязкость протоплазмы на всех участках была в 2—5 раз ниже, чем у здоровых. Вырожденные растения отличались от здоровых также меньшей устойчивостью к перегреву и особенно к обезвоживанию. Так, количество оставшихся в живых клеток эпидермиса после обезвоживания листьев в эксикаторе над серной кислотой у здоровых растений сорта Кобблер составило 90—100%, у вырожденных через тот же промежуток времени — 50—60%, у сорта Пауль Вагнер соответственно 80—100% и 60%. Эти данные свидетельствуют о более слабой способности вырожденных растений переносить обезвоживание.

Для характеристики водного режима опытных растений в 1956 г. проводилось определение интенсивности транспирации, водоудерживающей способности и соусущей силы листьев.

Интенсивность транспирации определялась только у листьев сорта Кобблер. На рис. 7—9 видно, что в утренние часы наибольшая интенсивность транспирации была у листьев картофеля в долине. Несколько меньшая — наблюдалась у растений на южном и северном склонах. В этот период содержание воды в листьях на северном участке была наименьшей и составляла

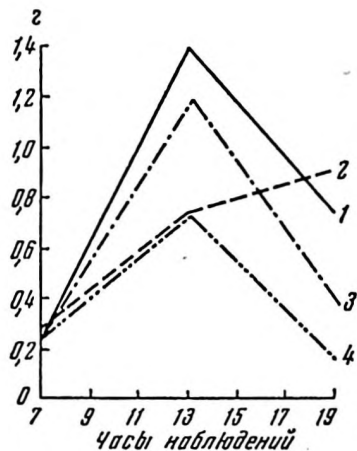


Рис. 7. Интенсивность транспирации листьев сорта Кобблер (в г на 1 г сырого веса за 1 час) на южном склоне (с 1 июля 1956 г.):

1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения; 3 — здоровые (фон); 4 — вырожденные

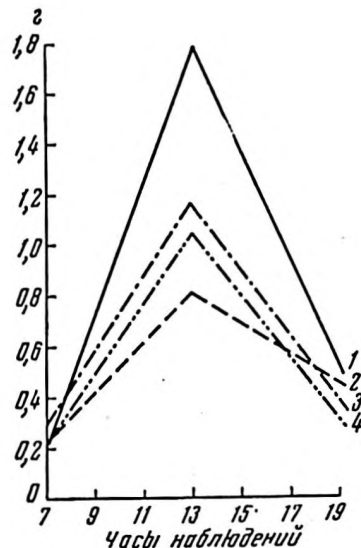


Рис. 8. Интенсивность транспирации листьев сорта Кобблер (в г на 1 г сырого веса за 1 час) на северном склоне (1 июля 1956 г.):

1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения; 3 — здоровые (фон); 4 — вырожденные

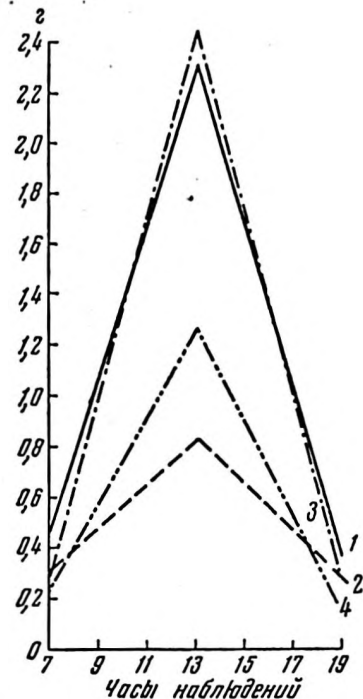


Рис. 9. Интенсивность транспирации листьев сорта Кобблер (в г на 1 г сырого веса за 1 час) в долине (1 июля 1956 г.):

1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения; 3 — здоровые (фон); 4 — вырожденные

80,2%, по сравнению с 85% на южном склоне и в долине. (табл. 13).

Таблица 13
Содержание воды (в %) в листьях растений сорта Кобблер
(опыт 1956 г.)

Вариант	Растения	7 час.	13 час.	19 час.
Ю ж н ы й с к л о н				
Контроль	Здоровые	85,0	82,1	80,4
	Морщинистые	86,2	84,2	82,2
С удобрением	Здоровые	85,6	84,4	84,2
	Морщинистые	85,3	84,7	83,6
С е в е р н ы й с к л о н				
Контроль	Здоровые	80,2	80,2	80,3
	Морщинистые	85,8	84,6	84,4
С удобрением	Здоровые	84,0	82,8	80,9
	Морщинистые	86,2	85,0	84,8
Д о л и н а				
Контроль	Здоровые	85,1	81,8	80,8
	Морщинистые	85,3	83,2	82,7
С удобрением	Здоровые	84,9	83,6	82,7
	Морщинистые	85,4	84,9	83,5

К полудню влажность листьев на южном склоне и в долине снизилась, на северном — осталась на том же уровне. Интенсивность транспирации листьев на всех участках значительно возросла, при этом наибольшая интенсивность транспирации листьев здоровых растений также наблюдалась в долине. В вечерние часы наиболее интенсивно транспирировали растения на южном участке, наименее интенсивно — в долине. Содержание воды в листьях на всех участках составило 80%.

На удобренных делянках растения содержали воды больше в вечерние и дневные часы, однако интенсивность транспирации их или не отличалась от контрольных, или была даже несколько ниже.

При сравнении здоровых и вырожденных растений видно, что у листьев картофеля, пораженного морщинистой мозаикой, интенсивность транспирации меньше, чем у здоровых растений. Между тем, при достаточной влажности почвы у больных растений на единицу сухого вещества приходится воды больше, чем у здоровых. Разница в интенсивности транспирации между больными и здоровыми растениями особенно заметна в дневные

часы. Так, на южном склоне в контрольном варианте здоровые растения в 13 час. содержали 82,1% воды. Интенсивность транспирации у них составляла 1398 мг на 1 г сырого веса за 1 час (рис. 8). Вырожденные растения в этом варианте имели 84,2% и интенсивность транспирации у них достигала 753 мг на 1 г за 1 час.

При определении потери воды листьями в процессе подвядания в течение 10—12 час. оказалось, что листья вырожденных растений сорта Кобблер быстрее отдают воду, чем листья здоровых растений. Причем с увеличением времени после срезания листа разница в потере воды между здоровыми и вырожденными растениями увеличивается (рис. 10, 11).

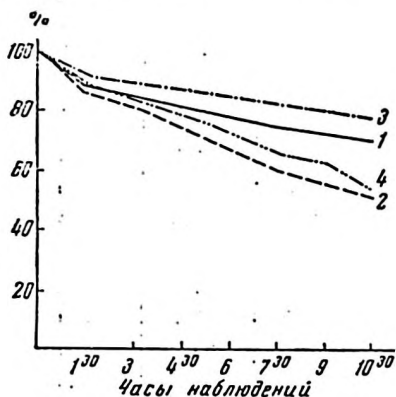


Рис. 10. Содержание воды в листьях сорта Кобблер при подвядании (в % к общему содержанию воды) на южном склоне (27 июня 1956 г.):

1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения; 3 — здоровые (фон); 4 — вырожденные

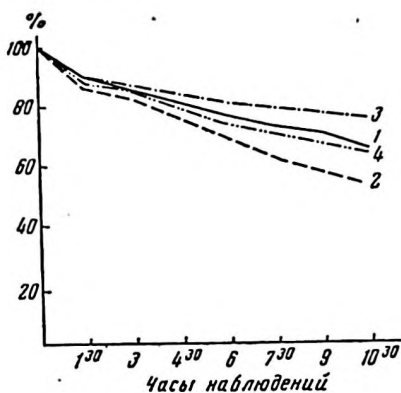


Рис. 11. Содержание воды в листьях сорта Кобблер при подвядании (в % к общему содержанию воды) на северном склоне (27 июня 1956 г.):

1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения; 3 — здоровые (фон); 4 — вырожденные

При сравнении скорости потери воды листьями растений южного и северного склонов отмечено, что последние в начале опыта теряли воды больше, чем растения южного склона. Однако через 3—4 часа после срезания водоотдача листьями растений северного склона значительно сократилась, и в последующие часы содержание воды в них оказалось несколько выше по сравнению с листьями растений южного склона. Эти данные свидетельствуют о более высокой водоудерживающей способности растений северного склона.

Такие же результаты получены при определении потери воды срезанными листьями растений сорта Пауль Вагнер (рис. 12, 13).

Фосфорно-органические удобрения способствовали повышению водоудерживающей способности листьев как здоровых, так и вырожденных растений.

Определение сосущей силы проводилось на сорте Кобблер в двух повторностях в дневные часы. Разницы в сосущей силе

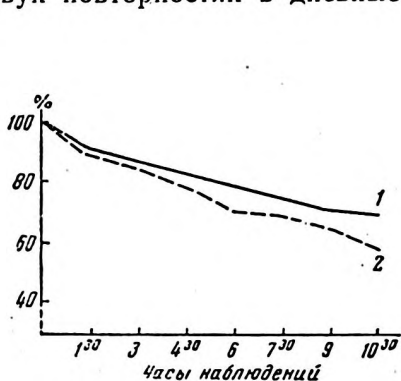


Рис. 12. Содержание воды в листьях сорта Пауль Вагнер при подвядании (в % к общему содержанию воды) на южном склоне: 1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения

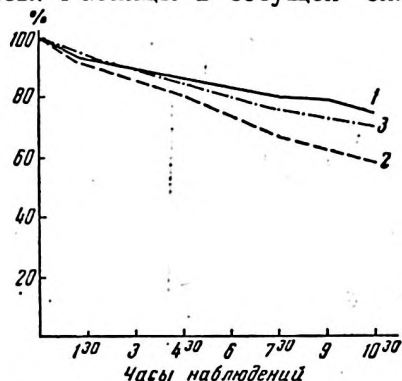


Рис. 13. Содержание воды в листьях сорта Пауль Вагнер при подвядании (в % к общему содержанию воды) на северном склоне: 1 — контроль (здоровые растения); 2 — вырожденные растения; 3 — здоровые (фон)

между здоровыми и вырожденными растениями не наблюдалось. У растений северного склона сосущая сила листьев была несколько ниже, чем у растений южного склона.

В 1957 г. изучение водного режима здоровых и вырожденных растений, выращиваемых на южном и северном склонах, было продолжено. Существенной разницы между растениями южного и северного склонов не отмечено. Растения северного склона от растений южного склона отличались несколько большей гидрофильностью коллоидов плазмы и большей сосущей силой.

У вырожденных растений по сравнению со здоровыми также отмечено нарушение водообмена, показателем чего являлось снижение водоудерживающей способности и интенсивности транспирации листьев.

Урожай и семенные качества клубней картофеля в зависимости от условий выращивания

На контрольных и опытных делянках на всех трех участках ежегодно проводился учет вырожденных растений методом сплошного подсчета здоровых и вырожденных кустов (по внешнему виду ботвы и при уборке — по состоянию клубней в гнезде).

В 1955 г. количество вырожденных растений сорта Кобблер было почти одинаковым во всех вариантах опыта и составило около 40% (табл. 14).

Таблица 14

Степень вырождения картофеля сорта Кобблер
в зависимости от условий выращивания

Расположение участка	Посадочный материал	Процент вырожденных растений				
		1955 г.	1956 г.	1957 г.	Среднее за три года	1958 г.
Ю ж н ы й с к л о н						
Контроль	Здоровый	41	51	45	45	46
С удобрением	»	39	58	37	45	40
Контроль	Вырожденный	—	93	—	93	63
С удобрением	»	—	86	—	86	71
С е в е р н ы й с к л о н						
Контроль	Здоровый	37	48	33	39	29
С удобрением	»	40	48	26	38	23
Контроль	Вырожденный	—	78	—	78	88
С удобрением	»	—	61	—	61	88
Д о л и н а						
Контроль	Здоровый	39	49	27	38	24
С удобрением	»	42	42	28	37	35
Контроль	Вырожденный	—	86	—	86	77
С удобрением	»	—	80	—	80	81

В 1956 г. несмотря на то, что для посадки были взяты клубни от внешне здоровых кустов, количество вырожденных растений резко возросло: на южном склоне на контрольных участках их оказалось 52%, на удобренных — 58%, на северном склоне в обоих вариантах — 48%, в долине соответственно 49 и 42%. Это отчасти объясняется тем, что в предыдущем 1955 г. вегетационный период был сравнительно жарким.

При посадке клубнями от вырожденных растений количество вырожденных растений возросло на южном склоне до 93%, на северном — до 78% и в долине до 86%.

Таким образом, еще в 1956 г. стало ясно, что сорт Кобблер при посадке клубнями, взятыми от внешне здоровых растений, вновь вырождается более чем на 40% и что наибольшее количество вырожденных растений дают клубни, выращенные на южном склоне на удобренном участке.

В 1957 г. количество вырожденных растений оказалось значительно меньше по всем вариантам, но разница между различными экспозициями стала еще резче. Так, если на северном склоне без удобрения вырожденных растений было 33%, то на южном — в том же варианте их оказалось 45%, а в долине — только 27%.

На удобренных делянках на южном и северном склонах число вырожденных растений было меньше, чем в контроле на 7—8%, а в долине процент вырожденных в обоих вариантах оказался одинаковым.

В 1958 г. посадочный материал со всех вариантов опыта был высажен в долине на хорошо удобренном поле. Площадь каждой делянки 35 м², повторность — шестикратная.

Как видно из табл. 14, наибольшее количество вырожденных растений (46%) дал посадочный материал, выращивавшийся на южном склоне без удобрений в течение трех лет, а наименьшая степень вырождения (23%) оказалась у потомства клубней, выращиваемых три года на северном склоне по удобрению и в долине без удобрения (24%). Семенной материал, выращенный в долине по удобрению, оказался более вырожденным, чем в контроле.

Таблица 15

Поражение картофеля (в %) сорта Кобблер разными формами вырождения при посадке внешне здоровыми клубнями (1958 г.)

Варианты опыта	Всего	Слабая крапчатость	Мозанка	Морщинистая мозанка	Скручивание листьев	Растения угнетенные
Ю ж н ы й с к л о н						
Контроль	82	37	34	6	1	5
С удобрением	78	37	27	8	2	3
С е в е р н ы й с к л о н						
Контроль	68	38	18	7	1	3
С удобрением	59	35	13	7	2	1
Д о л и н а						
Контроль	64	39	14	9	1	0
С удобрением	75	38	25	9	1	0

При посадке клубнями, отбирившимися ежегодно от вырожденных растений, степень вырождения оказалась весьма высокой — 88%, причем наибольший процент вырождения дал материал, полученный с удобренного фона.

В 1958 г. мы сделали подсчет растений, пораженных различными формами вырождения. Результаты представлены в таблицах 15 и 16.

Если принимать во внимание слабую крапчатость, обычно не учитываемую в посевах, и мозаику, также часто трудно отличимую, то общий процент вырождающихся растений сорта Кобблер, посаженных клубнями от внешне здоровых растений,

Таблица 16

Поражение картофеля (в %) сорта Кобблер разными формами вырождения при посадке клубнями от вырожденных растений (1958 г.)

Варианты опыта в течение трех предыдущих лет	Всего	Слабая крапчатость	Мозаика	Морщинистая мозаика	Скручивание листьев	Угнетенные	Некротическая мозаика
Южный склон							
Контроль	92	28	17	32	5	1	8
С удобрением . . .	89	19	25	37	4	4	0
Северный склон							
Контроль	96	8	11	69	5	1	2
С удобрением . . .	95	8	5	78	5	0	0
Долина							
Контроль	93	15	7	49	7	2	12
С удобрением . . .	87	8	5	19	6	1	50

в этом году достигал у растений с южного склона 80%, с долины — 70%, северного склона — 60%. Слабая крапчатость во всех вариантах была почти одинаковой — около 35%, мозаики больше всего было на южном склоне и меньше всего — на северном, что указывает на большую степень вырожденности семенного материала с южного склона. По количеству морщинистой мозаики и скручиванию листьев варианты мало отличались между собой. Растений угнетенных больше всего получено с южного склона.

При посадке клубнями от вырожденных растений формы вырождения меняются: уменьшается количество слабых форм — крапчатости и мозаики, сильно возрастает количество растений, пораженных тяжелыми формами — морщинистой мозаикой, скручиванием листьев. Появляется значительное количество растений с некротическими мозаиками. Эти данные свидетельствуют о том, что растения, замеченные в поле как вырожденные, в огромном большинстве образуют клубни, несущие в себе болезнетворное начало. Из таких клубней вырастают растения, пораженные тяжелыми формами вырождения с резко пониженной продуктивностью.

Таким образом, самая тщательная прочистка от вырожденных растений на семеноводческих участках — мероприятие совершенно необходимое в семеноводстве картофеля в Приморском крае.

Урожайность картофеля сорта Кобблер в зависимости от экспозиции и удобрения по годам представлена в табл. 17.

Таблица 17

Урожай картофеля сорта Кобблер в зависимости от места выращивания и удобрения при посадке клубнями от внешне здоровых растений

Варианты опыта	Общий урожай, ц/га				В % к контролю	Урожай вырожденных к здоровым, %	1958 г.	
	1955 г.	1956 г.	1957 г.	среднее за три года			общий урожай, ц/га	урожай вырожденных к здоровым, %
Южный склон								
Контроль . .	153	116	139	136	—	43	234	63
С удобрением	215	104	163	160	117	43	238	66
Северный склон								
Контроль . .	133	97	130	129	—	49	230	64
С удобрением	177	101	149	142	118	55	251	56
Долина								
Контроль . .	152	96	132	130	—	65	219	68
С удобрением	220	124	186	176	135	51	238	57

Самые высокие урожаи за все годы исследования были получены в долине с удобренных участков, а самые низкие — на северном склоне без удобрения. Повышение урожая в долине по удобрению сопровождается усилением вырожденности получаемого семенного материала (по сравнению с контролем).

Несмотря на большую степень вырожденности семенного картофеля на южном склоне по сравнению с северным, урожай там оказался выше.

Прибавки урожая от удобрения на южном склоне и на северном составили 17—18%, а в долине — 35%. Более высокая эффективность удобрения в долине связана с лучшей обеспеченностью растений влагой.

При посадке в 1958 г. на одном фоне в долине на хорошо удобренном участке разных партий семенного картофеля, выращивавшегося в течение трех лет (1955—1957 гг.) в разных условиях экспозиции и удобрения, наибольшую продуктивность дал картофель, полученный с северного склона с удобренного участка. Он оказался наименее вырожденным по сравнению со всеми остальными вариантами.

По годам исследования самый высокий урожай картофеля получен в 1958 г., а самый низкий — в 1956 г., в котором зафиксирована и самая высокая степень вырожденности картофеля из всех четырех лет испытания.

Вырожденные растения сильно снижают продуктивность. Так, при выращивании на южном склоне их урожайность

составляет только 43% от урожайности здоровых, на северном — 49—55%, в долине — 51—65%.

Таким образом, наличие большого количества вырожденных растений резко снижает валовой сбор картофеля с гектара.

У среднепозднего сорта Пауль Вагнер развитие процесса вырождения идет несколько иначе, чем у Кобблера.

Часто встречается скручивание листьев; вырождение внешне выражается в слабом развитии, мелколистности, резком угнетении, сильном падении продуктивности, гибели во время всходов.

Распространение заболевания и темп его развития у Пауль Вагнера слабее, чем у Кобблера; кроме того, при более благоприятных экологических условиях путем тщательной прочистки участков удается в значительной степени оздоровить сорт Пауль Вагнер. Так, благодаря более прохладным температурам 1956—1957 гг. и путем прочистки в 1958 г. удалось снизить процент вырождения растений у него с 38—40 до 9—10%. Большая степень вырождения картофеля этого сорта во все годы исследования отмечалась как и у Кобблера, на склоне южной экспозиции. На северном склоне вырождение шло медленнее, еще более сдерживался этот процесс при выращивании в долине (табл. 18).

Таблица 18

Степень вырождения картофеля сорта Пауль Вагнер
в зависимости от экспозиции склона и удобрения

Варианты опыта	Посадочный материал	Количество вырожденных растений, %				
		1955 г.	1956 г.	1957 г.	среднее за три года	1958 г.
Ю ж н ы й с к л о н						
Контроль	Здоровые	33	24	40	32	9
С удобрением	»	31	22	41	31	16
Контроль	Вырожденные	—	27	52	39	51
С удобрением	»	—	45	55	50	54
С е в е р н ы й с к л о н						
Контроль	Здоровые	28	24	38	31	7
С удобрением	»	23	24	29	26	11
Контроль	Вырожденные	—	—	47	47	39
С удобрением	»	—	65	38	52	26
Д о л и н а						
Контроль	Здоровые	28	14	27	23	7
С удобрением	»	20	19	35	24	17
Контроль	Вырожденные	—	17	39	28	29
С удобрением	»	—	38	40	39	37

При посадке клубнями от вырожденных растений степень вырождения резко возрастает и доходит на южном склоне до 76%, на северном и в долине — до 51%, причем сильно увеличивается число растений со скручиванием листьев, особенно от клубней с южного удобренного склона, и мозаичных (табл. 19).

Таблица 19

Поражение картофеля (в %) сорта Пауль Вагнер разными формами вырождения при посадке клубнями от здоровых и вырожденных растений

Варианты опыта	Всего	Слабая крапчатость	Мозаика	Морщинистая мозаика	Скручивание листьев	Растения угнетенные
Южный склон						
Контроль						
здоровые	15	7	3	—	3	2
вырожденные	76	25	26	—	24	1
С удобрением						
здоровые	31	14	6	1	7	2
вырожденные	63	9	15	—	37	2
Северный склон						
Контроль						
здоровые	16	9	3	1	1	2
вырожденные	51	11	29	2	6	2
С удобрением						
здоровые	20	11	6	1	3	1
вырожденные	41	15	14	—	11	1
Долина						
Контроль						
здоровые	19	11	2	1	3	1
вырожденные	40	10	17	1	9	2
С удобрением						
здоровые	34	16	10	1	4	2
вырожденные	50	13	27	1	6	3

Урожайность сорта Пауль Вагнер так же, как и Коблера, во все годы исследования выше всех была в долине на участке с удобрением, ниже — на северном склоне без удобрения. Что же касается семенных качеств клубней, выращиваемых в течение трех лет на различных экспозициях, то в опыте 1958 г. большой урожай дали клубни с северного склона, удобренного, и из долины из варианта без удобрения. Худшие результаты показали клубни растений, выращиваемых в течение трех лет на южном склоне (табл. 20).

При посадке клубнями от вырожденных растений урожайность понижается в среднем на 30%. Происходит это главным образом за счет изреживания всходов, снижения продуктивности и увеличения количества явно вырожденных кустов. Не все растения при посадке клубнями от внешне вырожденных растений оказываются вырожденными. На северном склоне и в долине более 50% появляется внешне здоровых растений, отсюда и небольшое сравнительно понижение урожая при посадке клубнями от вырожденных растений сорта Пауль Вагнер.

Таблица 20

Урожай картофеля сорта Пауль Вагнер в зависимости от экспозиции участка и удобрения при посадке клубнями от внешне здоровых растений

Варианты опыта	Общий урожай, ц/га				В % к контролю	Урожай вырожденных к здоровым, %	1958 г.	
	1955 г.	1956 г.	1957 г.	Среднее за три года			общий урожай, ц/га	урожай вырожденных к здоровым, %
Ю ж н ы й с к л о н								
Контроль . .	233	136	208	192	—	40	221	50
С удобрением	280	140	222	214	110	41	239	
С е в е р н ы й с к л о н								
Контроль . .	179	118	117	155	—	43	260	52
С удобрением	254	118	162	177	114	33	221	62
Д о л и н а								
Контроль . .	206	95	228	176	—	44	267	60
С удобрением	338	98	239	225	127	42	250	83

Наличие внешне здоровых растений в посеве, произведенном клубнями от внешне вырожденных растений, мы не склонны приписывать оздоровлению вырожденных кустов. По-видимому, это зависит от того, что в группу вырожденных мы относили растения сорта Пауль Вагнер, ослабленные, угнетенные. Причиной такого угнетения могло быть не только инфекционное вырождение, но и другие условия. Клубни от таких ослабленных, но лишенных вирусной инфекции растений и дали в новом посеве в лучших условиях нормальные внешне здоровые растения с высокой продуктивностью, свойственной сорту.

Анализируя цифры урожайности сорта Пауль Вагнер в среднем за три года и отдельно по годам исследования, делаем следующее заключение.

Наибольший урожай за все три года был получен в долине на удобренном участке, наименьший — на северном склоне на контрольных делянках. Влияние удобрений было заметным только в 1955 г., в 1956—1957 гг. оно дало незначительный эффект.

В среднем за три года на южном склоне по удобрению урожай был выше контроля на 10%, на северном склоне — на 14%, в долине — на 27%. Бóльшая эффективность удобрения в долине, как и в опыте с сортом Кобблер, объясняется лучшей обеспеченностью почвы влагой.

Несмотря на более высокую степень вырожденности на южном склоне, урожай картофеля там оказался выше, чем на северном, как по удобрению, так и без удобрения. Урожай вырожденных кустов во всех вариантах опыта ниже, чем здоровых, и составляет 40—44% от урожая здоровых.

При посадке клубнями от вырожденных кустов общий урожай за два года понизился в среднем на 30%. Понижение происходит как за счет изреживания посева (выпад), так и за счет понижения продуктивности и увеличения числа вырожденных кустов.

Внесение удобрения понижает урожай вырожденных клубней на южном склоне и повышает в долине. Очевидно, удобрение усиливает процесс вырождения уже зараженных растений, особенно на фоне недостатка влаги и повышенных температур.

Условия долины оказались наиболее благоприятными для выращивания семенного картофеля сорта Пауль Вагнер, так как там вырождение развивается медленнее, чем на горных склонах. Наибольшее количество вырожденных растений этого сорта появляется на южном склоне. При посадке клубнями, взятыми от вырожденных растений, вырожденность посева резко возрастает, особенно по удобренному фону, причем увеличивается поражение такими опасными формами, как скручивание листьев.

Вырожденные растения Пауль Вагнер теряют продуктивность в среднем на 60%. Многие больные клубни не прорастают или из них вырастают слабые ростки, что увеличивает процент выпада до 10—16%, в результате общий урожай от посадки клубней вырожденных растений понижается в среднем на 30%.

Отбор вырожденных растений сорта Пауль Вагнер затруднителен, так как ярких признаков, таких как морщинистость листьев, на них не обнаруживается. При отборе же всех слабо развитых, угнетенных и других в числе выбракованных оказываются и здоровые растения, но с ослабленным развитием, вызванным другими причинами. У таких растений мелкие, но здоровые клубни, из которых можно вырастить высокопродуктивный семенной материал. Поэтому для сорта Пауль Вагнер необходимо выявить более точные, легко заметные признаки вырождения: это облегчит прочистку семенных посевов от вырожденных растений и сделать ее более эффективной.

В процессе исследования отчетливо выявилось влияние погодных условий вегетационного периода на степень вырождения

картофеля. Из литературы известно, что значительная роль в этом принадлежит продолжительности воздействия высоких температур воздуха.

Так, Руденко (1958) приводит данные, показывающие, что если среднесуточная температура выше 26° держится в течение 9—10 дней, 50% клубней дают вырожденные растения. Такой же результат дает продолжительность среднесуточной температуры 22—24° в течение 25—27 дней.

Таблица 21

Продолжительность воздействия среднесуточных температур воздуха выше 22°

Год	Календарные числа	Температура						
		выше 22°			календарные числа	выше 5°		
		коллич. дней	средне-сут.	всего дней		коллич. дней	средне-сут.	всего дней
1954	5—6.VIII	2	22,5	2	Нет	Нет	Нет	Нет
1955	30.VI—9.VII	6	23,8	36	28—29.VII	2	26,2	
	16.VII—18.VIII	30	24,1		14—17.VIII	3	26,2	5
1956	28.VII—6.VIII	9	26,0	9	29.VII—6.VIII	8	26,4	8
1957	30—31.VI	2	22,7					
	15—16.VII	2	22,8					
	23.VIII	1	22,3	5				

Из табл. 21 видно, что в 1955 г. со среднесуточной температурой около 24° было 36 дней, из них 30 дней подряд среднесуточная температура воздуха в среднем держалась 24,1°, а 5 дней—26,2°. Естественно, что столь длительное воздействие высокой температуры не могло не сказаться на организме растения картофеля, у которого все жизненно важные процессы были угнетены или нарушены. При этом вирусная инфекция, находившаяся в растениях, также могла усиливаться, в результате чего в 1956 г. у сорта Кобблер появилось на 10—18% больше вырожденных растений, чем в предыдущие и последующие годы.

Продолжительное воздействие высоких температур в 1955 г. сказалось на усилении вырождения и сорта Пауль Вагнер, только процесс этот протекал медленнее. Поэтому резкое увеличение числа вырожденных растений у сорта Пауль Вагнер фиксировалось не в 1956 г, а в 1957 г.

Таким образом, особенно жаркое лето в Приморье обязательно вызовет усиление вырождения, а поэтому в такие годы и последующие за ними необходимо особенно тщательно удалять вырожденные экземпляры (как путем прочистки, так и пу-

тем клубневого отбора). В производственных условиях после жарких и засушливых лет необходима организация питомников улучшения, где проверка здоровья высаживаемого материала должна быть проведена при помощи ряда методов (индексация клубней, серологический анализ, метод предварительного проращивания при пониженных температурах и т. д.).

Говоря о влиянии высоких летних температур на степень вырождения картофеля в Приморье, необходимо отметить следующее важное обстоятельство. Наиболее вредна для растений картофеля высокая температура третьей декады июля и первых двух декад августа. Высока она в этот период лета и в почве (на глубине 10 см переходит границу 22° в третьей декаде июля; к 13 и 19 час. температура почвы поднимается выше 25°).

Отсюда, чтобы не подвергать клубни воздействию особенно высоких температур конца июля и первой половины августа, картофель скороспелых сортов семенных участков следует убирать не позднее второй декады июля и сохранять урожай до осени в прохладных помещениях (хранилищах, подвалах, траншеях). Ранняя уборка молодых клубней позволит в значительной степени оздоровить семенной материал и предохранить его от усиления вырождения под влиянием очень высоких температур.

Некоторые данные о причинах высокой чувствительности картофеля к повышенным температурам в период клубнеобразования

В наших опытах 1955—1957 гг. было отмечено, что устойчивость картофельного растения к высоким температурам и засухе неодинакова на разных фазах развития. В фазе образования генеративных органов жаростойкость и засухоустойчивость снижаются.

Известно, что в период образования репродуктивных органов в связи с усилением интенсивности обмена веществ растения особенно требовательны к условиям питания и водоснабжения. По данным Н. А. Максимова (1952), усилению обмена веществ способствует некоторое снижение вязкости и повышение проницаемости протоплазмы, что и наблюдается в период цветения у растений. Однако эти же свойства обуславливают снижение устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов среды (Генкель и Марголина, 1951; Генкель, 1958; Генкель и Баданова, 1959).

Растения картофеля в отличие от целого ряда растений образуют не только генеративные органы, но и органы вегетативного размножения — клубни. Эти растения в определенный период своего развития несут как бы двойную нагрузку. Клубнеобразование идет до конца вегетации и, несомненно, требует усиленного обмена веществ. В связи с этим можно было пред-

положить, что растение картофеля длительное время остается в том физиологическом состоянии, которое наступает в начале образования репродуктивных органов, т. е. высокая интенсивность обмена должна сопровождаться снижением вязкости протоплазмы и другими изменениями. Следовательно, и устойчивость растения, тесно связанная с общим физиологическим состоянием, будет оставаться низкой.

Для выявления этого вопроса мы провели следующий опыт. Сеянцы сорта Кобблер в 1956 г. выращивались в марлевом изоляционном домике (во избежание заражения их вирусной инфекцией). В 1957 г. клубни от этих сеянцев с той же целью были высажены на изолированном участке. В 1958 г. растения выращивались в вазонах. Часть из них оставлялась в теплице, а другая — была выставлена в грунт. Там вазоны прикапывались. Чтобы избежать перегрева растений в грунте, они притенялись одним слоем марли на высоте одного метра. Растения, выращиваемые в теплице, наоборот, подвергались воздействию высоких температур, так как температура воздуха в теплице была на 3—5° выше температуры наружного воздуха (табл. 22).

Из табл. 22 видно, что в начале вегетации растения картофеля обладают наименьшей жаростойкостью. В дальнейшем устойчивость их к повышенным температурам возрастает. Однако в период цветения температурный порог коагуляции белков резко снижается. После цветения он снова повышается, но все же не достигает того уровня, который наблюдался перед цветением.

У растений, выращиваемых в теплице, температурный порог коагуляции белков в начале вегетации был ниже, чем у растений в грунте. В период бутонизации этот показатель был выше у растений в теплице. В период цветения жаростойкость растений в теплице также упала, однако она была несколько выше, чем у растений в грунте. После цветения жаростойкость у растений в теплице снова несколько понижается в сравнении с растениями в грунте, затем эта разница выравнивается.

Полученные данные показывают, что у растений картофеля может вырабатываться некоторая приспособленность к условиям среды. При выращивании же картофеля в обычных условиях перестройка физико-химических свойств в направлении повышения жаростойкости, по-видимому, не происходит, так как растения весной в молодом возрасте не подвергаются действию высоких температур. И хотя у картофеля, как и у других растений, температурный оптимум действия ферментов по мере развития должен повышаться, он все же, видимо, лежит значительно ниже тех летних температур, среднесуточная которых составляет 22° и выше.

Одним из важных физиологических свойств, характеризующих состояние растений, как уже отмечалось, является вязкость

Таблица 22

Некоторые физиологические свойства, обуславливающие устойчивость растений картофеля к перегреву и обезвоживанию

Показатели физиологического состояния	24.V	6.VI	16.VI	Бутонизация 19.VI	Цветение 26.VI	После цветения 16.VII
---------------------------------------	------	------	-------	----------------------	-------------------	--------------------------

У растений, выращенных в грунте

Температурный порог коагуляции белков протоплазмы, °С	50	52	55	57	54	55
Вязкость протоплазмы (в мин.)	30	35	20	8	8	5
Осмотическое давление клеточного сока (в молях раствора)	0,25	0,3	0,35	0,25	0,3	0,35
Содержание крахмала после подвядания листьев . . .	Очень много	—	—	Много	—	Среднее

У растений, выращенных в теплице

Температурный порог коагуляции белков протоплазмы, °С	50	51	54	58	55	54
Вязкость протоплазмы (в мин.)	30	30	20	8	10	5
Осмотическое давление клеточного сока (в молях раствора)	0,25	0,25	0,30	0,25	0,25	0,30
Содержание крахмала после подвядания листьев . .	Очень много	—	—	Много	—	Очень много

протоплазмы, так как это свойство связано с субмикроскопической структурой плазмы и отчасти ее оводненностью (Генкель и Баданова, 1959; Гусев, 1959). Приведенные данные показывают, что вязкость протоплазмы в период цветения у растений картофеля сильно снижается по сравнению с вязкостью в начале вегетации.

Аналогичные данные по изменению вязкости протоплазмы в онтогенезе были получены Генкелем и Марголиной. После цветения она не только не остается на таком уровне, но продолжает снижаться, что, по-видимому, связано уже не с генеративным, а вегетативным размножением, т. е. с образованием клубней.

У растений в теплице в начале июня время плазмолиза было меньше, чем у растений в грунте. В период цветения,

наоборот, время плазмолиза у них было несколько больше. Эти данные согласуются со степенью жаростойкости. По-видимому, растения в теплице в начале вегетации несколько угнетаются высокими температурами, а затем приспосабливаются к этим условиям.

При определении осмотического давления клеточного сока растений картофеля было отмечено, что при нормальном водоснабжении (опытные растения поливались регулярно) в период цветения оно тоже снижается.

В начале вегетации осмотическое давление соответствовало 0,25 М раствора сахарозы, затем оно постепенно повышается до 0,35 М. В период бутонизации осмотическое давление клеточного сока снова снизилось до 0,25 М, после цветения отмечено его повышение.

О способности растений сохранять при обезвоживании высокий уровень синтетических процессов мы судили по скорости гидролитического распада крахмала при подвядании листьев. Содержание крахмала в листьях после подвядания определялось методом йодной пробы. Из данных табл. 22

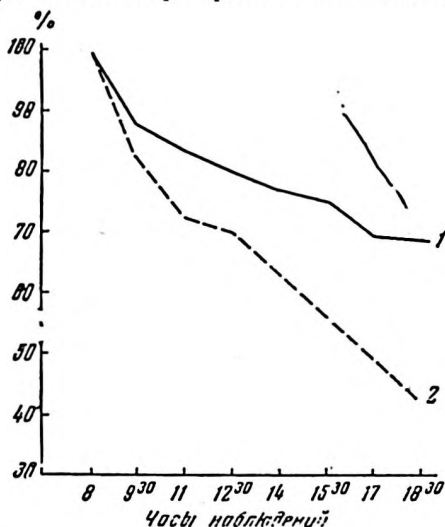


Рис. 14. Содержание воды в листьях сорта Кобблер при подвядании, в % к общему содержанию воды (опыт 1957 г.):

Определения: 1 — 18 июля; 2 — 24 июля

можно видеть, что содержание крахмала после подвядания листьев в первый период вегетации было выше, чем в фазу бутонизации и цветения. У растений в грунте после цветения содержание крахмала в листьях после подвядания было также небольшим. У растений в теплице содержание крахмала в этот период повышается по сравнению с фазой цветения. Следовательно, данные определения скорости распада крахмала при подвядании оказывают, что в период цветения и после цветения синтетическая способность листьев картофеля при обезвоживании понижается.

Водоудерживающая способность листьев определялась по скорости потери воды срезанными листьями. Из данных 1957 г. (рис. 14) видно, что водоудерживающая сила листьев до бутонизации значительно выше, чем после цветения. Результаты опытов 1958 г. показывают, что в период образования генератив-

ных органов водоудерживающая способность листьев довольно низкая. Кривая содержания воды в листьях при подвядании резко падает. После цветения водоудерживающая способность несколько поднимается, но все же остается на довольно низком уровне (рис. 15 и 16). Устойчивость картофеля к недостаточной



Рис. 15. Содержание воды в листьях картофеля при подвядании (в % к общему содержанию воды) на делянках опытного участка (1958 г.).
 Определения: 1—23 июня; 2—5—соответственно 1, 7, 14 и 22 июля

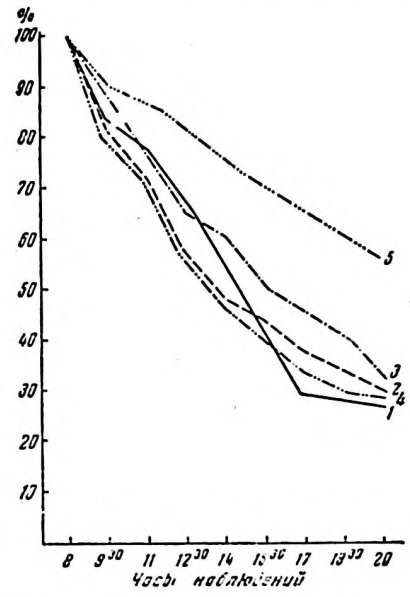


Рис. 16. Содержание воды в листьях картофеля при подвядании (в % к общему содержанию воды) в теплице (опыт 1958 г.).
 Определения: 1—23 июня; 2—5—соответственно 1, 7, 14 и 22 июля

оводненности клеток снижается в период образования генеративных органов и длительное время остается на низком уровне. Таким образом, в связи с тем, что у картофеля во время и после цветения идет процесс клубнеобразования, критический период у него продолжается значительно дольше, чем у растений, не имеющих вегетативного размножения. Сравнение скорости потери воды листьями растений, выращиваемых в теплице и в грунте, показывает, что водоудерживающая способность первых несколько выше, чем у растений в грунте.

Переход растения картофеля в репродуктивную фазу развития, т. е. в фазу наиболее интенсивного обмена веществ, сопровождается изменениями физико-химических свойств протоплазмы клеток, в частности снижением вязкости, температурного

порога коагуляции, а также водоудерживающей способности листьев. Это в свою очередь вызывает снижение устойчивости картофельного растения к высоким температурам и засухе. Критический период по отношению к водоснабжению, а также к температурному режиму продолжается и после цветения.

Период более слабой устойчивости картофеля к неблагоприятным факторам среды совпадает с большей частью периода клубнеобразования. Поэтому действие высоких температур и засухи, вызывая нарушение углеводного и белкового обмена, приводит к ухудшению семенных качеств клубней.

Надо полагать, что нарушение нормального хода обмена веществ способствует большей восприимчивости растений к инфекционным, в том числе и вирусным заболеваниям.

Роль вирусных заболеваний в вырождении картофеля

Для выявления характера вырождения картофеля нами, начиная с 1955 г., систематически проводилось обследование посевов в колхозах и совхозах основных картофелесеющих районов Приморского края (табл. 23 и 24). Как видно из приведенных данных, особенно сильно вырождаются сорта Кобблер и Мажестик, которых в настоящее время в производственных посевах уже нет. Меньше других вырождены сорта Пауль Вагнер, Юбель и Курьер. Наиболее часто встречающимися формами вырождения являются морщинистая мозанка и скручивание листьев.

Для диагностирования вирусов, вызывающих различные формы вырождения, нами использовались индикаторный и серологический методы. В 1956—1957 гг. на Горно-таежной станции, а в 1958 г. в широких масштабах в Ботаническом саду Дальневосточного филиала СО АН СССР проведено несколько тысяч таких индикаторных анализов, которые позволили выявить вирусы, поражающие распространенные в крае сорта Кобблер, Курьер, Мажестик, Пауль Вагнер, Берлихинген, Розафолия, Уктусский и Зикинген. Для анализа были использованы растения, выращенные из клубней, полученных из различных хозяйств края, а также растения коллекционного питомника Ботанического сада.

В большинстве случаев во внешне здоровых растениях, за исключением сорта Пауль Вагнер, обнаружено присутствие различных вирусов в латентной форме.

Кобблер. Самый раннеспелый в крае сорт. Возделывается с 1936 г. Из-за сильного вырождения почти полностью исчез из производственных посевов. Сохранился на Горно-таежной станции Дальневосточного филиала СО АН СССР, поддерживается путем ежегодных массовых прочисток. Среди вырожденных растений можно видеть различные степени деградации от слабой крапчатости до карликовых, морщинистых, рано отмирающих растений.

Для индикаторного анализа брались листья растений внешне здоровых и с признаками сильной морщинистой мозаики. Установлено присутствие вирусов X, Y, A, S, F. Существенной разницы в наборе вирусов между внешне здоровыми и морщинистыми растениями не обнаружено.

Таблица 23

Результаты обследования производственных посевов картофеля в 1955 г. (в %)

Число обследованных хозяйств	Сорта	Всего вырожденных растений	В том числе	
			морщинистая мозаика	скручивание листьев
4	Кобблер	43,3	43,3	Нет
4	Юбель	2,1	2,0	0,1
5	Пауль Вагнер	41,0	Нет	41,0
3	Курьер	6,9	0,9	6,0
3	Мажестик	64,6	4,3	60,3
1	Розафолия	40,0	8,0	32,0
2	Берлихинген	2,0	2,0	Нет
5	Вольтман	20,5	Нет	20,5

Таблица 24

Результаты обследования производственных посевов картофеля в 1958 г. (в %)

Число обследованных хозяйств	Сорт	Всего вырожденных растений	В том числе			
			морщинистая мозаика	полосчатая мозаика	крапчатость	скручивание листьев
4	Юбель	3,9	1,5	0,25	0,4	1,8
22	Пауль Вагнер	11,3	0,25	0,03	0,9	10,1
3	Курьер	39,7	2,3	Нет	3,5	33,8
7	Берлихинген . . .	20,2	4,8	Нет	13,2	0,6
3	Вольтман	18,0	2,3	14,0	Нет	1,6
2	Агрономический	2,6	0,5	Нет	1,5	0,6
9	Уктусский	63,3	52,4	Нет	13,0	0,8
4	Зикинген	14,9	6,7	0,05	Нет	8,1

Курьер (Лепешка). Наиболее распространенный из раннеспелых сортов, особенно на индивидуальных огородах. Вырождается сравнительно меньше других. Последнее обстоятельство, на наш взгляд, связано с биологическими особенностями сорта. Курьер очень чувствителен к фитофторе, которой поражается первым. Поэтому его всегда убирают до появления фитофторы, т. е. при зеленой ботве или после того, как ботва

погибла от этого заболевания. Таким образом, происходит ежегодное омоложение сорта.

Для индикаторного анализа использовались растения с признаками вырождения и внешне здоровые. Обнаружены вирусы X, A, S. Вирус Y дал проявление у одного растения, пораженного морщинистой мозаикой, что встречается очень редко. Обычный тип вырождения этого сорта — скручивание листьев.

Ма ж е с т и к. Сорт среднеранний, скорее даже среднеспелый. Был районирован в крае, но выпал из производственных посевов из-за сильного вырождения, главным образом, от скручивания листьев.

Для анализа использованы растения, выращенные в теплице, а также взятые из коллекционного питомника Ботанического сада. При заражении индикаторов получены проявления, характерные для вирусов X, A, S. Прививкой побегов картофеля, пораженных скручиванием листьев, на *Physalis floridana* установлено наличие вируса.

Пауль Вагнер. Сорт сравнительно молодой (выведен в 1928 г.), среднеспелый, высокоурожайный, с белыми клубнями, отличающимися высокими вкусовыми качествами. Среди районированных сортов занимает наибольшие площади. Распространен повсеместно, много его и в индивидуальных хозяйствах. Завезен в совхоз «Дальзавод» в 1936 г., откуда распространился по всему краю. Очень чувствителен к условиям произрастания. На мощных гумусовых почвах в течение ряда лет хорошо развивается, на увалных дерново-подзолистых — быстро вырождается. Основной тип вырождения — скручивание листьев, реже встречается форма, напоминающая «готику».

При анализе внешне здоровых растений не обнаружено типичной реакции на проявление вирусов X, Y, A; на одном растении выявлен вирус S. На растениях со скрученными листьями прививкой на *Physalis floridana* обнаружен вирус L, от вырожденных растений получена четкая реакция на вирус Y на *D. feiox*.

Берлихинген. Высокоурожайный, среднепоздний сорт универсального использования. По посевным площадям из районированных ракоустойчивых сортов занимал в крае до недавнего времени первое место. В связи со склонностью к поражению ржавостью посадки резко сократились. Является основной примесью почти во всех производственных посевах. Не устойчив к поражению вирусными болезнями; на растениях часто встречаются курчавость, морщинистая мозаика. Выявлены вирусы X, Y, A и S.

Роза ф о л и я. Среднеспелый сорт. Возделывается только в одном колхозе им. XVII партийного съезда Спасского района. В последние годы стал сильно вырождаться (скручивание листьев) и заменяется другими сортами.

Для анализа были взяты внешне здоровые растения из коллекционного питомника Ботанического сада. По проявлению на индикаторах установлено наличие вирусов X, Y, A и S.

Уксусский. Сорт возделывается в производственных условиях всего три года, но уже за этот небольшой срок нацело выродился. Вырожденные растения отличаются светлой окраской (хлороз), карликовостью, сильнейшей деформацией листьев — тяжелой формой морщинистой мозаики. Все растения для анализа взяты с делянок опытного участка. По проявлениям на индикаторах можно судить о наличии вирусов X, Y, A, S. Характерно, что вырожденные растения этого сорта дают самые яркие проявления на всех применявшихся индикаторах.

Зикинген. Единственный кормовой сорт картофеля, культивируемый в крае. По урожайности занимает первое место. В связи с сильным поражением ржавостью посевы его заметно сократились, чистосортных посевов нет. Растения для анализа взяты с делянок опытного участка. Выявлены вирусы X, Y, A, S и F.

Работу по серодиагностике вируса X мы проводили с сывроткой, полученной со Станции защиты растений Тимирязевской сельскохозяйственной академии в 1957 и 1958 гг.

В 1957 г. сделано около 600 анализов. Серологическая реакция была положительной со всеми внешне здоровыми растениями сорта Кобблер. У проверенных растений сорта Пауль Вагнер положительную реакцию давали только те, у которых были морщинистые листья. Выращиваемые на Горно-таежной станции сорта Ранняя Роза, Юбель, Берлихинген, Кунгла (всего 20) оказались вирусоносителями на 100%. Такое обстоятельство объясняется тем, что вирус X передается очень легко контактным путем, а указанные сорта возделываются без пространственной изоляции уже более 20 лет.

Проанализированные сеянцы Кобблера и других сортов, выращиваемые на изолированном участке (анализ проводился дважды, в июле и сентябре), показали полное отсутствие вирусной инфекции.

На Приморской сельскохозяйственной опытной станции вирус X был обнаружен у части растений сорта Курьер и Пауль Вагнер и во всех проверенных растениях сорта Берлихинген.

Более широко серологический анализ использовался нами в 1958 г. В табл. 25 приводятся результаты серологического анализа растений, выращенных на опытном участке и в коллекционном питомнике в Ботаническом саду.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что весь посадочный материал у нас сильно заражен вирусом X. Только один сорт Пауль Вагнер остается все еще более здоровым. Сравнивая оценку вырожденности по внешним признакам и по данным серологического анализа, мы видим, что нельзя получить

сколько-нибудь надежные результаты, проводя прочистку и пользуясь только внешними признаками. Однако, несмотря на исключительное сильное заражение, пользуясь этим методом, можно отобрать здоровые растения, которые при посадке на изоляционном участке могут стать исходным материалом для

Таблица 25

Результаты серологического анализа на наличие вируса X в сортах картофеля на опытном участке и в коллекционном питомнике Ботанического сада

Сорт	Вырожденные растения по внешним признакам, %	Серологический анализ	
		количество	с положительной реакцией, %
Пауль Вагнер	7	268	21
Мажестик	100	20	75
Уктусский	64	122	78
Розафолия	Нет	20	80
Пилот	100	20	84
Курьер	2	90	90
Зикинген	5	195	94
Юбель	Нет	20	95
Кобблер	28	417	96
Берлихинген	4	24	96

получения безвирусного семенного картофеля. Использование серологического анализа позволяет выявить начальные стадии заболевания, которые еще внешне не видны, что дает возможность своевременно принять необходимые меры для предотвращения прогрессирующего снижения урожайности.

Вирус X называют еще «вирусом здорового картофеля», поскольку он на зараженных растениях зачастую не дает внешних признаков. В многочисленных литературных источниках указывается, что он снижает урожайность на 10—20%, однако его вредоносность повышается в смешанной инфекции, что и имеет место в наших условиях. Поскольку о вредоносности этого вируса в Приморье не имелось никаких данных, при уборке картофеля была произведена отдельная выкопка внешне здоровых растений, показавших положительную и отрицательную реакцию на вирус X. Полученные данные приведены в табл. 26. Из них видно, что в крае распространены агрессивные штаммы вируса X, резко снижающие урожайность картофеля.

В 1958 г. в течение июля и августа в 14 картофелесеющих районах Приморья мы провели детальное обследование произ-

водственных посевов, результаты которого представлены в табл. 27. Большинство сортов, за исключением Кореневого и Пауль Вагнера, оказались сильно зараженными вирусом X.

Таблица 26

Влияние заражения вирусом X на урожайность картофеля
(учет проводился на внешне здоровых растениях)

Сорт	Серологическая реакция на вирус X	Урожай с одного куста		Средний вес товарного клубня, г	Средний вес нетоварного клубня, г
		г	%		
Пауль Вагнер . .	—	1239,8	100,0	103,1	24,0
	+	1111,0	89,6	92,2	15,3
Зикинген	—	1533,3	100,0	128,9	25,5
	+	726,5	47,3	68,3	16,2
Уктусский	—	1368,5	100,0	146,1	16,2
	+	1012,5	60,0	133,3	17,9

Проведенное обследование позволило нам выявить зону здорового картофеля в долине р. Сандагоу в отрогах хр. Сихотэ-Алинь (колхоз «Улахинский маяк» Чугуевского района). Это единственное место в крае, где мы не видели ни одного растения с признаками вырождения, что было подтверждено в дальнейшем и результатами серологической реакции. Колхоз «Ула-

Таблица 27

Итоги обследования посевов картофеля на зараженность вирусом X в колхозах и совхозах Приморского края

Число обследованных хозяйств	Сорт	Проведено анализов	Растения, зараженные вирусом X, %
13	Корневский	130	16,9
27	Пауль Вагнер	473	17,1
21	Вольтман	210	31,2
6	Агрономический	60	51,7
21	Берлихинген	230	53,9
9	Уктусский	222	70,0
4	Зикинген	280	75,0
8	Курьер	172	76,7
7	Юбель	90	78,8
1	Кобблер	236	80,0

хинский маяк», по нашему мнению, необходимо превратить в семеноводческое хозяйство и производить там суперэлиту районированных сортов.

Таким образом, применив методы вирусологических исследований, мы убедились, что в Приморском крае все возделываемые сорта поражены вирусами X, Y, S, A, F и L, в том числе такими вредоносными, как Y и L (скручивание листьев).

Исследования с использованием сыворотки, специфичной к вирусу X, показали исключительно широкое распространение этого вируса, а также наличие его агрессивных штаммов.

ВЫВОДЫ

1. Причинами вырождения картофеля в Приморском крае являются экологические условия, не вполне отвечающие биологическим особенностям картофельного растения, и поражение вирусами. Из многих форм вырождения картофеля, встречающихся на возделываемых сортах, наиболее массовое распространение получили морщинистая мозаика и скручивание листьев.

2. Климатическими факторами, способствующими вырождению картофеля и усиливающими его, являются высокая температура воздуха и почвы в период клубнеобразования, а также недостаточность и прерывистость водного режима. В отдельные годы в период клубнеобразования среднесуточная температура выше 22° (24—26°) держится в течение месяца и больше. Наиболее неблагоприятный температурный режим для картофеля наблюдается в третьей декаде июля и в первых двух декадах августа. Наиболее резко действие указанных факторов проявляется на склонах южной экспозиции.

3. Четырехлетние исследования и наблюдения за вырождением картофеля позволили установить, что все изменения температурного режима в сторону вредного для картофеля повышения температуры воздуха и почвы, а именно посадка на южном склоне, более жаркое, чем обычно, лето (особенно в период клубнеобразования) и связанная с этим недостаточность и прерывистость водного режима, влекут к усилению вырождения. Причиной, как выяснилось в наших опытах, является то, что период наиболее слабой устойчивости картофеля к неблагоприятным факторам среды, обуславливающейся изменением физико-химических свойств его клеток и понижением водоудерживающей способности листьев во время цветения и клубнеобразования, совпадает в большинстве случаев с наиболее жарким периодом лета (конец июля и первая половина августа). Возникает резкое несоответствие обусловленных филогенезом потребностей картофельного растения к понижающимся температурам с условиями внешней среды, где температура, наоборот, все время возрастает или держится на высоком уровне. Под

действием данного фактора естественные изменения физико-химических свойств плазмы, свойственные генеративному периоду жизни картофельного растения, усиливаются, что влечет изменения в скорости и направленности ферментных реакций, а это в свою очередь вызывает нарушение углеводного и белкового обмена.

В условиях Приморья несоответствие внешних условий требуемому оптимуму температуры для нормального течения ферментных реакций в наиболее критический период жизни растений столь значительно, а воздействие высоких температур так длительно, что нарушение процессов обмена все более углубляется. У растений понижается жизнеспособность; они становятся более доступными для внедрения и развития вирусной инфекции, что и приводит к вырождению, обусловленному как экологическими, так и инфекционными факторами.

4. Критический период у растений картофеля продолжается в течение длительного времени, так как он связан не только с образованием генеративных органов, но и вегетативных органов размножения клубнями.

Следовательно, и устойчивость контрольных растений к обезвоживанию и перегреву в течение длительного времени остается на низком уровне.

5. Вырожденные растения по сравнению со здоровыми обладают значительно меньшей устойчивостью к засухе. У них наблюдается снижение интенсивности транспирации и водоудерживающей способности, что свидетельствует о нарушении водообмена. Болезни вырождения картофеля приводят к нарушению обмена веществ растений, которое выражается в значительном снижении количества углеводов и некотором повышении содержания белковых веществ.

6. В результате использования большого набора растений-индикаторов на распространенных в крае сортах картофеля диагностированы вирусы X, Y, A, S, F и L, вызывающие различные типы вырождения.

Серологический метод для диагностирования вируса X широко применялся во время обследования производственных посевов основных картофелесеющих районов края. Установлена следующая зараженность сортов этим вирусом (в %): Корневский — 16,9; Пауль Вагнер — 17,1; Вольтман — 31,2; Берлихинген — 53,9; Уктусский — 70,0; Зикинген — 75,0; Курьер — 76,7; Юбель — 78,8; Кобблер — 80,0.

Учет урожая здоровых и пораженных вирусом X растений показал, что заражение вирусом снижает урожайность сорта Пауль Вагнер на 10,4%, Уктусский — на 23,7%, Зикинген — на 52,7%. Такое резкое снижение урожайности свидетельствует о том, что в Приморье картофель поражают агрессивные расы вируса.

7. Выявлена зона здорового картофеля (отсутствие растений с внешними признаками вырождения и отрицательная серологическая реакция) в долине р. Сандагоу Чугуевского района (колхоз «Улахинский маяк»). Здесь целесообразно сосредоточить работу по производству здорового безвирусного семенного материала.

8. Для уменьшения распространения болезней вырождения и оздоровления картофеля необходимо:

а) выращивать семенной материал на северных склонах, хорошо удобренных органическими и фосфорными удобрениями, а также в долине (применяя умеренные дозы удобрений) или на торфяниках;

б) высаживать ранние сорта картофеля на семенных участках в более ранние сроки и убирать их при зеленой ботве не позднее второй декады июля. Ранняя уборка клубней снижает возможность поражения их вирусами;

в) семеноводческие посевы тщательно и как можно раньше прочищать от всех растений, имеющих внешние признаки вырождения, во избежание распространения и усиления вирусной инфекции.

9. В связи с широким распространением вирусной инфекции на всех сортах картофеля, районированных в Приморском крае, необходимо перестроить семеноводческую работу для получения здорового исходного и репродуцируемого семенного материала (размещение семеноводческих питомников на изолированных участках) и организовать селекционную работу с целью выведения высокоурожайных ракоустойчивых и устойчивых к экологическому и вирусному вырождению сортов. Получение таких сортов явится радикальной мерой борьбы с вырождением картофеля в Приморском крае.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов И. Н. 1953. Болезни картофеля на Дальнем Востоке. Хабаровск.
- Альтергом В. Ф. 1937. Самоотравление растительной клетки при высоких температурах как результат необратимого хода биохимических процессов.— Труды ЦФР АН СССР, 1, вып. 2.
- Арнаутов В. В. 1940. О перedelке природы картофельного растения путем направленного воспитания.— Вестник с.-х. науки, Овощеводство и картофель, вып. 1. Огиз — Сельхозгиз.
- Балашов Л. Л., Мохов В. А. 1958. Об условиях культуры картофеля в центральном Казахстане.— Вестник с.-х. науки, вып. 7.
- Балашов Н. Н. 1939. Поздние летние посадки картофеля как мера борьбы с вырождением.— Ж. Социалистическое сельское хозяйство Узбекистана, № 2.
- Балашов Н. Н. 1952. О семеноводстве картофеля в Узбекистане.— Сад и огород, № 6.
- Балашов Н. Н. 1958. Влияние величины и формы клубней на урожай.— Картофель, № 2.

- Башкин Е. Л. 1952. К вопросу селекции семеноводства картофеля.— Труды ДВФАН СССР, 1. (Серия растениеводческая).
- Башкин Е. Л. 1958. О природе вырождения картофеля.— Картофель, № 1.
- Белова О. Д. 1951. Как предупредить развитие веретеновидности клубней картофеля.— Сад и огород, № 4.
- Белозерский А. Н., Проскураков Н. И. 1951. Практическое руководство по биохимии растений. Изд. Сов. наука.
- Березанский М. Я. 1951. Действие удобрений на породные качества картофеля.— Сад и огород, № 8.
- Бертон В. 1952. Картофель. ИЛ.
- Беседин А. Д. 1953. Изменение продуктивности и биологических свойств гибридов картофеля в зависимости от питания. Канд. дисс., НИИКХ, М.
- Бобкова Е. В. 1948. Эффективность прочистки посевов картофеля от вирусных болезней. Итоги науч. работы Горьковской опытной станции полеводства за 10 лет (1936—1946 гг.). Горький.
- Бондарев М. Т. 1938. Борьба с вырождением картофеля на юге СССР. Ростов-на-Дону.
- Бордукова М. В. 1952. Болезни и вредители картофеля и меры борьбы с ними.
- Боуден Ф. 1952. Вирусы и вирусные болезни растений. ИЛ.
- Браун Х. 1954. Вырождение картофеля. Сб. «Сельское хозяйство за рубежом», № 1.
- Будин К. З. 1958. Основы рациональной организации семеноводства картофеля в СССР.— Материалы конференции по семеноводству картофеля ВАСХНИЛ.
- Букасов С. М. 1937. Проблема долговечности сортов картофеля. Сб. «Теоретические основы селекции растений». Под ред. Н. И. Вавилова. Л.
- Букасов С. М. 1938. Вирусные болезни картофеля.— Ж. Социалистическая реконструкция сельск. хоз-ва, № 1.
- Букасов С. М. 1956. Новое в семеноводстве картофеля.— Бюлл. Всес. ин-та растениеводства, № 1, Л.
- Букасов С. М. 1958. Методы борьбы с вырождением и вирусными болезнями картофеля.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Воробьев И. П. 1958. Вырождение — бич картофелеводства.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Воронкевич И. В., Горленко С. В., Развязкина Г. М., Гедзь С. М. 1955. Летние посадки картофеля в Северной Буковине.— Сад и огород, № 5.
- Гаврилов Л. 1955. Летние посадки — основа семеноводства картофеля. Гос. изд. Молдавии. Кишинев.
- Генкель П. А. 1952. Крахмальная проба как один из методов диагностики засухоустойчивости растений.— Докл. АН СССР, 86, № 5.
- Генкель П. А. 1956. Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения (методические указания). Изд-во АН СССР.
- Генкель П. А. 1962. Физиология растений с основами микробиологии. 2-ое изд. М., Учпедгиз.
- Генкель П. А., Баданова К. А. 1959. Основные пути приспособления растений к неблагоприятным условиям существования. Сб. «Биологические ресурсы Дальнего Востока». Изд-во АН СССР.
- Генкель П. А., Марголина К. П. 1948. О причинах устойчивости суккулентов к высоким температурам.— Ботан. ж., 33, № 1.
- Генкель П. А., Марголина К. П. 1951. О вязкости протоплазмы и жароустойчивости вегетативных и генеративных органов у растений.— Докл. АН СССР, 76, № 4.
- Генкель П. А., Марголина К. П. 1952. Определение способности растений переносить обезвоживание.— Докл. АН СССР, 86, № 4.
- Головко Д. М. 1961. Влияние различных условий питания и листьев разных ярусов на урожай и семенные качества клубней картофеля. Корневое

питание в обмене веществ и продуктивности растений. (Тезисы докладов конференции 6—10 февраля 1961). Изд-во АН СССР.

- Гурмаза А. М. 1941. О влиянии температуры почвы на развитие и урожай картофеля, топинамбура и сахарной свеклы.— Советская ботаника, № 3.
- Гусев Н. А. 1959. Некоторые закономерности водного режима растений. Изд-во АН СССР.
- Демидович А. Ф. 1957. Особенности семеноводства картофеля в Татарской АССР.— Картофель, № 6.
- Дунины М. С. 1947. Как оздоровить картофель и удвоить его урожай. Изд. «Московск. рабочий».
- Ефейкин А. К. 1939. Опыт выращивания южного вырожденного картофеля в условиях средней полосы СССР.— Докл. АН СССР, 24, № 8.
- Ефейкин А. Ф. 1940. Восстановление южного вырожденного картофеля в условиях средней полосы СССР.— Советская ботаника, № 5—6.
- Иванов Л. А. 1918. О методе определения испарения растений в естественных условиях их произрастания.— Лесной ж., 48, № 1—2.
- Ильин В. Ф. 1940. Органо-минеральное удобрение под картофель.— Вестник с.-х. науки, вып. 1.
- Кадымова А. Б. 1951. Углеводный обмен при вырождении картофеля в условиях Азербайджана. Канд. дисс. Баку.
- Кадымова А. Б. 1955. Влияние сроков посадки на углеводный обмен у различных сортов картофеля.— Труды Ин-та ботаники АН Азерб. ССР, 19.
- Картофель. 1958. Монография н.-и. ин-та картофельного хозяйства. М.
- Каспарова С. И., Вартапетян С. М. 1948. Снятие депрессивного состояния картофеля под влиянием географического фактора.— Докл. АН СССР, новая серия, 60, № 9.
- Кирпиченко П. С. 1954. Сроки посадки и семенные качества картофеля. Научные тр. Украинского н.-и. ин-та овощеводства.
- Кирпиченко П. С. 1959. Агротехника и семеноводство картофеля на Ставрополье. Ставрополь.
- Комизерко Е. И., Рейфман В. Г. 1955. Летние посадки картофеля в Приморье.— Сообщ. ДВФАН СССР, вып. 7.
- Космакова В. Е., Грицун А. Т. 1955. Влияние глубокой вспашки на развитие корневой системы картофеля.— Сообщ. ДВФАН СССР, вып. 8.
- Космакова В. Е., Рейфман В. Г. 1958. К вопросу о вырождении картофеля. Сб. «Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока», вып. 2. Владивосток.
- Кружилин А. С. 1939. Борьба с вырождением картофеля на юго-востоке.— Соц. зерновое хозяйство, № 1.
- Крутиков А. Г. 1954. Летние посадки картофеля. Сб. научных трудов Ивановского с.-х. ин-та, вып. 12.
- Крючкова А. Ф. 1956. Влияние приемов агротехники на урожай и семенные качества картофеля.— Труды Ташкентск. с.-х. ин-та, вып. 7.
- Курсанов А. Л. 1938. Определение неорганического фосфата, фитина, гексодифосфата, гексомонофосфата и глицериново-фосфорной кислоты при их совместном присутствии.— Биохимия, 3, вып. 4.
- Леонтьева Ю. А. 1955. Роль экологических условий в развитии вирусных болезней картофеля.— Изв. Куйбышевск. мелнират. ин-та, 11.
- Линник Г. Н. 1955. О причинах вырождения картофеля.— Ботан. ж., 40, № 4.
- Линь Чуань-гуан. 1956. Мицуринская биология и проблема вырождения картофеля в Китае.— Кэсюе Тунбао, № 4 (кит.).
- Линь Чуань-гуан. 1956а. Пути борьбы с вырождением картофеля.— Нун-е кэсюэ тунсюнь, № 7 (кит.).
- Лорх А. Г. 1946. Биология картофеля и управление его ростом и развитием.— Докл. Сельхозхоз. акад. им. Тимирязева.
- Лорх А. Г. 1948. Динамика накопления урожая картофеля. Сельхозгиз. М.
- Лысенко Т. Д. 1949. Агробиология. Сельхозгиз.
- Лысенко Т. Д. 1952. Стадийное развитие растений. М.

- Максимов Н. А. 1952. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. I, Изд-во АН СССР.
- Максимов Н. А., Петин Н. С. 1948. Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра.— Докл. АН СССР, 62, № 14.
- Максимович М. М. 1940. Новые методы селекционной работы с картофелем.— Вестник с.-х. науки. Овощеводство и картофель, вып. 1.
- Максимович М. М. 1951. Семеноводство картофеля. Сельхозгиз.
- Матусевич Г. И. 1958. Об оценке качества семенного картофеля.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Мейер А. А. 1958. Некоторые результаты работ по изучению методов борьбы с болезнями вырождения картофеля в Башкирской АССР. Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Мордвинцев А. И. 1937. Новые возможности в борьбе с вирусными болезнями картофеля.— Селекция и семеноводство, № 10.
- Ничипорович А. А. 1926. О потере воды срезанными листьями в процессе завядания.— Опытная агрономия юго-востока, 3, вып. 1.
- Новиков Ф. А. 1940. Влияние внешних условий на семенные качества клубней картофеля.— Вестник с.-х. науки. Овощеводство и картофель, вып. 1.
- Нурмисте Б. Х. 1956. О вырождении некоторых межвидовых вегетативных гибридов картофеля.— Агробиология, № 5 (101).
- Онищенко А. И. 1952. К вопросу об устойчивости картофеля к высоким температурам.— Докл. АН СССР, 83, № 2.
- Осипов К. И. 1955. Летние посадки картофеля. Пенза.
- Ордян С. О. 1959. Биологическая и морфологическая изменчивость сорта.— Картофель, № 1.
- Пармантье. 1786. Лекции, прочитанные в Королевском сельскохозяйственном обществе. (Цит. по Уайтхеду с соавт., 1955).
- Портянко В. Ф. 1949. Влияние аэрации почвы и питания на развитие картофеля, пораженного болезнями вырождения.— Докл. АН СССР, новая серия, 66, № 5.
- Ракитин Ю. В., Шумова П. М. 1938. К вопросу об южном вырождении картофеля.— Докл. АН СССР, 20, № 2—3.
- Рожалин Л. В. 1947. Исследования вырождения семенного картофеля. Научный отчет НИИКХ за 1941—1944 гг., Сельхозгиз.
- Рожалин Л. В. 1958. Агротехника семенного картофеля.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Рожалин Л. В., Белова О. Д. 1948. К вопросу о готике или веретеновидности картофеля.— Агробиология, № 6.
- Рожалин Л. В., Белова О. Д., Филиппов Д. И. 1954. О выращивании высококачественного семенного картофеля в условиях нечерноземной зоны.— Агробиология, № 3.
- Рубин Б. А. 1949. Обмен веществ в растительном организме и внешняя среда.— Агробиология, № 2.
- Рубин Б. А. 1953. Некоторые вопросы акклиматизации растений.— Успехи современной биологии, 36, вып. 1(4).
- Рубин Б. А., Соколова В. Е. 1946. Температурные кривые синтеза крахмала в картофеле в связи с ходом развития растения.— Докл. АН СССР, 4, № 4.
- Руденко А. И. 1957. Картофель.— Географ. сборник, т. 9, Л.
- Руденко А. И. 1958. Меры борьбы с климатическим типом вырождения.— Картофель, № 5.
- Рыжков В. Л. 1941. Природа фильтрующихся вирусов и проблема их «физиологии». Вирусные болезни растений и меры борьбы с ними (Труды совещания по вирусным болезням). Изд-во АН СССР.
- Рыжков В. Л. 1946. Фитопатогенные вирусы. Изд-во АН СССР, М.— Л.
- Рыжков В. Л. 1946. Обмен веществ при вирусных болезнях растений.— Докл. Всес. совещания по фитологии растений, вып. 1.

- Сатарова Н. А. 1956. Физиология растений картофеля при посадке свежесобранными клубнями. Изд-во АН СССР.
- Рыжков В. Л. 1947. Тридцать лет изучения вирусных болезней в СССР.— Микробиология, 16, вып. 5.
- Сисакян Н. М. 1940. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. Изд-во АН СССР.
- Сказкин Ф. Д., Ловчиновская Е. И., Красносельская Т. А., Миллер М. С. 1953. Практикум по физиологии растений. Сов. наука.
- Соколов И. Ф. 1958. Сухие ветры как особенность климата лесостепного ландшафта Приханкайской равнины.— Материалы по физической географии юга Дальнего Востока. Изд-во АН СССР.
- Соколова В. Е. 1949. Ферментативные превращения углеводов в картофеле и их зависимость от температурного фактора. Сб. «Биохимия плодов и овощей». Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Солодовников Ф. С. 1950. О селекции, семеноводстве, агротехнике картофеля и овощных культур. Сб. научных трудов, Алма-Ата.
- Старостин Е. А. 1947. Картофель на Дальнем Востоке. Дальгиз.
- Сухов К. С. 1954. Грибные, вирусные и бактериальные болезни картофеля. М.
- Сухов К. С., Вовк А. М. 1947. Зависимость репродукции вируса табачной мозаики от синтетической активности протеаз растения-хозяина.— Докл. АН СССР, 57, № 625.
- Тейхман-Вильмош. 1958. Положение исследований по селекции, выращиванию семян и по борьбе с вредителями картофеля в Венгрии.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Терещенко А. И. 1954. Меры борьбы с готикой картофеля в условиях Полесья Украины.— Труды Всес. ин-та спиртовой промышленности, вып. 4.
- Уайтхед Т., Мак-Интош Г., Финдлей У. 1955. Картофель. ИЛ.
- Усырев И. П. 1939. Борьба с вырождением картофеля при помощи мульчирования в условиях юга СССР.— Труды Таганрогск. ин-та механизации соц. сельск. хоз-ва, вып. 2.
- Фаворов А. М. 1958. Вырождение картофеля и меры борьбы с ним.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Фаворов А. М., Котов А. Ф. 1952. Летняя посадка картофеля. Сельхозгиз.
- Фаворов А. М., Рожалин Л. В. 1957. Приоритет советской науки в преодолении вырождения картофеля.— Картофель, № 5.
- Филимонов А. А. 1947. Влияние почвенных условий на семенные качества картофеля. Научный отчет НИИКХ за 1941—1944 гг., Сельхозгиз.
- Фомюк М. К. 1953. Влияние разных температур и влажности почвы на болезни вырождения картофеля.— Научн. труды ин-та энтомологии и фитопатологии. Т. IV. Борьба с болезнями сельскохозяйственных культур. Киев.
- Фомюк М. К. 1953а. Поражаемость картофеля готикой в зависимости от условий питания.— Агробиология, № 2.
- Хатунцев Н. А. 1934. Влияние температуры воздуха и почвы на клубнеобразование и рост картофеля.— Селекция и семеноводство, № 1.
- Хэ Чжи-оу, Жень Шу-фын. 1957. Предварительные наблюдения за явлениями вырождения картофеля.— Чжибин чжиинши, 1, вып. 1 (кит.).
- Цубербиллер Е. А. 1957. Влияние агрометеорологических условий на вырождение картофеля.— Картофель, № 6.
- Чайлахян М. Х. 1958. Основные закономерности онтогенеза высших растений. М.
- Чесноков Н. С. 1958. Причины вырождения картофеля на юге и меры борьбы с ним.— Материалы конференции по семеноводству картофеля. ВАСХНИЛ.
- Чесноков Н. С., Михайлова В. Н. 1948. Качественные различия почек клубней картофеля.— Агробиология, № 4.
- Чесноков П. Г. 1958. Влияние условий внешней среды на проявление вирусного вырождения картофеля при возделывании в нечерноземной зоне СССР.— Труды по прикл. бот., генетике и селекции, 33, вып. 1. Л.

- Шкварников П. К. 1952. Способы получения двух урожаев картофеля в год в Крыму. В кн.: «За изобилие», из опыта работы передовиков сельск. хоз-ва Крымской обл. Симферополь.
- Berkner F. 1935. Der Einfluss Kalidüngungen auf das Fruchtenbild, Abbauescheinungen, sowie die Nährstoffaufnahme und die späten Erträge der Kartoffelpflanze.— *Landw.*, 81, № 3. Berlin.
- Berkner F. 1936. Ein weiter Beitrag zur Frage des Aufbauproblems der Kartoffel.— *Pflanzenbau*, 12, № 7.
- Buschnell L. 1955. Exploratory study of the rate of oxygen consumption by potato roots.— *Amer. Potato J.*, 33, № 7.
- Gutrie J. W., Fulton R. W. 1954. Virus-like particles in *Solanum tuberosum*.— *Phytopathology*, 44, № 8.
- Klinkowski M. 1958. Pflanzliche Virologie. Bd. II. Die Virosen des europäischen Raumes. Berlin, Akademieverlag.
- Kassanis B. 1950. Heat inactivation of leaf roll virus in potato tubers.— *Ann. Appl. Biol.*, 37, № 3.
- Kozłowska A. 1957. Wpływ czynników klimatycznych na rozwój chorób wirusowych ziemniaka.— *Roczn. Nauk rolniczych*, D. 78.
- Laidlaw P. P. 1938. Virus diseases and viruses. Cambridge.
- Merkenschläger F. 1930. Zur Diagnose und Prognose des Pflanzenwertes.— *Kartoffelbau*, 10.
- Merkenschläger F. 1930a. Zur Biologie und Ökologie der Kartoffel. I. Geographie und Ökologie der Kartoffel. Arbeiten aus der Biologischen Reichsanstalt für Land- und Forstwirtschaft, 17, № 3. Berlin—Dahlem.
- Morstatt M. 1925. Entartung, Altersschwäche und Abbau bei Kulturpflanzen insbesondere der Kartoffel.— *Naturwiss. und Landw.*, 7, Freising—München.
- Roberts R. H. 1943. The rôle of night temperature in plant performance.— *Science*, 98, № 42.
- Tuke T. 1800. General view of the agriculture of the North Riding of Yorkshire. London.
- Schröder. 1954. Verseichstätigkeit für die pflanzguterteugung.— *Kartoffelbau*, 5, № 2.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
И. Ф. Беликов. Распределение продуктов ассимиляции у сои в онтогенезе	5
П. А. Генкель, В. Г. Рейфман, Е. Г. Лебедева, В. Е. Космакова. О вырождении картофеля в Приморском крае	62

Физиология сои и картофеля на Дальнем Востоке

*Утверждено к печати
Дальневосточным филиалом им. В. Л. Комарова
Сибирского отделения Академии наук СССР*

Редактор Издательства *Н. Д. Пронина*
Технический редактор *Л. А. Сушкова*
Корректор *В. Т. Макаров*

РИСО АН СССР № 73—137В. Сдано в набор 26/III 1963 г.
Подписано к печати 24/VI 1963 г. Формат 60×90^{1/16}.
Печ. л. 8,5. Уч.-издат. л. 8,5 Тираж 1100 экз. Т-06989

Цена 60 коп.

Издательство Академии наук СССР.
Москва, К-62, Подсосенский пер., 21.

2-я типография Издательства АН СССР
Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

Опечатка

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
114	Табл. 21	выше 5°	выше 25°

Физиология сон и картофеля