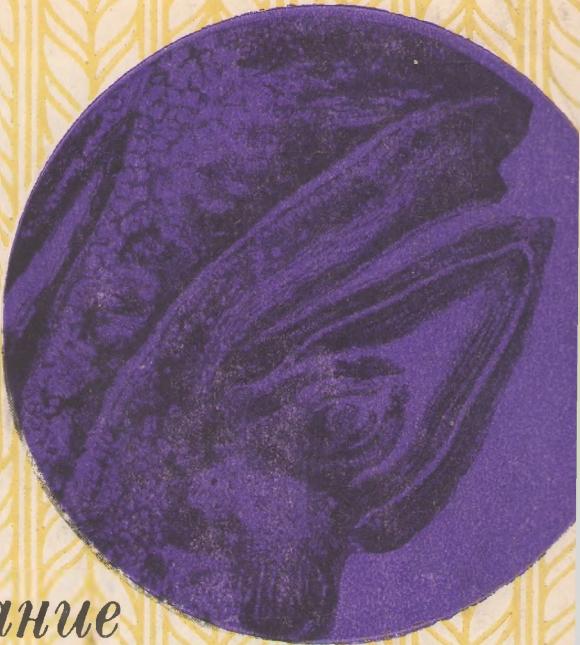


Г. М. ДОБРЫНИН

*Рост
и формирование
хлебных
и кормовых
злаков*



Г. М. ДОБРЫНИН

доктор с.-х. наук

*Рост
и формирование
хлебных
и кормовых
злаков*



Издательство «Колос» Ленинград 1969

В книге на основании многолетних исследований автора подробно рассмотрен по фазам развития ход роста и формирования надземных органов и корней злаков. Приведенные в ней данные исследований по анатомии, морфологии и другим разделам биологии позволяют более обоснованно решать вопросы агротехники. Помещенные в книге оригинальные рисунки придают ей большую наглядность и убедительность.

Отличительной чертой книги является то, что результаты теоретических исследований изложены в ней в связи с особенностями агротехники злаковых культур, благодаря чему, наряду с теоретическим, книга представляет практический интерес.

Рассчитана книга на научных работников, агрономов, селекционеров и биологов.

Замечания и отзывы о книге просим направлять по адресу: Ленинград, Д-186, Невский пр., 28, отделение издательства «Колос».

ВВЕДЕНИЕ

В Директивах XXIII съезда КПСС по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1966—1970 гг. сказано: «Главное внимание колхозов и совхозов, партийных, советских, плановых и сельскохозяйственных органов сосредоточить на решении двух важнейших взаимосвязанных задач — на увеличении производства зерна и продуктов животноводства».

Успешное выполнение решений XXIII съезда КПСС по увеличению производства зерна и кормов в колхозах и совхозах в значительной мере зависит от агрономов, руководителей хозяйств, для которых знание особенностей роста и формирования хлебных и кормовых злаков имеет важное значение.

Велика и ответственна роль науки в выполнении этих решений. Изучение закономерностей роста и развития злаков позволяет создавать высокоурожайные сорта, научно обосновывать новые и существующие приемы агротехники для выращивания высокого урожая той или иной культуры.

Настоящая книга посвящена исследованию роста и формирования злаков — от прорастания до созревания зерновок.

В первой части, включающей шесть глав, подробно рассматривается ход роста и формирования надземных органов злака. Морфогенез органов плодоношения у злаков изучен довольно обстоятельно, тогда как морфогенез стеблей, листьев и корней — очень незначительно, поэтому в книге в первую очередь сосредоточено внимание на исследовании роста и формирования вегетативных органов хлебных и кормовых злаков.

В главе I рассматривается строение зародыша зерновки, являющегося зачатком будущего растения.

Отдельные авторы характеризуют сложный процесс всхода злаков лишь в общих чертах. Поэтому в книге подробно рассмотрены процесс всхода, роль воды, поступающей в проросток из почвы; биологическая роль питательных веществ зерновки во время всхода злака; роль колеоптиле зародыша в процессе всхода (глава II).

Побегообразование, в том числе кущение у злаков, рассмотрены в главе III. Здесь показаны роль узла кущения в жизни злака, биологическая сущность кущения, зависимость будущего урожая от приемов агротехники и условий среды уже в этой сравнительно ранней фазе развития злака.

Особенности роста и формирования ряда злаков в фазах выхода в трубку — колошения (глава IV) и в фазах колошения — созревания зерна (глава V) рассматриваются в связи с деятельностью верхушечной и интеркалярной меристем, т. е. образовательных тканей растения. Из верхушечной меристемы — из конуса нарастания стебля формируются ткани стебля, листья и, наконец, соцветие. Благодаря интеркалярной меристеме растут стебель, листья, соцветие злака. Следовательно, у злаков побег формируется в результате взаимодействия этих двух меристем. Без изучения их деятельности нельзя понять некоторые особенности в жизни злаков. В книге обосновывается, что без влагалищ листьев невозможны фазы выхода в трубку, колошения, цветения и созревания зерна. В главе V, кроме того, рассмотрен вопрос о продуктивном стеблестое, показана способность боковых побегов обеспечивать созревание зерна одновременно с созреванием его на главном (материнском) побеге, в результате чего значительно повышается урожай с единицы площади.

В главе VI рассматриваются закономерности в формировании побега у однолетних (пшеница яровая, рожь озимая, овес посевной) и многолетних (овсяница луговая, полевица белая, мятылик луговой) злаков. Здесь же показана зависимость продуктивности пшеницы, овса, кукурузы от качества посевного материала, глубины заделки зерновок в почву и ухода за посевами злаков. Объяснено, почему раннеспельные сорта злаков отличаются низкорослостью и меньшей продуктивностью.

Большое внимание уделяется в книге корням и корневым системам злаков. Этому вопросу посвящена вторая часть книги. В целях лучшего понимания роли отдельных корней в жизни злаков и учета их особенностей при разработке приемов агротехники, а также в селекционной работе, в книге представлены схемы фактического расположения в почве корней у пшеницы, кукурузы, овса (глава VII).

Рост зародышевых корней и формирование из них первичной (зародышевой) корневой системы (глава VIII), а также рост придаточных корней и формирование вторичной (узловой) корневой системы (глава IX) рассмотрены у кукурузы и овса в процессе их роста в течение вегетации.

Последняя, глава X посвящена характеристике роли корней различных корневых систем в жизни злака, в создании урожая у яровой пшеницы, озимой ржи, овса, кукурузы, тимофеевки луговой, райграса высокого.

Часть первая

**РОСТ
И ФОРМИРОВАНИЕ
НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ
У ЗЛАКОВ**

ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ФОРМИРОВАНИЯ ЗЛАКА В ФАЗЕ ПРОРОСТКА

СТРОЕНИЕ ЗАРОДЫША

Как известно, в зерновке злака различают зародыш, эндосперм и оболочки. Зародыш — зачаток будущего растения. Поэтому изучение побега следует начинать именно с изучения анатомо-морфологического строения зародыша зрелой зерновки.

Начиная с Мальпиги (M. Malpighi, 1675), впервые описавшего зародыши пшеницы и овса (рис. 1, 2), целый ряд авторов посвятил свои работы изучению зерновок злаков. Но эти исследования часто носили только описательный характер. Экспериментальные исследования по изучению процесса формирования зародышей пшеницы и ряда других злаков впервые выполнены М. С. Яковлевым (1946, 1950), им представлена детальная схема расположения основных органов зародыша пшеницы и проваскулярной (зачатков проводящей) мерицемы в трех различных плоскостях — в спинно-брюшной, брюшной и поперечной.

Относительно строения зародыша злаков в литературе не существует единого взгляда. Противоречивые мнения высказывались по поводу, во-первых, наличия стебелька в зародыше зерновки, во-вторых, количества зачатков листьев в почке зародыша, в-третьих, формы колеоптиле и, в-четвертых, относительно количества сформировавшихся корешков в зародыше.

Поэтому без новых анатомо-морфологических исследований нельзя ясно представить зачатки зародыща, из которых вырастает взрослое растение; нельзя выяснить приспособленность зародыща злака развиваться в продуктивное растение в полевых условиях.

По нашим данным (1956, 1958, 1958а, 1960а), в зародыше зрелой зерновки находятся зачатки основных вегетативных органов будущего растения (рис. 3). В нижней части снимка зародыща хлебных злаков видны зачатки первого (главного) и зародышевых придаточных корней. Придаточные корни развились из меристемы зародышевого стебелька, и каждый из них прикрыт колеоризой. В верхней части зародыща сформирована почка — зачаток главного надземного побега. Эта почка состоит из верхней части зародышевого стебелька с его конусом нарастания и зачатков первых листьев; колеоптиле, как защитный чехол, прикрывает собой почку зародыща. На границе с эндоспермом зерновки располагается щиток зародыща.

Рассмотрим анатомо-морфологическое строение основных органов зародыща более подробно.

Щиток. Как уже говорилось, зародыш зерновки своим щитком примыкает к эндосперму, к его слою сжатых клеток толщиной (у овса и пшеницы яровой) около 0,01—0,014 мм.

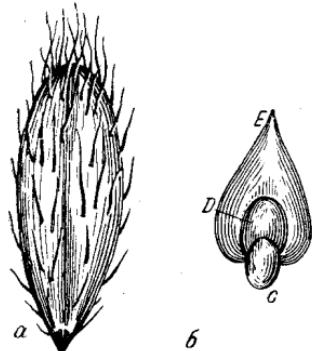


Рис. 1. Часть зерновки (а) и зародыща (б) овса по М. Мальпиги.
С — корень, D — почка, Е — щиток.

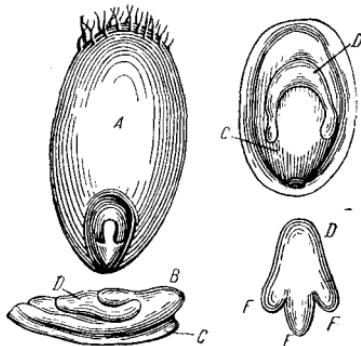


Рис. 2. Зерновка (А) и зародыши (справа и внизу) пшеницы по М. Мальпиги.
Части отпрепарированного зародыща: С — щиток, D — почка, Е — зачатки корней.

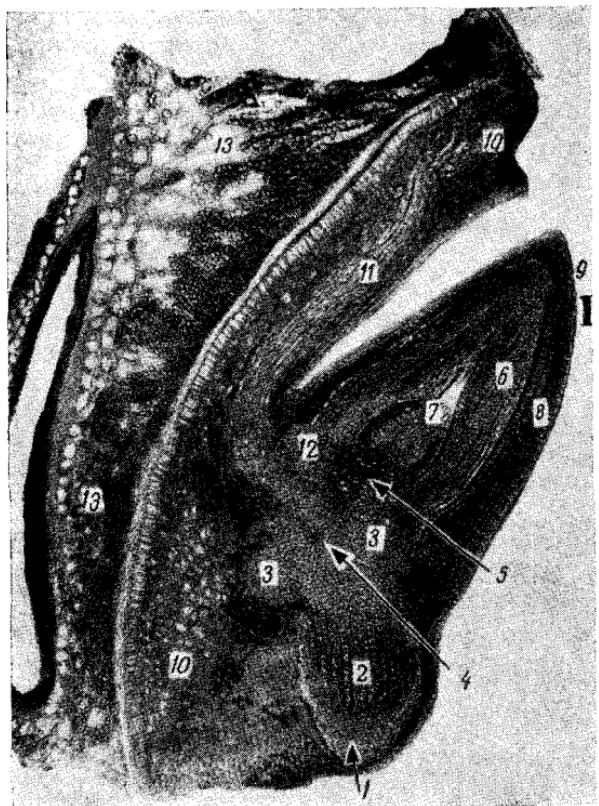


Рис. 3. Зародыш зерновки пшеницы озимой при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 40$).

1 — колеоптила, 2 — зародыш первого (главного) корня, 3 — зародышевые придаточные корни, 4 — нижняя часть зародышевого стебелька с развивающимися из него зародышевыми придаточными корнями, 5 — верхняя часть зародышевого стебелька с конусом нарастания, 6 — зародышевые пластинки 1-го листа, 7 — зародышевые пластинки 2-го листа, 8 — колеоптила, 9 — черта, соответствующая длине щели и расположенная рядом с местом щели в стенке колеоптила, 10 — щиток зародыша, 11 — зародышевый проводящий пучок в ткани щитка зародыша, 12 — почка в пазухе колеоптила — зародыш бокового побега, 13 — эндосперм.



Рис. 4. Часть щитка и колеоптила зародыша зерновки овса посевного при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости в зоне зародыша проводящего пучка щитка ($\times 160$).

Щиток выполняет роль органа, высасывающего питательные вещества из эндосперма и направляющего их в зоны роста зародыша основных вегетативных органов будущего растения — вначале в зародыш, а затем к проростку. Морфологическая структура щитка неоднородна и хорошо видна на продольном (рис. 4) и поперечном срезах (рис. 5 и 6) щитка овса. Эпителиальные клетки принято считать (J. Sachs, 1862) удлиненными. Это утверждение не всегда правильно. Эпителиальные клетки щитка имеют различную форму в зависимости от места их расположения. При продольном или поперечном разрезах щитка в зоне почки зародыша или вне ее (рис. 4) эпителиальные клетки тонкие, вытянутые (отношение длины к ширине, 3:1 и 4:1); при поперечном разрезе щитка по основанию почки зародыша (рис. 6) это отношение уменьшается (1:1 и 1:1,6).

При общей толщине щитка 0,33 мм слой эпителиальных клеток в поперечном разрезе имеет толщину 0,021 мм (6,4%), паренхима щитка (слой клеток между эпителиальными клетками и зародышем проводящего пучка) — 0,064 (19,6%), зародышем проводящего пучка — 0,129 (39%) и паренхима щитка — 0,116 мм (35%).

Обращает на себя внимание то, что эпителиальные клетки по-разному примыкают к соседним клеткам щитка. При продольном разрезе видно, что группы из 3—4 эпителиальных клеток своими концами упираются в одну крупную клетку щитка (см. рис. 4).

Иная картина их сочленения наблюдается на поперечных разрезах щитка (см. рис. 6), где поперечники эпителиальных и соседних с ними клеток почти одинаковы.

О площади отдельных клеток, расположенных в различных частях щитка зародыша, можно судить по следующим данным: эпителиальные — 0,0022 мм^2 , клетки паренхимы щитка, расположенные близ эпителиальных, — 0,0045 мм^2 .

Зародыш проводящего пучка в щитке овса на поперечном разрезе имеет форму немного сплюснутого круга с диаметром от 0,129 до 0,143 мм (см. рис. 6), причем в пучке насчитывается до 120 проводящих зародышей. Площадь одного зародыша в поперечном разрезе составляет около 0,018 мм^2 . Площадь одной клетки около 0,00015 мм^2 (почти в 15 раз меньше эпителиальной клетки).

Части проводящего пучка в щитке зародыша дифференцированы неодинаково. Если проследить дифференциацию пучка в ишеницы яровой (рис. 7) или у овса (см. рис. 4), то можно

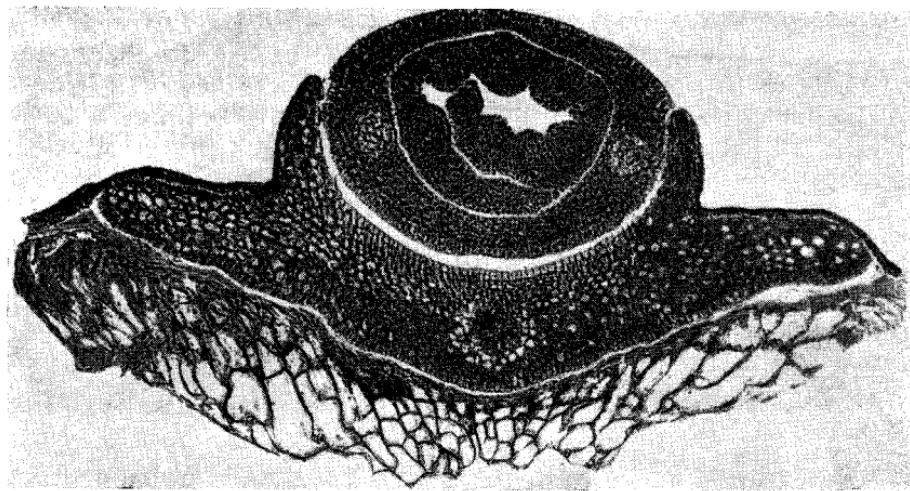


Рис. 5. Часть зародыши и эндосперма зерновки овса посевного при поперечном разрезе в зоне почки ($\times 40$).

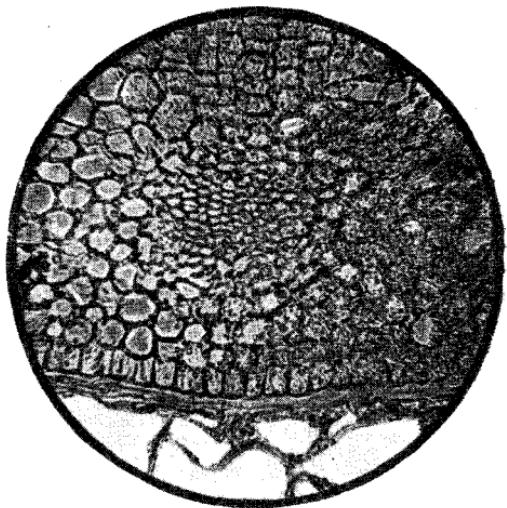


Рис. 6. Часть щитка зародыши и эндосперма зерновки овса посевного при поперечном разрезе по линии основания почки ($\times 140$).

заметить в удаленной от эндосперма части уже сформировавшиеся спиральные сосуды. В верхней половине щитка зародыша зерновки пшеницы весь проводящий пучок, плавно изогнувшись, изменяет свое направление в сторону эпителиальных клеток. Заметим, что выше других по щитку прослеживаются именно эти спиральные сосуды. К их концам примыкает цепь клеток, доходящая почти до эпителиальных клеток. Мы связываем эту морфологическую особенность в строении зародыша проводящего пучка, его прямую связь с эндоспермом у верхушки щитка с необходимостью обеспечивать зародыш питательными веществами в начале его прорастания.

Главная почка. В зародыше пшеницы находятся две почки: главная, являющаяся зачатком главного побега, и боковая (в пазухе колеоптиле), из которой в будущем может развиться первый боковой побег (рис. 8).

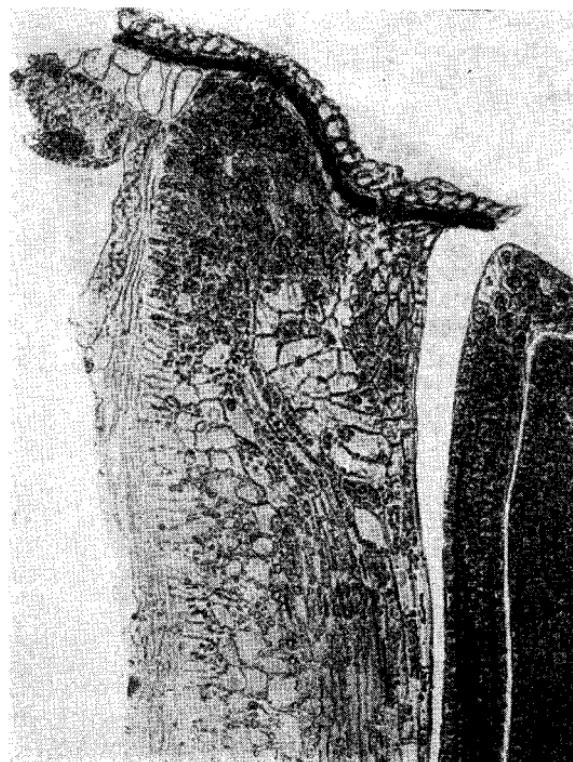


Рис. 7. Верхняя часть щитка зародыша зерновки пшеницы яровой при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 110$).

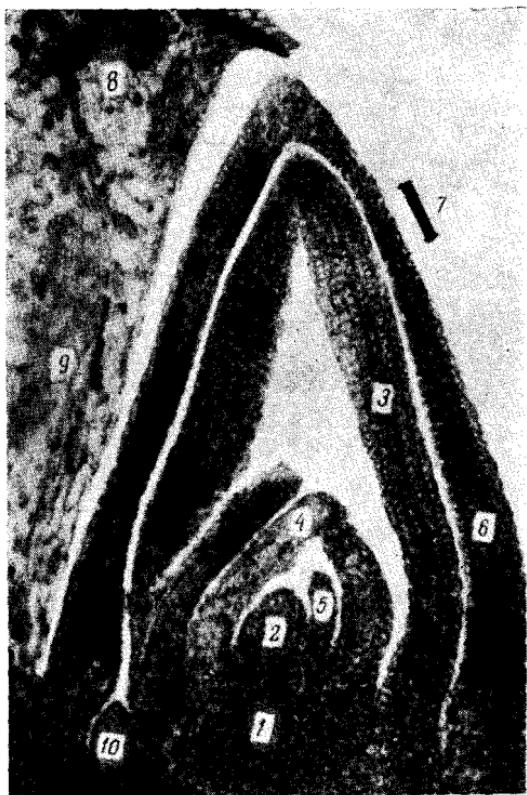


Рис. 8. Главная и боковая почки зародыши зерновки пшеницы озимой ($\times 82$).

1 — верхняя часть зародышевого стебелька с конусом нарастания, 2 — верхушка конуса нарастания, 3 — зачаток пластинки 1-го листа, 4 — зачаток пластинки 2-го листа, 5 — зачаток пластинки 3-го листа, 6 — колеоптиле, 7 — черта, соответствующая длине щели и расположенная рядом с местом щели в стенке колеоптиле, 8 — щиток, 9 — зачаток проводящего пучка в ткани щитка зародыша, 10 — боковая почка в пазухе колеоптиле.

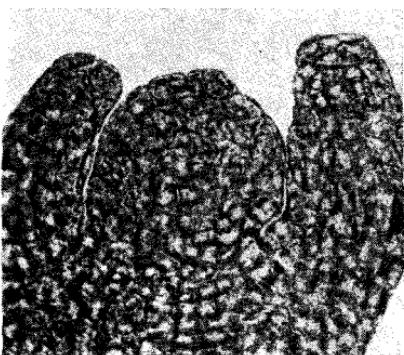


Рис. 9. Часть конуса нарастания стебелька зародыши зерновки овса посевного при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 300$).

Исследования главной почки зародыши позволили доказать правильность выводов тех исследователей, которые признают наличие в ней зачаточного зародышевого стебелька. Что можно привести в доказательство существования зачаточного стебелька в зародыше зерновки?

Общепризнано, что в главной почке зародыши есть зачатки листьев. Эти зачатки образованы конусом нарастания стебелька в результате деления его клеток. Следовательно, все зачатки листьев в почке зародыши зерновки сформированы из мери-стемы стебелька и расположены на зародышевом стебельке. Этот стебелек в зародыше зерновки пока еще слабо дифференцирован. Но так как листья появляются позднее, то и степень их дифференциации, очевидно, не выше, чем у зародышевого стебелька.

Таким образом, главная почка зародыши состоит из верхней части зародышевого стебелька с его конусом нарастания и зачатков первых 2—4 листьев (в почке зародыши кукурузы насчитывается 5—7 зачатков листьев).

Зародышевый стебелек. Зародышевый стебелек является осевым органом зародыши. Длина этого стебелька у овса равна 0,5—0,7 мм, у пшеницы еще короче (рис. 3). Он завершается точкой роста (рис. 8), поперечник которой около 0,1—0,13 мм.

Понятие «точка роста стебля, или поверхность произрастания» было введено в литературу в 1759 г. Вольфом (C. F. Wolff, 1759). Однако еще Мальпиги указывал, что листья возникают на верхушке стебля, как боковые выросты оси.

Конус нарастания зародышевого стебелька включает в себя, по нашему мнению, не только точку роста — самую верхушку стебелька, но и зону ниже ее, из которой формируются зачатки первых листьев (рис. 8 и 9).

Зачатки первых листьев. Противоречивые мнения авторов о числе зачатков листьев в зародыше зерновки возникли, вероятно, из различных представлений об их расположении в почке. В. Штреккер (1931), например, считает, что листья в почке зародыши прикрывают друг друга наподобие колпачков.

По мнению Р. Ю. Рожевица, (1937), листья накрывают частично один другого, как черепица на крыше, т. е. листья расположены наклонно друг к другу и опираются своей нижней частью на верхушку нижнего.

Данные наших исследований опровергают прежде всего мнение о «черепичатом» расположении листьев в почках зароды-

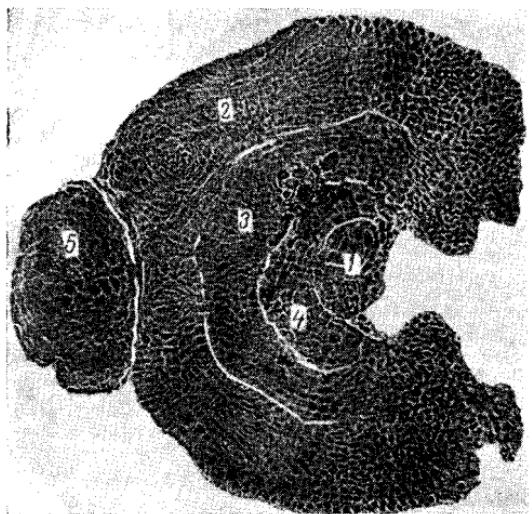


Рис. 10. Зачатки первых листьев в почке зародыша зерновки пшеницы озимой при поперечном разрезе ($\times 110$).

1 — верхушка конуса нарастания, 2 — зачаток пластиинки 1-го листа, 3 — зачаток пластиинки 2-го листа, 4 — зачаток пластиинки 3-го листа, 5 — боковая почка в пазухе колеоптиле.

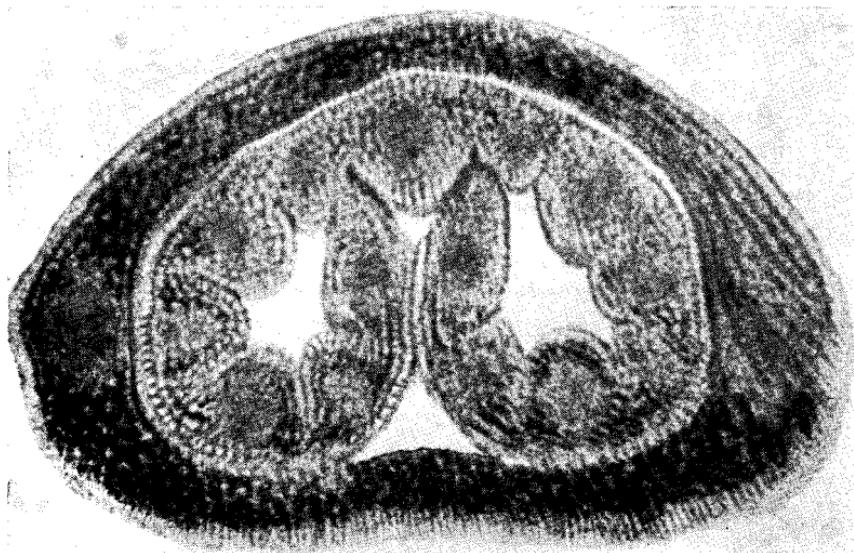
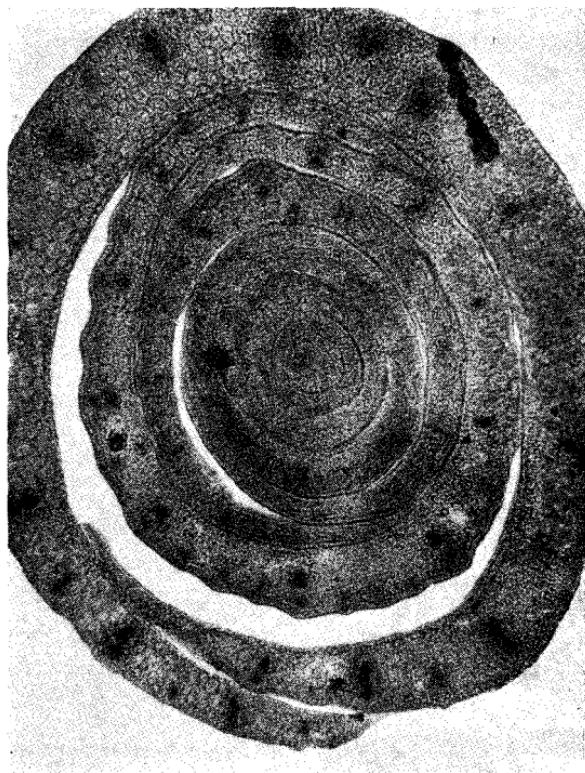


Рис. 11. Первый лист в почке зародыша зерновки ржи озимой при поперечном разрезе ($\times 100$).

Рис. 12. Листья побега кукурузы при поперечном разрезе в период всхода ($\times 45$).



шней зерновок ржи озимой и пшеницы озимой. На рис. 10 видно, что зачатки листьев овальной формы плотно прижаты друг к другу. В центре находится верхушка стебелька — конус нарастания зародыша.

Если поперечный срез зародыша пшеницы озимой выполнить приблизительно на половине высоты почки зародыша (рис. 11), то в нем будет лишь первый лист (см. рис. 5). Таким образом, не подтверждается и представление о «колпачковом» расположении зачатков листьев в почке зародыша. В действительности листья злака в почке свернуты или сложены в типичную для данного вида злака форму.

Число листьев в почке зародыша зерновки тоже не одинаково у разных видов. Обычно их 3 у ржи озимой и пшеницы озимой (рис. 10), 2 у овса посевного и 5—7 у кукурузы (рис. 12).

Наиболее дифференцированным является первый лист почки зародыша.

Колеоптиле. До сих пор остается спорным вопрос о природе колеоптиле. Для нас важно прежде всего выяснить назначение и строение колеоптиле.

За основу нами взяты данные исследований М. С. Яковлева (1937, 1950), согласно которым функция колеоптиле — функция защитного чехла (рис. 3 и 13), прикрывающего почку зародыша зерновки. Защищая почку зародыша от повреждения при хранении зерна и в особенности в периоды прорастания зерновки и всхода, колеоптиле должен быть морфологически приспособлен к выполнению этих функций. Этим функции колеоптиле не исчерпываются (Г. М. Добрынин, 1958а, 1960а). После того как первый лист достигнет поверхности почвы, он должен выйти из-под покрова колеоптиле. По этим причинам колеоптиле не может быть замкнутым наглухо. Жизненность и продуктивность нового растения зависят еще от двух функций колеоптиле: первая — предохранение от гибели всходящего листа при заморозках до -2° (В. Ф. Портянко, 1961) и вторая — останавливание у ряда злаков подъема конуса нарастания зародыша зерновки и тем самым регулирование глубины заложения узла кущения

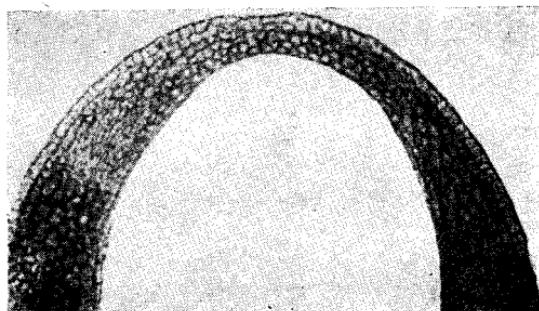
(Н. С. Schellenberg, 1902).

Как видим, функции колеоптиле многообразны. Вот почему нельзя признать исчерпывающими представления Е. Леманна и Ф. Айхеле (1936) о функциях колеоптиле. Указанные авторы, учитывая исследования Тигема (Tieghem Van, 1873), Матлаковны (Matlakowna, 1913) и других, считают, что функция колеоп-



Рис. 13. Часть зародыша зерновки овса посевного при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 80$).

14. Верхняя часть колеоптиле зародыша и посевного при прошлом разрезе в брюшной плоскости ($\times 84$).



ие становится ясной при всходе проростков. Колеоптиле не только служит для защиты почки, но благодаря своей конусообразной форме легко преодолевает сопротивление почвы.

В литературе отсутствует подробная анатомическая характеристика особенностей структуры колеоптиле, что объясняется, видимому, некоторой недооценкой роли колеоптиле в жизни растения.

Форма колеоптиле и толщина его стенок. Вопреки существующим мнениям, возникшим около ста лет назад (Tieghem Van, 73), колеоптиле имеет не цилиндрическую и не конусовидную форму, а форму клина с овальным основанием (рис. 5, 13 и 14). Соотношение большой и малой оси овала у пшеницы и овса равно 1,45 (см. рис. 5).

Клинообразная верхушка наилучшим образом соответствует назначению колеоптиле, когда в период всхода проростка с ее помощью раздвигаются частички почвы. Угол клина, образованного боковыми стенками колеоптиле у пшеницы и овса, составляет около 75° (рис. 8, 13 и 15).

Наибольшего внимания заслуживает толщина стенок колеоптиле. Они должны быть не только прочными, но и иметь гдеквоздное отверстие, служащее для свободного газообмена и выхода первого листа из-под покрова колеоптиле. Стенки колеоптиле имеют различную толщину и в них насчитывается от 3 до 10 слоев клеток. В верхушке колеоптиле — 5 слоев толщиной у пшеницы озимой и овса 0,080—0,090 мм. Наиболее тонкий участок клеток (3 слоя) находится на удаленной от щитка части колеоптиле. Здесь их толщина у пшеницы около 0,035 мм (рис. 8 и 15), а у овса — 0,045 мм. Наибольшую толщину имеет колеоптиле в тех местах, где в его стенке проходит проводящий пучок (см. рис. 5).

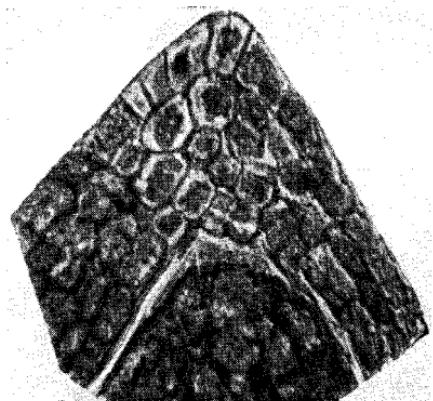


Рис. 15. Верхушки колеоптиле и пластинки первого листа зародыша зерновки пшеницы озимой при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 600$).

Уже Мак-Колл (M. A. McColl, 1934) установил, что толщина стенок колеоптиле зародыша пшеницы неодинакова. Любопытно, что как на его, так и на наших рисунках в удаленной от щитка стенке колеоптиле можно видеть 3 ряда клеток, а на прилегающей к щитку — 5 рядов. Но ни Мак-Колл, ни последующие исследователи не связывали этих особенностей морфологии с ростом и развитием злаков.

Зачатки проводящих пучков в колеоптиле. Ряд злаков обычно имеет в колеоптиле зародыша зачатки двух проводящих пучков (рис. 16). Персиаль (J. Percival, 1921) впервые обратил внимание на то, что существует группа пшениц, у которых в колеоптиле имеются зачатки большего числа пучков. Исследованиями М. С. Яковлева и А. И. Каспирова было доказано, что увеличение числа проводящих пучков непосредственно связано с более мощным развитием молодых проростков на первых стадиях развития. При прорастании лучше развиваются растения, имеющие увеличенное число зачатков пучков в колеоптиле.

Большой интерес представляют данные одного из опытов, проделан-

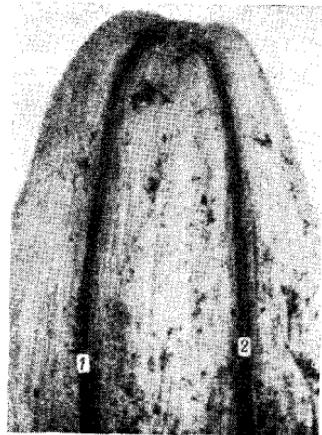
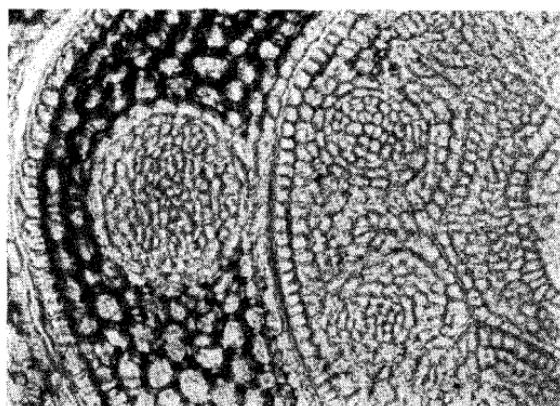


Рис. 16. Верхняя часть развернутого в одну плоскость двухпучкового колеоптиле (колеоптиле отделено от взошедшего побега овса).
1 и 2 — проводящие пучки.

Рис. 17. Часть зародыша зерновки ржи озимой при поперечном разрезе ($\times 240$).



ных М. С. Яковлевым и А. И. Каспировым. Плотную, искусственно созданную почвенную корку преодолело 60% всходов из зерновок тех форм пшеницы и ячменя, у которых в колеоптиле насчитывалось до шести проводящих пучков, из зерновок обычных форм злаков с двумя проводящими пучками в колеоптиле число таких всходов не превышало 10%. Подобная способность проростков пробивать корку могла образоваться, по нашему мнению (1958а), благодаря тому, что у много-пучковых колеоптиле стенки толще и тургор в них выше.

При анатомо-морфологическом исследовании зачатков проводящих пучков в колеоптиле выяснилось, что эти зачатки в колеоптиле зародышевой зерновок пшеницы озимой, ржи озимой показали, что у пшеницы озимой и ржи озимой они крупнее, чем у овса посевного. В зачатке проводящего пучка колеоптиле ржи озимой насчитывается до 180 проводящих элементов. Площадь одного пучка в поперечном разрезе равна $0,012 \text{ mm}^2$ (диаметр от 0,10 до 0,12 мм). В проводящем пучке колеоптиле овса посевного имеется 58 зачатков проводящих элементов, площадь каждого — около $0,006 \text{ mm}^2$, диаметры их колеблются от 0,085 до 0,071 мм.

Щель в стенке колеоптиле. Зародышевый побег, сформировавшийся из главной почки зародыша при прорастании зерновки, пробивает слой почвы от зерна до ее поверхности при активной помощи колеоптиле. Затем первый лист должен выйти из-под покрова колеоптиле. Для этого стенки колеоптиле раздвигаются им по щели до образования отверстия, служащего для свободного выхода листа наружу. Таким образом, колеоптиле не

является «прочно замкнутым» (А. Шейбе, 1958), или «замкнутым конусом» (В. Р. Вильямс, 1949б), или наглухо «замкнутым влагалищем» (Я. С. Модилевский и др., 1958), закрывающим собой почку зародыша, а имеет сквозную щель. Причем эта щель в колеоптиле существует не только для облегчения дыхания почки зародыша в период хранения зерна и в фазе зародышевого побега, но и как отверстие, необходимое для выхода первого листа зародышевого побега из-под покрова колеоптиле (для всхода).

Между тем не все исследователи (Я. С. Модилевский, 1953, 1958) признают наличие щели в колеоптиле зародыша зрелой зерновки злака, хотя ее существование подтверждают многие авторы (А. Новацкий, 1889, Е. Варминг, 1897; П. Р. Слезкин, 1904; J. Percival, 1921; Н. А. Майсурян и А. Н. Троицкий, 1933) и ее формирование детально прослежено М. С. Яковлевым (1950).

Мы в течение 1956 и 1957 гг. провели специальные анатомоморфологические исследования зародышей зрелых воздушно-сухих зерновок пшеницы озимой *Triticum aestivum* L. (сорт Обильная) и овса посевного *Avena sativa* L. (сорт Золотой дождь). С помощью продольных и поперечных срезов зародышей зерновок и микрофотографирования объектов были получены данные, свидетельствующие не только о наличии щели в колеоптиле, но и о ее размерах и месте расположения в стенке колеоптиле, зародыша (см. рис. 3).

При этом было выявлено еще одно очень важное обстоятельство. Оказалось, что щель не рассекает у колеоптиле клиноподобную верхушку, служащую для преодоления всходящим побегом сопротивления толщи почвы (рис. 3, 8, 18 и 19). У пшеницы и овса (вероятно, и у других злаков тоже) щель в колеоптиле расположена в тонкой части стенки, удаленной от щитка. Начинается она от верхушки колеоптиле, приблизительно на расстоянии 0,25 мм (см. рис. 3 и 18). Длина щели различна (рис. 20 и 21). У пшеницы она составляет в среднем 0,092 мм (с колебаниями 0,082—0,104 мм), у овса — 0,110 мм (с колебаниями 0,090—0,119).

Зачатки корней. Зачатки корней располагаются в нижней части зародыша (см. рис. 3 и 22). В литературе часто неточно указывается число зачатков корней, сформировавшихся в зародыше зерновки, хотя уже Мальпиги (M. Malpighi, 1675) на рисунках (см. рис. 2) показал, что в зародыше зерновки пшеницы имеются зачатки не одного, а трех корней. Однако даже в наше время ряд авторов монографий, учебников, учебных по-

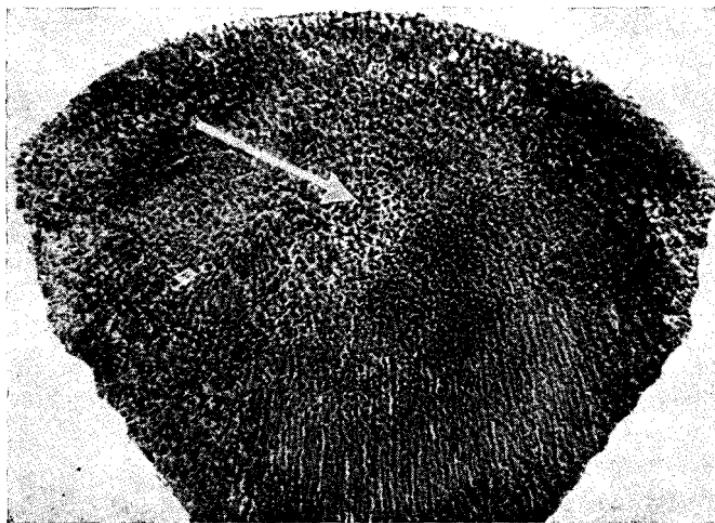


Рис. 18. Верхняя часть колеоптиле зародыша зерновки пшеницы озимой при продольном разрезе в брюшной плоскости ($\times 90$). Стрелка показывает место щели в стенке колеоптиле.

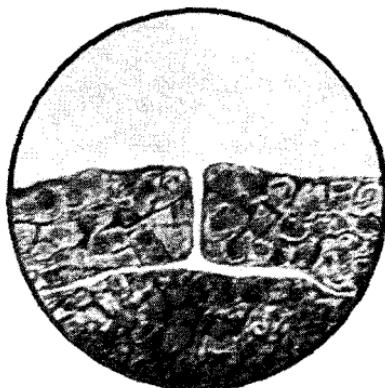


Рис. 19. Щель в колеоптиле зародыша при по-
перечном разрезе зерновки пшеницы озимой
($\times 300$).

собий, обобщающих статей и справочников (Сельскохозяйственная энциклопедия, 1951, т. 2; В. Крокер и Л. Бартон, 1955; Н. Н. Каден, 1961 и др.) признают наличие в зародыше зерновки хлебных злаков зачатка только одного корня.

В 1930 г. Эвери (A. Avery, 1930) было убедительно доказано, что в зародыше хлебных зерновок, кроме главного корня, имеются зачатки нескольких зародышевых придаточных корней. Последние, как можно легко убедиться по нашим фотографиям (см. рис. 22), развиваются из зародышевого стебелька. Поэтому утверждение В. Р. Вильямса (1949б), что в зародыше, внутри главного корня близ корневого чехлика, иногда могут быть заложены один или несколько зачатков придаточных корней ошибочно.

При сравнении строения главного корня у пшеницы озимой, ржи озимой и овса посевного наблюдается однотипная картина (рис. 23). Размеры поперечников корней колеблются в пределах 0,52 (пшеница озимая) — 0,64 мм (овес). Причем, как правило, половину этого поперечника составляет центральный цилиндр. В паренхиме коры насчитывается пять кольцевых рядов из клеток. Число рядов сохраняется и в развивающемся главном корне.

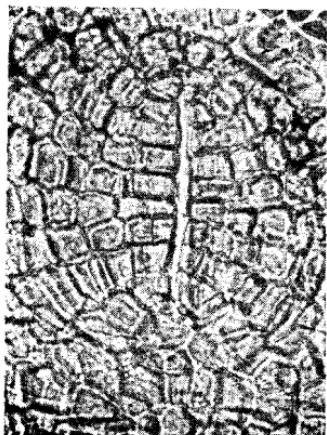


Рис. 20. Щель в колеоптиле зародыша зерновки пшеницы озимой при продольном разрезе в брюшной плоскости ($\times 400$).

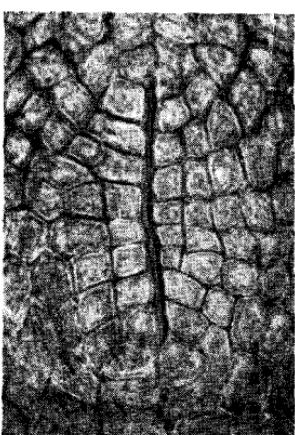


Рис. 21. Щель в колеоптиле зародыша зерновки овса при продольном разрезе в брюшной плоскости ($\times 400$).

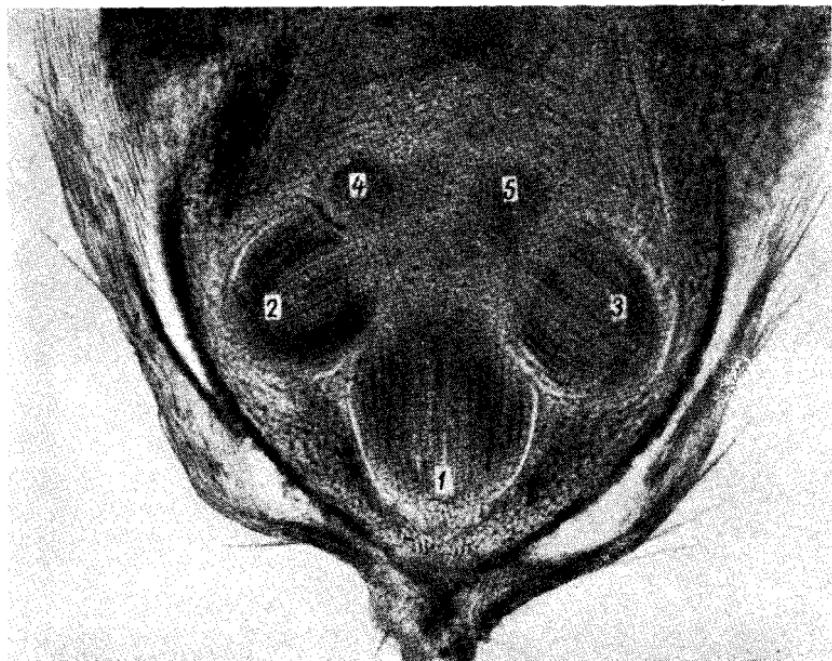


Рис. 22. Зачатки корней в зародыше зерновки овса при продольном разрезе в брюшной плоскости ($\times 45$).
1 — первый (главный) корень, 2, 3, 4 и 5 — зародышевые придаточные корни.

Следует иметь в виду, что осевые органы (главная почка и главный корень) в зародыше зерновки располагаются в спинно-брюшной плоскости не на одной прямой (см. рис. 3). По этой причине невозможно на одном срезе в брюшной плоскости одновременно показать структуру почки и зачатки всех корней в зародыше. Увидеть число корней в зародыше озимой пшеницы можно на рис. 24. Зачатки главного и зародышевых придаточных корней отличаются не структурными особенностями, а лишь размерами диаметра (см. рис. 22).

Структура оболочек зерновки. У зрелых зерновок злаков имеются плодовая и семенная оболочки.

Как известно, плодовая оболочка зерновки развивается из стенки завязи цветка, а семенная образуется из наружных покровов семяпочки. В ряде работ (В. Г. Александров, 1966; М. С. Яковлев, 1950; J. Percival, 1921; A. Tschirch, O. Oesterle,

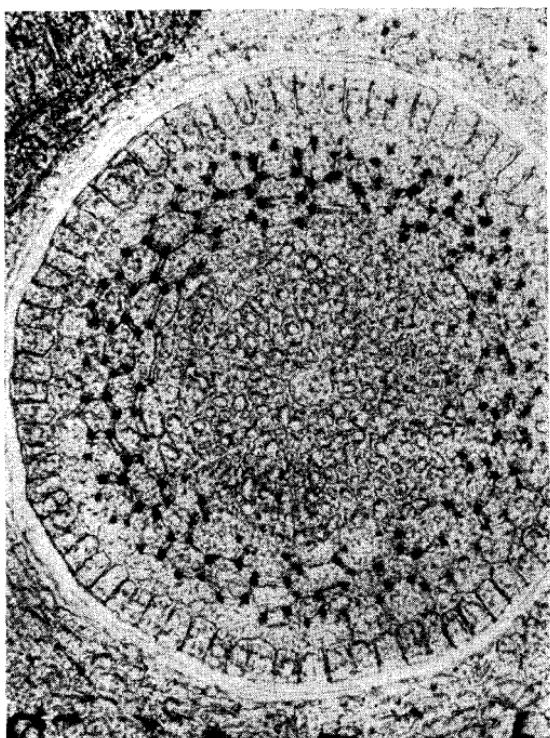


Рис. 23. Зачаток первого (главного) корня в зародыше при поперечном разрезе пшеницы озимой ($\times 160$).

1900 и др.) с различной степенью детализации дана характеристика покровов зерновки.

Нами выполнено несколько фотографий со срезов зрелых зерновок злаков. Эти срезы делались не только в зоне эндосперма, а обязательно также и в зоне щитка зерновки в продольной и поперечной плоскостях. Все это позволило лучше понять структуру оболочек зрелых зерновок злаков.

Плодовая оболочка, покрывающая зерновку пшеницы снаружи (рис. 25), имеет толщину 0,07—0,08 мм, что составляет в среднем 88% толщины покровов. Семенная оболочка в 8 раз тоньше плодовой (0,010—0,013 мм, т. е. около 12%).

В плодовой оболочке (перикарпии) различают четыре слоя: первый — внешний эпидермис, состоящий из длинных клеток, вытянутых по длине зерновки; второй — средний слой, состоящий из 2—3 рядов клеток, расположенных, как эпидермис, параллельно длине зерновки; третий — нижний слой, состоящий из

Рис. 24. Зачатки корней в зародыше зерновки пшеницы озимой при продольном разрезе в брюшной плоскости ($\times 60$).

1 — первый (главный) корень, 2, 3, 4 и 5 — зародышевые придаточные корни.

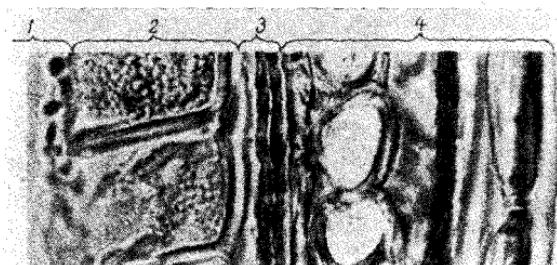
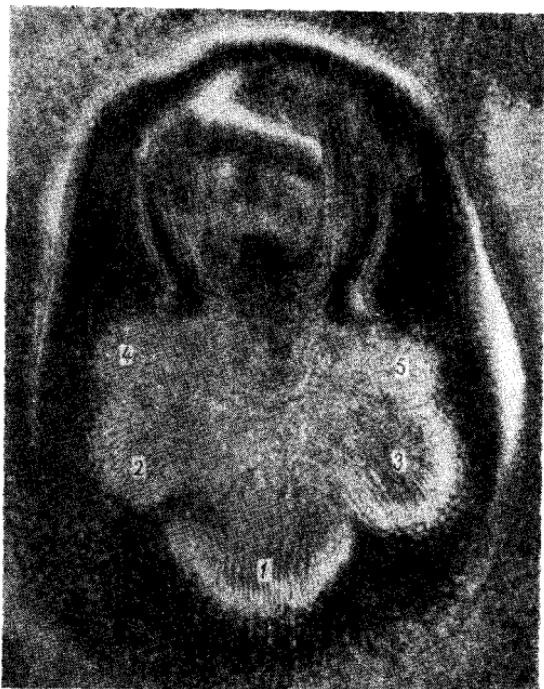


Рис. 25. Продольный разрез оболочек зерновки пшеницы озимой в зоне эндосперма ($\times 600$).

1 — эндосперм, 2 — алейроподовый слой, 3 — семенная оболочка, 4 — плодовая оболочка.

клеток, расположенных поперек длины зерновки; четвертый — внутренний эпидермис — обособленные трубчатые клетки, расположенные параллельно длине зерновки.

В семенной оболочке (перисперме) различают два слоя: верхний, состоящий из двух рядков клеток, один из которых, как считают, содержит зеленое красящее вещество; нижний — гиалиновый, бесцветный быстро набухающий слой.

В плодовой оболочке особое значение имеет четвертый слой. Оно определяется тем, что этот слой граничит с семенной оболочкой. Но, пожалуй, главное значение этого слоя — в его структуре. Трубчатые клетки расположены в этом четвертом слое обособленно, на некотором расстоянии друг от друга. Наши измерения показали, что на долю промежутков между трубчатыми клетками приходится 62% всей длины слоя. Таким образом, две трети внутреннего эпидермиса оболочки (четвертый слой) «заполнено воздухом» (Е. Леманн и Ф. Айхеле, 1936).

У зерновки ржи озимой плодовая оболочка в полтора раза толще, чем у пшеницы озимой, вероятно, из-за более рыхлого сложения ее третьего слоя. Подобная картина у зерновки ржи озимой наблюдалась ранее Чирхом и Эстерле (А. Tschirch, O. Oesterle, 1900).

Алейроновый слой. Вопрос об исследованиях алейронового слоя возник в связи с выяснением путей, по которым вероятнее всего вода из почвы проникает в посевную зерновку. Ознакомление с литературой выявило различные взгляды ученых на этот вопрос. В. Р. Вильямс (1949б), В. Л. Комаров (1926), А. Новакий (1889), М. А. Филимонов (1961). М. Леманн и Ф. Айхеле (1936) отрицали наличие алейронового слоя в зоне зародыша. Подавляющее большинство авторов (В. Г. Александров, 1966; М. С. Яковлев, 1950; А. Tschirch, O. Oesterle, 1900 и др.), считая, что алейроновый слой — это часть эндосперма зерновки, обходят молчанием вопрос о распространении этого слоя в зону зародыша.

Между тем еще Саксом (J. Sachs, 1862) был дан рисунок продольно разрезанной зерновки пшеницы, где было показано, что алейроновый слой не кончается в зоне эндосперма, а идет дальше и покрывает значительную часть щитка. Это мнение разделял и Варминг (E. Warming, 1902), а П. Р. Слезкин (1897) указывал, что алейроновый слой имеется не только в эндосперме, но и покрывает собой весь щиток зародыша пшеницы.

В работе Харца (C. D. Harz, 1885) помещен рисунок, на котором представлен поперечный разрез зерновки ржи озимой

в зоне почки зародыша. На этом рисунке показан алайроновый слой и в зоне эндосперма, и в зоне почки зародыша.

Таким образом, почти все ясно и бесспорно, когда речь идет об алайроновом слое эндосперма. Остается неясным вопрос об алайроновом слое над щитком и почкой зародыша. Есть этот слой здесь вообще? Если есть, то частично или полностью покрывает он собой щиток и почку зародыша?

Наши исследования, проведенные в 1961 г., показали, что алайроновый слой имеется не только в эндосперме и не только покрывает собой щиток, но расположен также под покровами зерновки в зоне почки зародыша.

Для срезов использовались зрелые зерновки пшеницы озимой (*Triticum aestivum* L., сорт Боровичская); пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L., сорт Лютесценс, 62); ржи озимой (*Secale cereale* L., сорт Вятка); овса посевного (*Avena sativa* L., сорт Золотой дождь).

Алайроновый слой в зоне эндосперма при поперечном разрезе зерновки представлен крупными, почти квадратными клетками, расположенными иногда в два ряда. Если зерновку разрезать поперек в зоне зародыша, то алайроновый слой наблюдается и в зоне щитка зерновки. Но у щитка он значительно тоньше, чем в эндосперме. Однако одни поперечные разрезы зерновки недостаточно полно характеризуют алайроновый слой.

При продольных разрезах яснее видны ткани зерновки как в зоне щитка, так и в зоне зародышевой почки (рис. 26). При этом можно установить не только каков внешний вид и толщина алайронового слоя, но и главным образом то, что алайроновый слой в зерновке не имеет перерывов, он единый, вплотную располагается под семенной оболочкой как в эндосперме, так и в зоне зародыша зерновок. На рис. 27 ясно видно, что алайроновый слой располагается над колеоптиле зародыша. Измерения толщины алайронового слоя показали, что у всех видов исследованных злаков наибольшая толщина его наблюдается в эндосперме, наименьшая — над зародышем.

По толщине алайронового слоя зерновки пшеницы озимой, ржи озимой и овса посевного почти не отличаются друг от друга. Так, измерения в зоне эндосперма показали, что средняя толщина алайронового слоя изученных видов составляет 0,05—0,06 мм. Вместе с тем в пределах одного вида и даже одной зерновки иногда наблюдаются существенные колебания. Например, алайроновый слой из двух рядов клеток (овес) имеет толщину до 0,07 мм, а в однослоиной его части он лишь 0,03—0,04 мм.

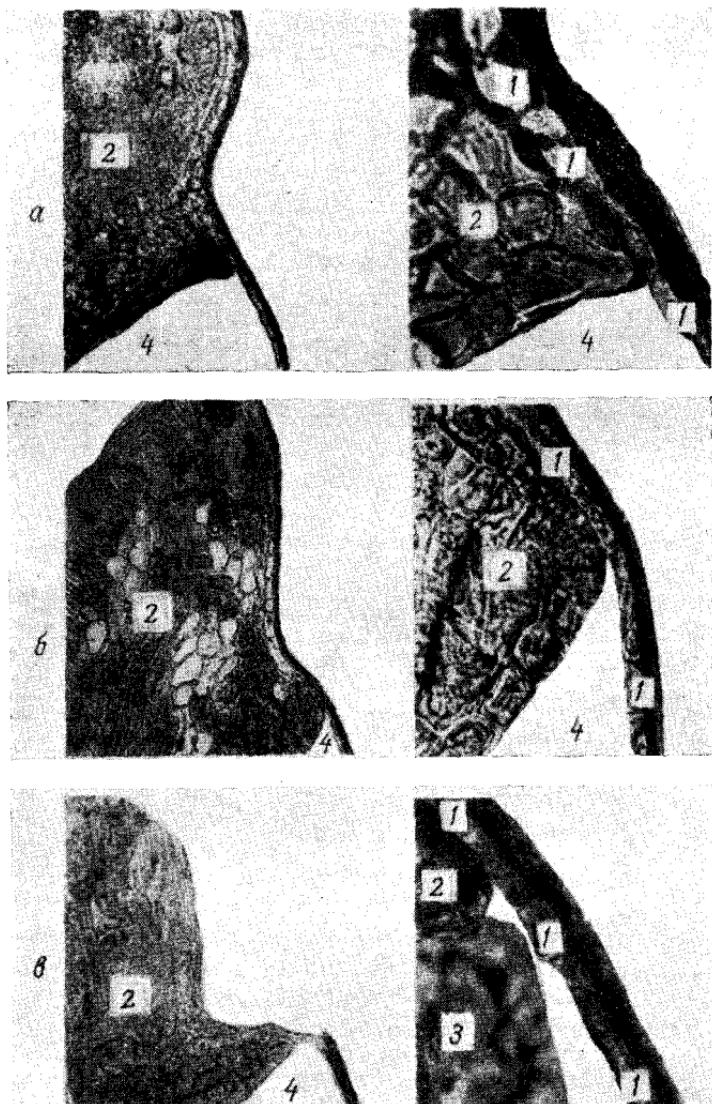


Рис. 26. Алейроновый слой в зерновке при продольном разрезе в зоне щитка и верхушки колеоптиле (слева $\times 90$, справа $\times 330$).

а — пшеница озимая, б — рожь озимая, в — овес; 1 — алейроновый слой, 2 — щиток, 3 — колеоптиле, 4 — место колеоптиле.

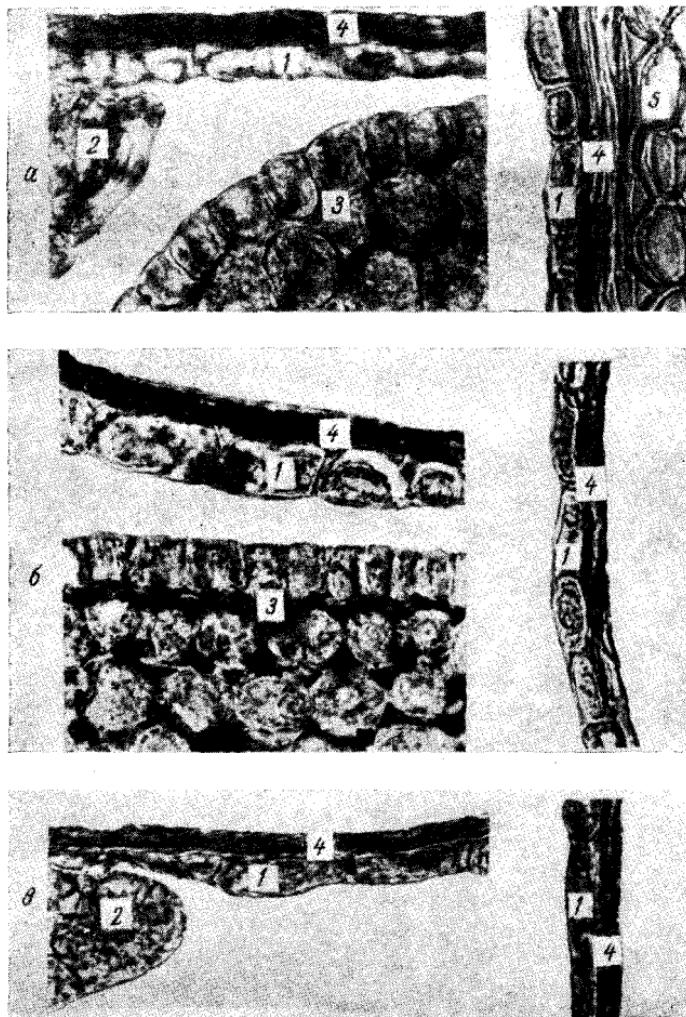


Рис. 27. Алейроновый слой в зерновке в зоне почки зародыша при поперечных (слева) и продольных разрезах ($\times 486$).

а — пшеница озимая, б — рожь озимая, в — овес; 1 — алейроновый слой, 2 — щиток, 3 — колеоптиле, 4 — семенная оболочка, 5 — плодовая оболочка зерновки.

Толщина алейронового слоя у щитка зародыша (при измерениях ее вдали от почки) равна 0,012—0,016 *мм*, т. е. меньше в 3—4 раза, чем в зоне эндосперма. Еще тоньше алейроновый слой в зоне почки зародыша. Здесь его средняя толщина у отдельных видов колеблется в пределах 0,008—0,012 *мм*, т. е. меньше в 5—6 раз, чем в эндосперме. С помощью продольных разрезов зародышей зерновок удалось установить, что тончайший алейроновый слой (0,0033—0,0040 *мм*) формируется над щитком в той его части, которая прилегает к верхушке колеоптиле зародыша (рис. 28). В сравнении с алейроновым слоем в эндосперме здесь его поперечник тоньше в 15 раз.

В заключение возникает, естественно, вопрос, почему в литературе нет указаний о наличии алейронового слоя у некоторых злаков под покровами вокруг всей зерновки, а не только в ее эндосперме?

Возможно (хотя мало вероятно), что микроскопирование того времени (конец XIX в.) не позволяло анатомам достоверно установить наличие алейронового слоя в зоне почки зародыша. Не исключено решающее влияние авторитета Сакса, еще в 1862 г. признавшего наличие алейронового слоя за пределами эндосперма, но, по его мнению, не дальше пределов щитка зародыша.

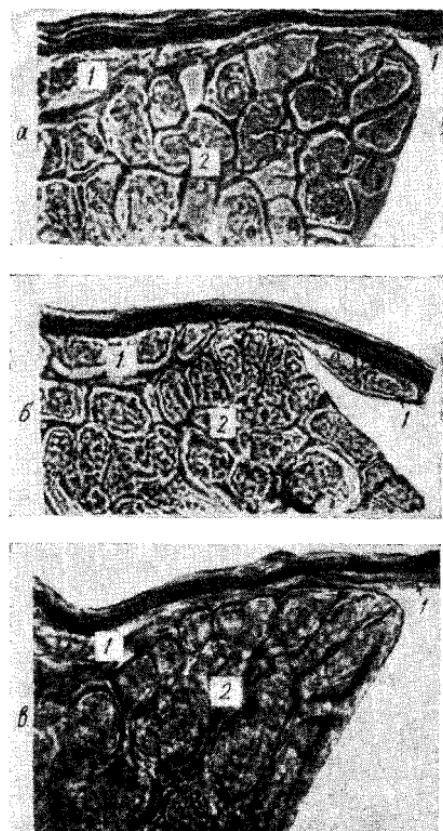


Рис. 28. Алейроновый слой в зерновке при продольном разрезе в зоне желобчатой выемки и брюшной чешуйки щитка ($\times 530$).

a — пшеница озимая, *б* — рожь озимая, *в* — овес; 1 — алейроновый слой, 2 — щиток.

НАЧАЛО ВОЗОБНОВЛЕНИЯ РОСТОВОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ В ЗАРОДЫШЕ ЗЕРНОВКИ ПРИ ЕЕ НАБУХАНИИ

Выше рассмотрено строение зародыша зерновки некоторых злаков. Оно позволило наглядно представить наличие в зародыше зачатков, из которых развивается будущее растение. Все части зерновки изучены главным образом с точки зрения морфологической приспособленности, благодаря которой зачаткам зародыша удается развиться в продуктивное растение в полевых условиях. Наиболее подробно нами рассмотрено строение главной почки зародыша, являющейся зачатком главного побега нового растения.

Передвижение воды и питательных веществ внутри зародыша. Главный побег злака начинает жизнь в фазе проростка (проросшей зерновки) в форме зародышевого побега. Как известно, прорастанию предшествует набухание, связанное с проникновением воды внутрь зерновки. Какой части зерновки в первую очередь требуется вода извне, возобновляющая деятельность зародыша? Есть ли у зерновки специальные пути, по которым вода легче всего проникает внутрь нее? Однакова ли проницаемость покровов у зерновки на всех ее участках?

В. Крокер и Л. Бартон (1955) отмечали, что процесс поглощения воды семенами очень сложен и связан как с физическими, так и с химическими изменениями в них.

В исследованиях В. А. Новикова и Я. П. Барменкова (1933) по выяснению причин низкой всхожести волжского костра (разновидность вида *Bromus inermis* Leyss) в год сбора семян указывается на очень слабую проницаемость для воды покровов зерновки из-за наличия в них белковых отложений в виде алейроновых зерен.

Допустим, что проницаемость покровов у зерновок хлебных злаков всюду одинакова. В этом случае естественно предположить, что воде труднее проникнуть внутрь эндосперма, чем в зародыш, так как на ее пути имеется алейроновый слой, расположенный под оболочками зерновки. В. Крокер и Л. Бартон (1955) высказывали мнение, что зародыш и эндосперм поглощают воду независимо один от другого. И любопытно, что по Бухингеру зародыш зерновки поглощает воды больше почти в 2 раза, чем эндосперм. Этим объясняется то, что семена лучше прорастают в том случае, когда зерна располагаются во влажной почве зародышем вниз.

Обращает на себя внимание и тот факт, что щиток зародыша имеет наибольшую влажность по сравнению с другими частями зерновки. Например, если влажность целого зерна ржи 9,2%, а зародыша без щитка — 12,6%, то влажность щитка — 18,5%. При благоприятных условиях влажность щитка быстро повышается. Уже через 5 часов выдерживания во влажном воздухе при температуре +26° влажность зерна поднимается до 12,3%, а в щитке достигает 39,6% (Л. А. Трисвятский, 1950).

В приведенных данных разных авторов можно видеть пример биологической приспособленности зерновки злаков и ее отдельных частей обеспечивать в процессе прорастания начало ферментативной деятельности сначала именно в щитке, а возобновление роста, в первую очередь в главном корешке зародыша. Можно представить эти процессы в виде следующей схемы. Поступающая в зерновку извне вода проникает в щиток, вызывая активную деятельность ферментов. Эти ферменты из щитка поступают в прилегающий слой эндосперма. Первые же порции продуктов переработки содержимого эндосперма передаются в главный корень зародыша благодаря наличию в щитке уже дифференцированного проводящего пучка.

Анатомо-морфологическая структура щитка убеждает нас в том, что ферментативная деятельность должна начинаться в верхушке щитка; следовательно, сюда в первую очередь поступает внешняя вода при набухании зерновки. На это же, кстати, указывает процесс расхода (опораживания) эндосперма в период прорастания зерновки, что убедительно доказано в 1904 г. Лоффом.

Несмотря на кажущуюся ясность, возникают сомнения в связи с тем, что алейроновый слой имеется не только в эндосперме зерновки. Наши исследования по выяснению расположения и толщины алейронового слоя в зерновках злаков не только не опровергли, а, наоборот, подтвердили предположения о проникновении воды в первую очередь в зону верхушки щитка. Дело в том, что алейроновый слой (см. рис. 28) над разными участками щитка оказался неодинаковой толщины. Тончайший алейроновый слой (0,0033—0,0040 мм) формируется в той части брюшной чешуйки щитка, которая прилегает к верхушке колеоптиле зародыша.

Таким образом, изучение алейронового слоя позволяет установить, что вода, проникая в щиток зародыша, прежде всего начинает поступать в его брюшную чешуйку у верхушки колеоптиле зародыша. При этом сначала мы предполагали (1958),

что вода проникает в эндосперм зерновки через ее продольную бороздку. Однако дальнейшие исследования щитка зародыша и алейронового слоя в зерновке показали, что такой путь маловероятен. Оказалось, что у зерновок пшеницы продольная бороздка окружена со стороны эндосперма толстым алейроновым слоем.

Нельзя согласиться с мнением ряда авторов, полагающих, что вода проникает к главному корню зародыша через микропиле. Дело в том, что по исследованиям В. А. Гуляева (1958, 1961) выход клеток из состояния покоя и начало их деления в главном корне начинаются не в зоне его корневого чехлика, а в его зоне вблизи зародышевого стебелька.

Рост главного зародышевого корня. Давно замечена определенная последовательность в развитии зародыша при прорастании. Прежде всего начинают развиваться колеориза и главный корень (см. рис. 3, 8, рис. 29). Первый признак начала прорастания зерновок — появление корешка, затем перышка был констатирован в 1809 г. Потаном (Poiteen). В 1921 г. Шнег (Schnegg) показал эту закономерность на рисунках прорастающих зерновок ячменя. Однако вопрос, почему прорастание начинается с корня, оставался открытым.

Причина отмеченной последовательности в развитии зародыша заключается, на наш взгляд, в том, что запас органических веществ, необходимых для питания зародыша, находится в самой зерновке, главным образом в ее эндосперме, но воду и минеральные соли проросток вынужден добывать из почвы. Эту функцию и выполняет главный корень.

Цитологическими исследованиями В. Г. Грифа (1953) доказано, что прорыв растущим главным корнем плодовой и семенной оболочек зерновки и начало углубления в почву совершаются за счет растяжения клеток корня. Лишь вслед за фазой растяжения процесс роста главного корня продолжается за счет образования новых клеток. Начало жизнедеятельности в главном корне опережает деление клеток в почке зародыша почти на 12 часов.

Каким образом осуществляется эта способность зерновки начинать формирование проростка непременно с корня зародыша? В литературе, даже в специальных монографиях по физиологии зерна (Е. Леманн и Ф. Айхеле, 1936; В. Крокер и Л. Бартон, 1955 и др.), отсутствует не только ответ на поставленный вопрос, но даже подобная постановка вопроса.



Рис. 29. Прорастание зародыша зерновки овса посевного в почве.

Несомненно, усиление физиологических процессов в зародыше вызывают вода почвы и питательные вещества эндосперма. Но для того, чтобы определить первоначальный путь воды и питательных веществ к главному корню, потребовалось применить анатомо-морфологический метод исследования.

На первых наших фотографиях в статье (1958а), посвященной прорастанию злаков, можно наблюдать два ответвления проводящего пучка щитка, идущих только в направлении к колеоптиле. Судя по этому, можно предположить, что питательные вещества эндосперма должны питать, а следовательно, стимулировать деятельность колеоптиле, а не главного корня зародыша. Но эти проводящие пучки, согласно исследованиям М. С. Яковлева (1950), находятся в проваскулярном (зачаточном) состоянии и лишь в процессе формирования проростка начнут дифференцироваться в проводящий пучок.

Дальнейшие анатомо-морфологические исследования показали, что зародыш зерновки злаков приспособился к движению питательных веществ эндосперма, в первую очередь в главный

корень зародыши. Зачатки проводящего пучка в щитке зародыши дифференцируются не одновременно. Сначала дифференцируются спиральные сосуды в удаленной от эндосперма части пучка. Эти сосуды иногда наблюдаются в зачаточных пучках щитков зрелых зерновок и дифференцируются раньше других в период набухания зерновки (см. рис. 4 и 7).

Для того чтобы проследить путь спиральных сосудов в зоне зародышевого стебелька, зародыши зерновки мы разрезали вдоль спинно-брюшной плоскости. При этом (рис. 30) видно, как спиральные сосуды, описав дугу, вместе с недифференцированными элементами зачаточного проводящего пучка в зоне зародышевого стебелька направляются к главному корню.

Однако необходимо окончательно доказать, что на разрезах в любой плоскости спиральные сосуды не направляются ни в колеоптиле, ни в конус нарастания стебелька зародыши, ни в какой-либо зачаточный лист почки. Эти спиральные сосуды всякий раз можно обнаружить лишь на пути к главному корню зародыши зерновки.

На рис. 4 и 31 можно увидеть местоположение спиральных сосудов в щитке зародыши зерновки и рассмотреть некоторые их детали. Внешний диаметр спиральных сосудов около 0,010—0,015 мм. Эти данные вполне согласуются с измерением зачатков проводящих пучков в щитке зародыши (стр. 19).

Все изложенное выше свидетельствует, что между биохимическими и ростовыми процессами, протекающими в зародыше и эндосперме зерновки в период ее набухания и прорастания, существует определенная взаимосвязь. Механизм этой взаимосвязи и процесс формирования проростка можно представить в двух вариантах.

В период набухания зерновки вода проникает в первую очередь в чешуйку щитка над верхушкой колеоптиле зародыши, т. е. туда, где располагается тончайший алейроновый слой (см. рис. 28). Эта вода способствует возникновению в щитке деятельности физиологически активных веществ. Водный раствор этих веществ через спиральный сосуд щитка быстро доставляется к главному корню зародыши, у которого вслед за этим начинается фаза растяжения его клеток.

В результате вызванного таким образом роста главный корень зародыши, прорвав колеоризу и оболочки зерновки, углубляется в почву и начинает активно высасывать из нее воду и поглощать из почвенного раствора минеральные вещества, направляя их по спиральным сосудам к верхушке щитка. Здесь

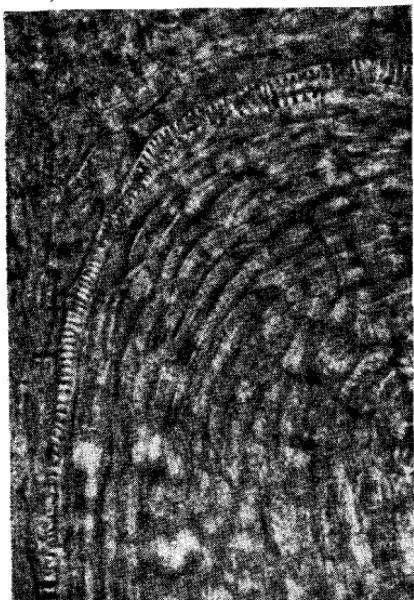


Рис. 30. Часть зародышевого стебелька зерновки овса посевного при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 450$).

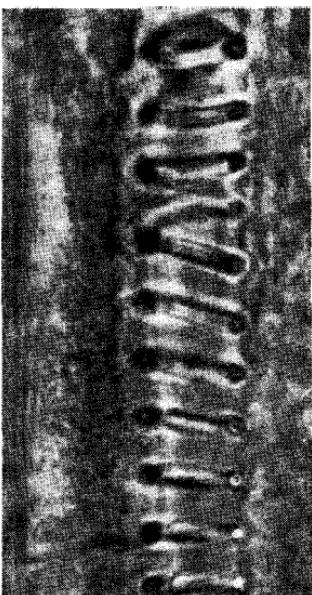


Рис. 31. Спиральный со- суд в щитке зародыша зерновки овса посевного при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 1000$).

до ближайшей клетки эпителиального слоя вода должна преодолеть 4—5 клеток паренхимы щитка, составляющих своеобразную цепочку длиной 0,1 мм (см. рис. 3 и 7). Наконец, через эпителиальную клетку (ее длина около 0,065—0,070 мм) вода передается в эндосперм. Начинается процесс перевода его запасных веществ в усвояемую для питания зародыша форму.

Подготовленные таким образом питательные вещества высасываются эпителиальными клетками щитка и по тем же или, возможно, по другим проводящим пучкам, но в обратном направлении движутся сначала в главный корень, а потом к зонам роста колеоптиле и почки зародыша, оказывая на них оживляющее воздействие.

Можно представить течение процессов несколько иначе. Непосредственным источником оживления зачатков вегетативных

органов растения в зародыше являются питательные вещества, главным образом эндосперма зерновки, причем в первую очередь в той его части, которая прилегает к верхушке щитка (см. рис. 3 и 8); заметим, что здесь же располагается толстый алайроновый слой эндосперма. Это последнее обстоятельство заставляет обратить внимание на утверждение Н. В. Цингер (1958) о том, что алайроновый слой является единственным резервуаром ауксинов, которым располагают зерновки злаков. Вместе с тем следует принять во внимание указание К. Е. Овчарова и Е. Г. Кизиловой (1966) о том, что активной группой многих ферментов являются витамины, которые при прорастании зерновки передвигаются из эндосперма в зародыши. Возможно, питательным веществам вместе с этими ауксинами и витаминами и принадлежит та исключительно важная роль в начале оживления деятельности зародыша зерновки.

Вода, проникшая в щиток зародыша описанным выше способом, и вызванные ею к деятельности физиологически активные вещества поступают в эндосперм через эпителиальные клетки щитка. В эндосперме начинается процесс перевода крахмала в сахар.

Питательные вещества эндосперма, их первые подготовленные к всасыванию порции, вместе с ауксинами и витаминами через эпителиальную клетку передаются по цепочке мелких клеток щитка в верхушку спирального сосуда, по которому в свою очередь быстро доставляются к главному корню зародыша. В результате начинается растяжение клеток в главном корне зародыша.

Питание и стимулирование главного корня одновременно как бы дает сигнал переводить запасные вещества эндосперма в состояние, доступное для питания проростка. В результате роста, как и в первом варианте, главный корень зародыша, прорвав колеоризу и оболочки зерновки, углубляется в почву и начинает активно высасывать из нее воду и поглощать из почвенного раствора минеральные вещества. Лишь теперь (при поступлении всех необходимых веществ) возобновляется жизнедеятельность в колеоптиле и в почке зародыша — главный побег злака продолжает рост в фазе проростка (проросшей зерновки).

Из двух рассмотренных способов, объясняющих первоочередное возобновление деятельности главного корня, нам представляется наиболее вероятным первый. Дело в том, что у овса,

например, щиток зародыша значительно длиннее, чем у пшеницы. Поэтому у овса путь для воды от брюшной чешуйки щитка до его верхушки не короче, чем до главного корня (рис. 32). Кроме того, как известно, в главном корне зародыша имеются свои запасные питательные вещества, служащие, вероятно, для обеспечения питания главного корня в период начала его функциональной деятельности. Необходим лишь приток воды. Напомним, что выход главного корня за пределы зерновки и начало углубления его в почву совершаются за счет растяжения клеток, что также требует притока воды.

Что касается ауксинов алейронового слоя, то они могут проникнуть в щиток зародыша вместе с поступающей при набухании зерновки водой, поскольку алейроновый слой (хотя и очень тонкий) располагается вокруг зародыша зерновки. А некоторые витамины, по К. Е. Овчарову (1964), концентрируются лишь в зародыше зерновки.

Не исключено, что при оживлении зародыша могут наблюдаться оба варианта рассмотренных процессов, взаимно дополняющих или заменяющих один другого и способствующих непременному прорастанию зародыша зерновки, одновременно обеспечивающих начало жизнедеятельности главного побега в форме зародышевого побега в фазе проростка (см. рис. 29).

Наше предположение о двустороннем направлении движения различных растворов по одним и тем же спиральным сосудам основывается на высказываниях В. Г. Александрова (1966), представленных в отношении не только анатомического, но и физиологического контакта сосудов с древесной паренхимой. Сам сосуд



Рис. 32. Зародыш зерновки овса при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 19$).

нельзя рассматривать совершенно изолированно от окружающих тканей. Сосуд является местом для передвижения весьма разведенных водных растворов; состав же раствора, а также отчасти направление движения этого раствора регулируются деятельностью паренхимных клеток, находящихся в непосредственном контакте с сосудом или входящих с ним в контакт через звенья клеток.

Физиологи решают ряд теоретических и практических вопросов, исследуя проростки, выращиваемые в лабораториях из зародышей на искусственных питательных средах. Исследования А. Н. Павлова и А. М. Смирнова (1966) показали, что проростки кукурузы, выращенные из отделенных от зерновки зародышей без щитков, в большинстве случаев не имели зародышевых корней. У проростков же, выращенных из зародышей со щитками, образование зародышевых корней шло так же нормально, как у проростков, развившихся из зародышей целых зерновок. Эти физиологические опыты подтверждают наши данные, полученные на основе анатомо-морфологических исследований.

Несомненно, зародыши злаков морфологически и физиологически приспособлены начинать формирование проростка в почве непременно с первого (главного) корня зародыша. Важную роль в этом процессе играет щиток зародыша зерновки, помогающий начать жизнь главному побегу злака в фазе проростка.

ОСОБЕННОСТИ ПРОЦЕССА ВСХОДА У РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Процесс появления всходов из зародыша зерновки, заделанной в почву, очень сложен. Известно большое число работ, так или иначе касающихся данного вопроса и объясняющих этот процесс крайне противоречиво. Укажем лишь на типичные, широко известные мнения.

Биологическая роль эндосперма зерновки. Эндосперм зерновки, по нашему мнению, это не только ткань с запасными питательными веществами для зародыша. Питательные вещества этой ткани одновременно являются потенциальными осмотически активными веществами, способствующими всходу злака.

Однако у отечественных и зарубежных ученых глубоко укоренилось мнение, что эндосперм зерновки — это только ткань с запасными питательными веществами для зародыша [А. Новацкий, 1889; Ф. М. Куперман, 1950; А. И. Носатовский, 1965; М. С. Яковлев, 1950; Бринк и Купер (R. A. Brink, D. C. Cooper 1957].

Обобщающее мнение физиологов растений в отношении значения всех (а не только заключенных в эндосперме) запасных веществ семени высказали В. Крокер и Л. Бартон (1955). По их мнению, запасные вещества семени расходуются только для питания зародыша растения на ранних этапах его разви-

тия. К сожалению, некоторые отечественные физиологи (Н. А. Максимов, 1958) разделяют это мнение.

Процесс всхода. Процесс появления всходов злаков и выход первого листа из-под покрова колеоптиле представляются учеными по-разному. Р. Ю. Рожевиц (1937) пишет, что при прорастании зерновки злака влагалищный лист (колеоптиле), выйдя из зерновки, пробивается сквозь покрывающий ее слой почвы и, достигнув поверхности земли, раскрывается и пропускает первые листья всходов.

В. Р. Вильямс (1949а) о всходе злаков говорит следующее. Как только поступление воды из почвы в зародыш злака усиливается вследствие достаточного развития корней 2-го порядка, так тотчас же начинается развитие перышка — зародыша стебля злака. Перышко состоит из заостренной на конце трубочки, на дне которой помещается зародыш стебля и листьев злака. При прорастании перышка начинают усиленно делиться клетки основания первичного листа и поэтому вся трубочка удлиняется. При этом острый конец трубочки прорывает плодовые оболочки зерновки злака, выходит наружу и прокладывает себе путь к поверхности почвы, раздвигая лежащие на пути частицы почвы. После того как трубочка поднимется над поверхностью почвы, клетки ее острого конца ослизываются, трубочка открывается и дальнейший ее рост прекращается. Теперь внутри трубочки, не встречая препятствий, начинает развиваться зародыш стебля злака. Стебель злака через отверстие трубочки выходит на свет и образует первый зеленый лист. На этом заканчивается прорастание злака.

По Ф. М. Куперман (1950), процесс всхода пшеницы состоит в том, что вслед за корешками начинается развитие зародышевого побега, который направляется к поверхности почвы и, прорвав колеоптиле, образует первый зеленый лист.

В Большой Советской Энциклопедии (т. 9, 1951) сказано, что всходы — это появившиеся на поверхность почвы проростки. У злаков всходы имеют вид свернутого или сложенного в виде чехлика первичного листа (колеоптиле), защищающего зародыш листьев и почку, из которой развивается стебель. После выхода на поверхность защитная роль этого чехлика заканчивается, и рост его прекращается.

Но, пожалуй, особенно неудачно сказано о процессе всхода злаков в Сельскохозяйственной энциклопедии (т. 2, 1951). По мнению авторов статьи, при прорастании зерновки наружу выходит первый лист почки, так называемый колеоптиле. Он сос-

тоит из одного влагалища (без пластиинки), трубчатого, свернутого и заостренного на вершине (перышко); пробивая почву, колеоптиле способствует выходу на поверхность скрытой внутри него почечки. Затем колеоптиле разрывается, засыхает и через него вырастает первый типичный зеленый лист.

Упрощенно охарактеризовал процесс всхода А. И. Носатовский (1965). Проросток пшеницы, используя в первое время питательные запасы зерновки, появляется над поверхностью почвы в виде шильца, которое вскоре развертывается зеленым листом. Этот первый зеленый лист от основания зерна охвачен, как футляром, влагалищным листом (колеоптиле).

А. А. Беляев (1912) писал о всходе злаков следующее: «Вслед за корнем начинает развиваться и трогаться в рост первичный стебелек, одетый, как чехлом, первым листом, не имеющим пластиинки (колеоптиле), который сопровождает первичный стебелек до поверхности почвы, предохраняя его верхушечную почку от механических повреждений при пробивании вышележащего слоя почвы. Дойдя до поверхности почвы, функция колеоптиле кончается, первичный стебелек прободает его и развивает первый зеленый лист».

Точка зрения А. А. Беляева имеет существенное отличие от приведенных выше. По А. А. Беляеву, первичный (зародышевый) стебелек выходит на поверхность почвы в процессе всхода злака.

Подной точки зрения придерживаются некоторые авторы и в наши дни, популяризируя ее даже в учебниках для вузов.

Н. А. Максимов и Н. Соколов (Сельскохозяйственная энциклопедия, т. 1, 1949) правильно считают, что выходу всходов на дневную поверхность способствует высокое (несколько атмосфер) осмотическое давление в их клетках, создающее напряженное состояние (тургор) и позволяющее проросткам раздвигать частицы почвы.

К сожалению, авторы ограничились только констатацией факта, говоря о наличии в проростках осмотического давления, способствующего всходам, но не рассматривая ни источников его возникновения, ни течения самого процесса всходов.

Еще раньше П. Р. Слезкин (1928) отмечал, что прочность колеоптиле объясняется очень высоким тургором его ткани. Эта прочность позволяет колеоптиле с достаточной силой раздвигать частицы почвы.

Здесь уместно напомнить обобщения, сделанные Г. Зедингом и Н. А. Максимовым. По Зедингу (1955), в эндосперме зерновок

злаков находится активное ростовое вещество. Во время прорастания оно проникает в щиток и здесь инактивируется. Отсюда неактивное ростовое вещество движется через мезокотиль в колеоптиле и поднимается по нему до самой верхушки, где снова активируется. Активное ростовое вещество направляется затем вниз по колеоптиле; оно является регулятором роста в фазе растяжения. Антиауксин — неактивное ростовое вещество или предшественник ростового вещества в колеоптиле, которое, по-видимому, широко распространено в растительном мире, может легко передвигаться в растениях и, вероятно, имеет большое значение для снабжения органов растений ростовым веществом. Так как это вещество непосредственно тормозит рост, то растение может, превращая его в ростовое вещество, образовывать из вещества, тормозящего рост, вещество, усиливающее рост, и наоборот. Наличие в растениях неактивных форм ростовых веществ заставляет проводить различие между новообразованием ростовых веществ и их активированием. Активирование происходит в темноте, по крайней мере у проростков злаков, а по всей вероятности, и у других видов. Новообразование ростовых веществ, наоборот, по всем данным, зависит от света.

Согласно выводам Н. А. Максимова (1958), местом образования ауксина в растении очень долго считали верхушку побега или колеоптиле, откуда он действительно передвигается вниз по растению. Впоследствии, однако, выяснилось, что ауксин образуется также в листьях, где вообще сосредоточена большая часть синтетических процессов, протекающих в растениях.

В монографии В. Крокера и Л. Бартона (1955) имеется интересный раздел «Энергетика прорастания». В этом разделе рассматриваются энергия питания проростка, а также потери тепла, так как тепло, выделяющееся при дыхании и прорастании, растением не используется. Авторы не считают питательные вещества осмотически активными, способствующими формированию проростка в почве и его всходу.

Роль воды, поступающей в проросток из почвы. С исследований Гельса (S. Hales, 1727) известна испаряющая роль листьев, служащих как бы насосом при всасывании воды корнями растений. В литературе нет данных о значении воды, добываемой корнями, развивающимися из их зародышей зерновки. Роль такой воды не изучена.

Чтобы не быть голословным, обратимся к монографии Е. Леманна и Ф. Айхеле (1936). Здесь различным данным о роли во-

ды в лабораторных условиях отведено около 20 страниц. Рассматриваются всхожесть семян злаков в атмосфере, насыщенной водяными парами; минимум воды, потребный для начала прорастания; прорастание семян, целиком погруженных в воду; влажность подстилки, подходящая для прорастания семян злаков; влияние на прорастание семян предварительного намачивания и т. д. Однако в монографии не рассматривается роль той воды, которая поступает в проросток из почвы через главный корень, начавший развиваться из зародыша зерновки.

Авторы учебников по физиологии растений (Н. А. Максимов, 1958; В. А. Новиков, 1961 и др.) рассматривают поступление воды в отдельную клетку, но не в клетку корня в начале формирования проростка, а в клетку корня взрослого растения в связи с его водным балансом, когда потеря растением воды в результате испарения покрывается за счет поглощения ее из почвы корневой системой. Вода поступает в клетку корня — в корневой волосок. В результате разницы в сосущей силе соприкасающихся друг с другом клеток вода из корневого волоска передается следующей клетке корневой паренхимы и т. д., вплоть до последней примыкающей к сосуду клетки, из которой поступает в сосуд и затем по сосудам поднимается вверх в надземные органы.

В заключение обзора литературы отметим, что даже в монографиях, посвященных росту растений (В. Крокер, 1950; С. О. Гребинский, 1961 и др.), физиологии развития растений (Д. А. Сабинин, 1963), а также физиологическим и биохимическим основам роста растений (К. М. Сытник, 1966), не рассматривается рост злаков в процессе всхода зародышей зерновок, посаженных в почву.

Все перечисленные выше точки зрения ученых красноречиво говорят об отсутствии единства в представлениях о росте и формировании злаков в фазе всходов.

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ ВО ВСХОДЕ У РАЗНЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ

Всходы злака появляются в результате роста зародыша зерновки. Невозможно понять процесс всхода зародыша зерновки, да, пожалуй, и биологические особенности злака в другие фазы, не выяснив особенностей роста стебля в длину и точно не определив числа его междуузлий.

Правильно считать междуузлия очень важно и не совсем просто (А. Новацкий, 1930). Можно именовать междуузлие по листьям, например междуузлие первого листа, второго листа, третьего листа и т. д. (И. В. Красовская, 1950). Но при этом нельзя также упускать из виду давно известное обстоятельство (Х. А. Коеджиков, 1949; М. С. Яковлев, 1950 и др.), а именно: ниже (ближе к давшей всходы зерновке) узла первого листа находятся еще 2 междуузлия. Следовательно, первое, самое нижнее на стебле междуузлие расположено между узлом щитка зародыша и узлом его колеоптиле; выше — второе по счету междуузлие, расположенное между узлом колеоптиле и узлом первого листа, выше их — третье междуузлие и т. д.

Большинство злаков по особенностям всхода делятся на 2 группы, отличающиеся ростом (удлинением) либо I, либо II междуузлия. Рассмотрим всход пшеницы и овса как представителей этих двух групп злаков (рис. 33).

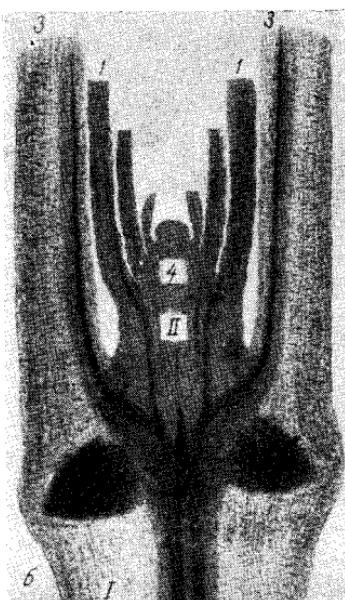
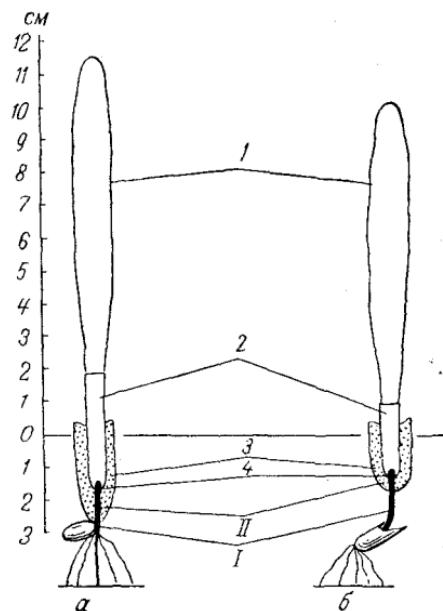


Рис. 33. Различия во всходах пшеницы (а) и овса посевного (б).
I — пластинка первого листа, 2 — влагалище первого листа, 3 — колеоптиле, 4 — конус нарастания; II — второе междуузлие стебля зародышевого побега, I — первое междуузлие стебля зародышевого побега (рис. б, справа, X40).

Зерновки пшеницы и овса были заделаны в почву на глубину около 3 см. Из них развились нормальные всходы, у которых верхушки колеоптиле вышли на поверхность почвы. На обоих побегах закончилось формирование пластинки и влагалища первого листа, но длина его у пшеницы и овса оказалась разной. У побегов пшеницы и овса конус нарастания вынесен из зародыша зерновки и поднят вверх, ближе к поверхности почвы. Однако существенная разница этого подъема конуса нарастания состоит в том, что у пшеницы (рис. 33, а) он осуществляется с помощью II междоузлия, а у овса (рис. 33, б) — с помощью I междоузлия. Как видим, у пшеницы I междоузлие не растет (не удлиняется). У овса, наоборот, I междоузлие способно долго расти в длину (в высоту). По этой причине у пшеницы 2 узла стебля (узел щитка и узел, к которому прикреплен колеоптиле) остаются в почве на уровне зерновки. У овса узел колеоптиле поднимается вверх. Поэтому при равной глубине заделки зерновок в почву колеоптиле длиннее у всходов пшеницы, чем у овса.

К группе злаков, всходящих по типу пшеницы, относятся рожь, ячмень, пырей ползучий и др., к группе овса — райграс высокий, тимофеевка и другие злаки.

Мак-Колл (M. A. McColl, 1934), И. В. Красовская (1950) предложили выделять просовидные злаки (кукуруза, просо и др.) на основании типа растяжения междоузлий в третью группу. Предложение это неприемлемо по следующим причинам. Кукуруза по расположению органов на проростке и взошедшем побеге однотипна со злаками второй группы (овес и др.). Но из-за появления одиночных корешков из I междоузлия кукурузы (а у других злаков этого признака нет) предполагают, что у нее I междоузлие образуется в результате растяжения узла колеоптиле, а не за счет растяжения междоузлия между щитком и узлом колеоптиле. Однако в дальнейшем мы будем там, где это целесообразно, указывать на отличие кукурузы от других злаков и отдельно рассматривать эти особенности.

Необходимо отметить еще одно принципиальное обстоятельство. Многие авторы стебель зародышевого побега разных злаков называют «гипокотилем», «мезокотилем» или «эпикотилем». Лучше всего пользоваться для всех злаков одним ясным термином — «стебель зародышевого побега», исключая этим ненужную детализацию. При глубокой заделке зерновки в почву стебель зародышевого побега от зерновки до узла кущения часто состоит не из одного, а из двух междоузлий. В этом случае

целиком оправдывается отвлечение от наименования (перечисления) междуузлий.

Начало формирования зародышевого побега. Термин «зародышевый побег» предложен Ф. М. Куперман (1950). Бессспорно, что главная почка зародыща — зародыша — зачаток главного побега. Но развитие главного побега злака из главной почки зародыща идет не непосредственно, а через промежуточную форму, которой и является зародышевый побег.

В результате прорастания зерновки, формирования и роста зародышевого побега наступает фаза полного всхода. Вместе с ней заканчивается период жизни злака в форме зародышевого побега, так как теперь существует молодое растение, дальнейшее развитие которого идет из конуса нарастания в форме главного побега.

Таким образом, из главной почки зародыща развивается главный побег злака. Только путем изучения роста и формирования зародышевого побега можно понять процесс всхода злака.

Особенность зародышевого побега в отличие от других побегов состоит в том, что его стебель и листья развиваются из зародышевых зачатков.

Известно, что Эвери (A. Avery, 1930), М. С. Яковлев (1950) и другие описательно или с помощью схем и рисунков характеризуют место заложения в зародыше активно действующего участка меристемы. В данном случае наши обоснования иллюстрируются фотографиями.

Рассмотрим формирование зародышевого побега овса сначала на пути от зерновки к поверхности почвы, а затем — в период выхода на свет его первого листа из-под покрова колеоптиле.

На пути к поверхности побег должен преодолеть слой почвы. Процессы, происходящие при этом, направлены на то, чтобы помочь ему пробить этот слой. Колеоптиле и побег получают пищу из запасов ткани эндосперма зерновки и из почвы. Питательные вещества эндосперма, поглощенные щитком зародыща, доставляются в зоны роста зачатков будущих надземных органов зародыща по проводящей системе. Здесь эти же питательные вещества одновременно являются осмотически активными. По мере их поглощения в клетках увеличиваются осмотическое давление и сосущая сила, благодаря которым вода как бы насасывается из почвы через растущие в ней корни. В силу этих процессов как в колеоптиле, так и во всех тканях и частях зародышевого побега (в зародышевом стебельке и листьях про-

ростка) постоянно поддерживается давление в несколько атмосфер. Поэтому когда всходящий зародышевый побег в результате роста устремляется вверх, клиноподобная верхушка колеоптиле благодаря тургору клеток раздвигает частицы почвы и верхушка первого листа зародышевого побега под покровом колеоптиле появляется над поверхностью почвы (рис. 34).

Рассматривая всходы овса, взятые с глубины 3 см, можно заметить, что колеоптиле и все органы зародышевого побега на пути до поверхности почвы растут одновременно и согласованно: вместе с ростом колеоптиле и под его защитой на ту же высоту подымается благодаря пропорционально выросшему зародышевому стебельку его конус нарастания. В то же время и на ту же величину удлиняется растущий близ конуса нарастания первый на стебельке лист, по-прежнему, как в зародыше зерновки, более или менее плотно подпирающий собой колеоптиле изнутри (рис. 35).

Выход первого листа зародышевого побега из-под колеоптиле. С началом выхода колеоптиле и первого листа зародышевого побега на поверхность почвы верхушка колеоптиле и благодаря наличию щели в последнем — верхушка первого листа зародышевого побега оказываются под интенсивным освещением. Теперь наступает время для выхода первого листа из-под колеоптиле (рис. 34). Под действием света в верхушке колеоптиле вырабатываются физиологически активные вещества, которые, опустившись в основание колеоптиле, останавливают рост

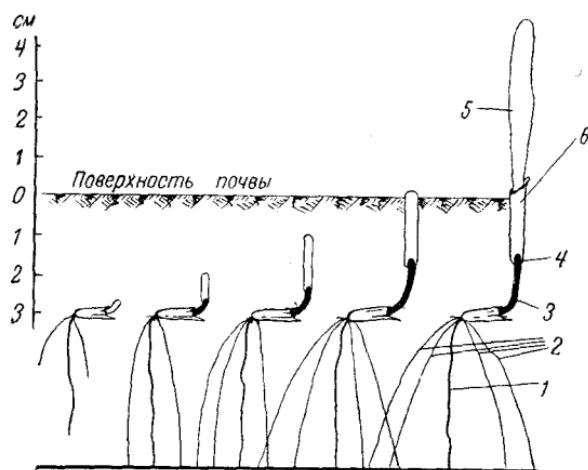


Рис. 34. Схема процесса выхода овса посевного с глубины 3 см.

1 — главный корень, 2 — зародышевые придаточные корни, 3 — стебелек зародышевого побега, 4 — конус нарастания, 5 — первый лист, развитившийся из зачатка его в почве зародыша зерновки, 6 — колеоптиле.

колеоптиле и стебелька зародышевого побега. В результате только первый лист по-прежнему продолжает расти в длину, толщину и ширину, благодаря чему раздвигает по щели стенки колеоптиле, образуя в нем отверстие для свободного выхода наружу.

Щель в колеоптиле служит не только для дыхания почки зародыша в период хранения семян или в период развития зародышевого побега в фазе проростка, но и как отверстие для выхода первого листа (для всхода). Наличие щели не уменьшает прочности колеоптиле, так как она не рассекает его клиноподобную верхушку. Таким образом, всходом является развернувшийся над поверхностью почвы первый ассимилирующий лист, выросший из зачатка зародыша зерновки злака (рис. 34).

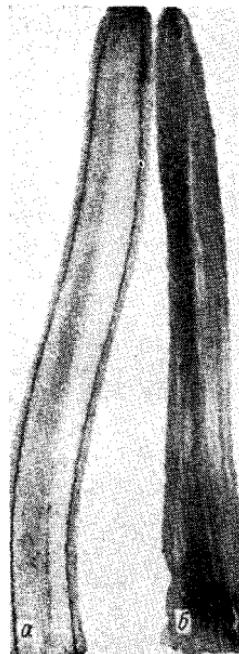


Рис. 35. Первый лист зародышевого побега ржи озимой, только что вынутый из трубки колеоптиле, до всходов ($\times 6$).

а — колеоптиле, *б* — пластинка первого листа побега.

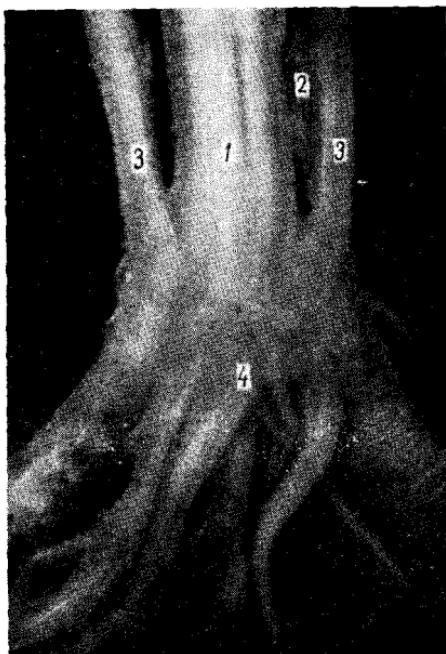


Рис. 36. Нижняя часть растения ржи озимой, убранной на зерно.

1 — стебель главного побега при продольном разрезе в зоне колеоптильного узла, 2 — остатки колеоптиле, 3 — проводящие пучки, очищенные от остатков паренхимы колеоптиле, 4 — корни зародышевой системы.

С завершением всхода биологическая роль колеоптиле исчезает. Его стенки постепенно отмирают, но проводящие пучки остаются на материнском побеге даже после уборки растения на зерно (рис. 36).

Следует сказать о прочности побегов различных злаков. Естественно, что прочность побегов возрастает от числа плотно прижавшихся один к другому листьев, находящихся одновременно на побеге между зерновкой и поверхностью почвы. Исследования показывают, что побег кукурузы, имеющий 5—6 листьев (см. рис. 12), по прочности выгодно отличается от побегов других злаков, так как в поперечниках их побегов лишь 2—3 листа.

Особенности процесса всхода у пшеницы. При сравнении пшеницы с овсом у первой можно отметить одну биологическую особенность, вследствие которой несколько изменяется процесс всхода и последующее формирование растения. Особенность эта состоит в том, что у пшеницы не растет (не удлиняется) первое междуузлие зародышевого стебелька и потому его колеоптильный узел остается у зерновки на глубине ее заделки в почве (см. рис. 33, а).

У овса органы зародышевого побега на пути от зерновки до поверхности почвы растут одновременно (рис. 33, б).

С началом выхода на поверхность почвы верхушка первого листа пшеницы на нем закладывается язычок. Лишь теперь наблюдается одновременный рост зародышевого стебелька (его второго междуузлия) и первого листа. При этом рост зародышевого стебелька и влагалища первого листа идет весьма согласованно и удлиняются они почти одинаково. Если сформировавшийся молодой побег пшеницы разрезать поперек на уровне поверхности почвы, то влагалище первого листа окажется разрезанным на 2 почти равные части. Верхняя половина влагалища с язычком листа расположена над поверхностью почвы, нижняя по своей длине равна глубине залегания в почве конуса нарастания стебелька зародышевого побега (см. рис. 33, а).

Сильно заглубленная в почву зерновка овса развивает побег, но на пути к поверхности почвы на его зародышевом стебельке остается удлиненное междуузлие между двумя узлами, к которым примыкают колеоптиле и первый лист. У пшеницы на пути к поверхности почвы на зародышевом стебельке тоже остаются раздвинутые междуузлиями узлы, но это — узлы первого и второго листьев. Попутно отметим, что эти обстоятельства вынуждают принимать за стебель главного побега лишь его участок от нижней границы узла кущения до соцветия.

При мелкой заделке зерновок в почву оказывается, что всходы пшеницы в подобных условиях биологически более совершенны в сравнении со всходами овса, так как I междоузлие у пшеницы не вытягивается. При заделке зерновок овса в почву на глубину 1,0—1,5 см конус нарастания зародышевого стебелька не остается в зародыше зерновки. Он в период всходов выносится I междоузлием стебелька ближе к поверхности почвы — в слой с высокой температурой, с неустойчивой влажностью (рис. 37). Зерновки пшеницы, заделанные в почву даже на глубину 1,5—2,0 см, развиваются в полевых условиях всходы, у которых конус нарастания почти не выносится ближе к поверхности почвы (табл. 1).

Таблица 1

Формирование растений пшеницы яровой Лютесценс 62 при выращивании в условиях нормального и ослабленного освещения
(глубина заделки 1,5 см, возраст растений 6 дней,
г. Пушкин, начало июля 1960 г.)

Характер освещения	Расположение конуса нарастания зародышевого стебелька (см)		Длина (см)						
	в почве	над почвой	зародышевого стебелька	колеоптиле	в том числе над почвой	1-го листа		2-го листа	
						пластинка	влагалище	пластинка	влагалище
Нормальное (80—90 тыс. люксов) . . .	1,4	—	0,1	1,8	0,3	8,3	3,0	14,3	4,5
Ослабленное (10—16 тыс. люксов) . . .	—	2,0	3,5	6	4,5	16,5	5,2	14,7	Зачаток

В этих условиях II междоузлие стебелька не растет из-за одновременного, но противоположно направленного влияния света, физиологически активных веществ, температуры, влажности и питательных веществ в почве, что убедительно доказано многочисленными опытами Х. А. Коеджикова (1949).

Из этих факторов наиболее действенным, конечно, является свет (табл. 1). В полевых посевах при интенсивном освещении конус нарастания стебелька побега пшеницы остается у зерновки, так как даже II междоузлие стебелька вырастает только на 0,1 см. В условиях ослабленного освещения в результате длительного роста этого же междоузлия стебелек удлиняется до

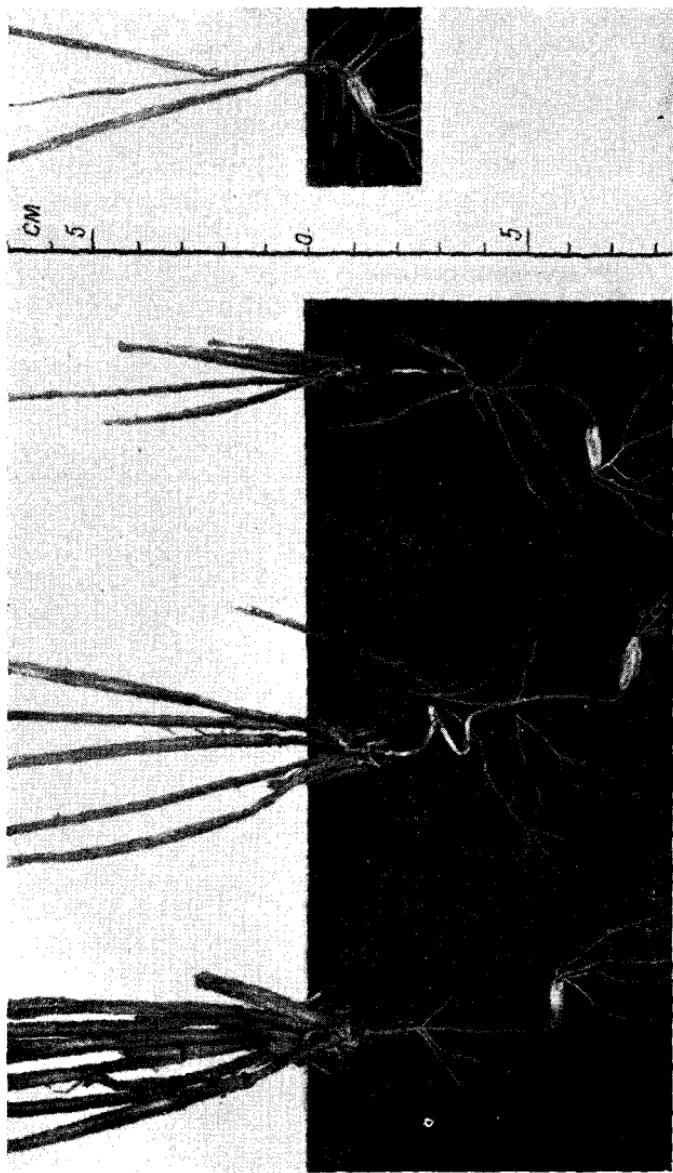


Рис. 37. Кущение овса посевного при различной глубине заделки зерновок в почву (овес убран на зерно, корни, развившиеся из узла кущения, отрезаны).

3,5 см, поднимая тем самым конус нарастания на 2 см выше поверхности почвы.

Случай всхода злаков без покрова колеоптиле. Выше рассмотрен процесс всхода некоторых злаков, при котором первый ассимилирующий лист появляется над поверхностью почвы обычно (нормально) под покровом колеоптиле.

Однако в наших опытах (1956) нередко на посевах наблюдалось появление у отдельных растений первого ассимилирующего листа без покрова колеоптиле, причем не отмечалось заметных отрицательных последствий этого. Колеоптиле заканчивает свой рост в почве, и оставшийся до его поверхности слой пробивается непосредственно первым листом зародышевого побега (рис. 38).

Причин такого явления несколько. Одна из них — повреждение колеоптиле во время всходов вредителями или в результате болезни (рис. 38, растение в середине). Вызывается оно также световыми лучами, проникающими преждевременно к зародышевому побегу через трещины, образующиеся иногда в поверхностном слое почвы. Наблюдения показали, что чем ближе к поверхности почвы прекратился рост колеоптиле, тем менее вероятна гибель проростка. Но благоприятный исход бывает не всегда. Вероятность гибели бесколеоптильных зародышевых побегов возрастает с образованием на почве плотной корки и при заглублении зерновок (рис. 38).

Специализация проводящих пучков. За счет питательных веществ эндосперма растут главный корень, зародышевый стебелек, колеоптиле и первый лист зародыша и проростка. Существует ли специализация проводящих пучков, транспортирующих питательные вещества из эндосперма в основные органы всходящего злака? До фотоснимков, опубликованных нами впервые в 1960 г., в литературе отсутствовали объективные доказательства такой специализации. Подобные анатомо-морфологические особенности злаков легче всего прослеживаются у овса, у которого эти пучки сосредоточены в коровом проводящем пучке, обособленном от проводящих пучков центрального цилиндра зародышевого стебелька.

По мере формирования проростка, по мере удлинения I междоузлия зародышевого стебелька проростка удлиняется коровий проводящий пучок. Части этого пучка, по которым питательные вещества из эндосперма подаются в основание зародышевого стебелька и главный корень растения, представлены на рис. 39. После выхода из щитка зародыша формируется восходящая

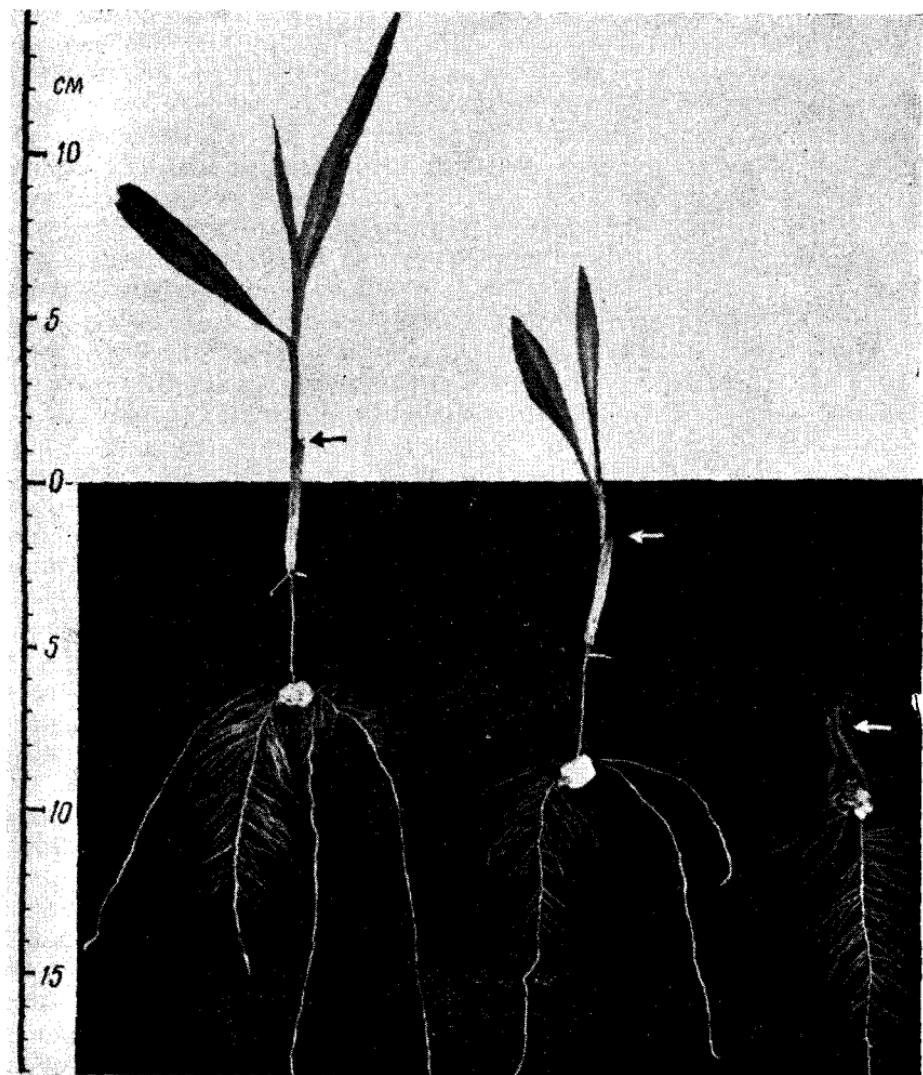
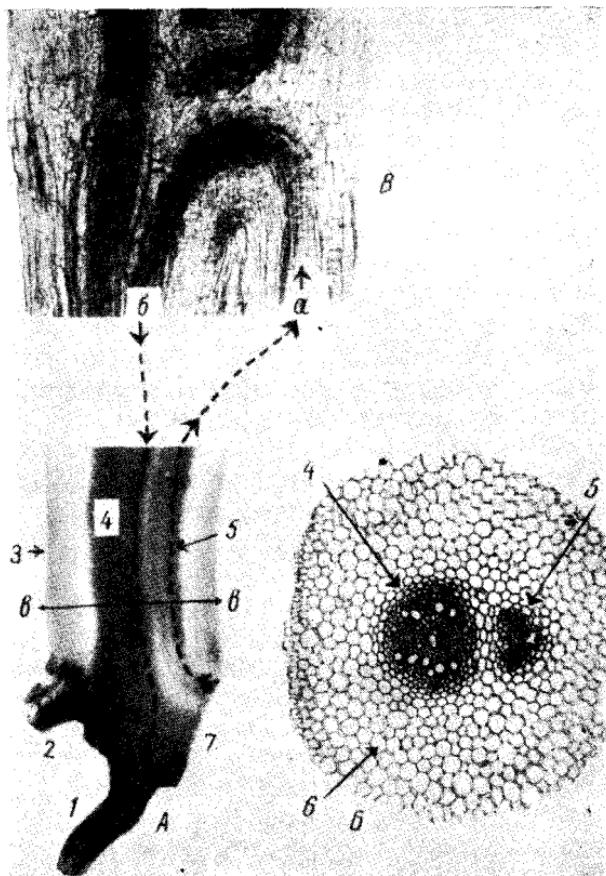


Рис. 38. Взошедшие растения и невзошедший проросток кукурузы, сорт Миннесота 13 экстра. Стрелками отмечены верхушки колеоптиле.

Рис. 39. Стебелек зародышевого побега с частью корней зародышевой системы.

А — продольный разрез ($\times 17$), *Б* — поперечный разрез по линии *в*—*в* ($\times 33$), *В* — продольный разрез в зоне колеоптильного узла ($\times 63$); 1 — главный корень, 2 — зародышевый придаточный корень, 3 — стебелек зародышевого побега, 4 — центральный цилиндр в стебельке зародышевого побега, 5 — проводящий пучок, вышедший из щитка зародыша в зоне стебелька зародышевого побега; *а* — проводящий пучок (его восходящая часть) на пути из щитка к главному корню, *б* — проводящий пучок (его нисходящая часть) на пути из щитка к главному корню, 6 — паренхима коры стебелька зародышевого побега, 7 — место расположения щитка зародыша.



часть пучка, расположенная в паренхиме коры стебелька зародышевого побега. Описав дугу в зоне колеоптильного узла, его нисходящая часть объединяется уже с другими проводящими пучками в центральном цилиндре стебелька зародышевого побега.

Проследим за разветвлением сосудов, идущих в надземные органы молодого злака. Срезы показали, что часть проводящего пучка, идущая в первый ассимилирующий лист, прослеживается на продольных срезах побега в плоскости малого диаметра, а в колеоптиле — тоже на продольных срезах, но в плоскости большого диаметра.

Значительно труднее (и только на препаратах с продольных срезов в плоскости большого диаметра) удается наблюдать одновременно (показать на одной фотографии) проводящие пучки, идущие в колеоптиле и в первый лист, а также и то, что эти пучки, направляющиеся в первый лист, являются ответвлениями от пучков, идущих в колеоптиле.

Данные специальных анатомо-морфологических исследований показали, что питательные вещества эндосперма могут поступать не только в колеоптиле, но и в первый лист. Туда идут проводящие пучки, вышедшие из корового пучка и, следовательно, связанные с эндоспермом через пучок в щитке зародыша.

Общая схема расположения специализированных частей проводящего пучка в коровом пучке стебелька зародышевого побега овса представлена на рис. 40.

Переход всходящего злака на самостоятельное питание. Переход злака на самостоятельное питание многими авторами обычно связывается с началом ассимиляционной деятельности первого листа, т. е. с появлением всходов побега.

Наши наблюдения (1958) показали, что на самостоятельное питание растение переходит в фазе проростка, а после всхода злака этот переход не начинается, а завершается. Молодой проросток наряду с потреблением питательных веществ из запасов зерновки как бы стремится быстрее развить зачатки органов в зародыше и перейти на самостоятельное корневое и внекорневое питание. Главный корень зародыша, углубляясь в почву, активно высасывает из нее воду и поглощает из почвенного раствора минеральные вещества. На это указывает обильное развитие на корне корневых волосков. Вслед за главным корнем у хлебных злаков развиваются по очереди зачатки зародышевых

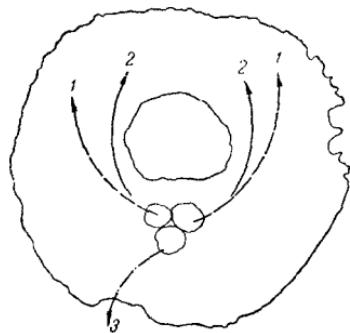


Рис. 40. Общая схема расположения специализированных частей в коровом проводящем пучке стебелька зародышевого побега овса посевного.
1 — к колеоптиле, 2 — к первому листу, 3 — к первому (главному) корню.

придаточных корней (рис. 41 и 42). На рисунках представлены проростки овса и пшеницы, у которых верхушка зародышевого побега только что вышла на поверхность почвы, а корни зародышевой системы уже имеют протяженность у овса около 26 см, а у пшеницы (рис. 42) — 35 см. Очевидно, самостоятельное питание проростка начинается с момента углубления в почву первого (главного) корня, а не с момента появления его первого листа над поверхностью почвы. Когда первый лист полностью сформируется (рис. 41, справа), корни растения представляют собой уже достаточно мощную систему (у растения на рис. 41 насчитывается 107 корней: 1 — главный, 3 — зародышевых придаточных и 103 — боковых; длина всех корней составляет 186 см).

Отметим, что, по Н. А. Максимову (1958), исследования, проведенные в последнее время, показали, что синтез аминокислот

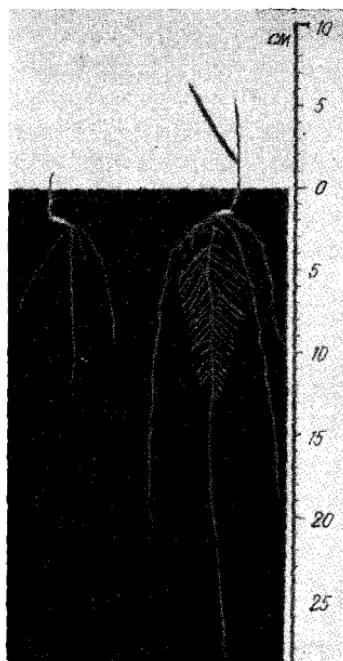


Рис. 41. Овес посевной в начале фазы всходов (слева) и в фазе 2-го листа.

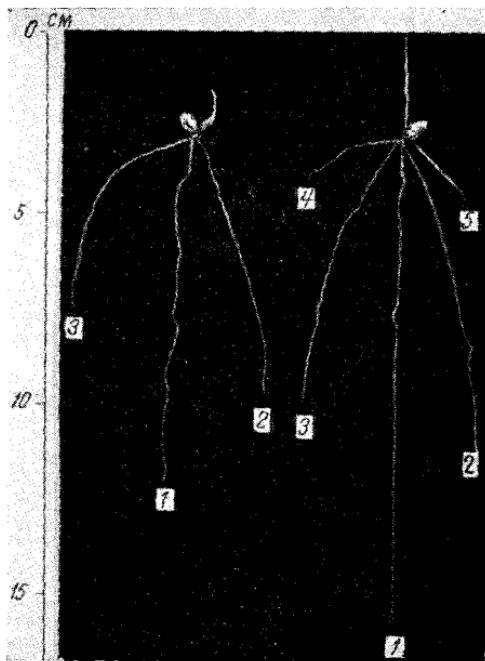


Рис. 42. Пшеница яровая в фазе проростков.
1 — главный корень, 2, 3, 4 и 5 — зародышевые придаточные корни.

совершается не только в листьях, но и в самих корнях при поступлении в них аммиака из почвы. Вероятно, аммиак из почвы может поступать и в корни проростка злака.

Следует принять во внимание новейшие обобщения К. Е. Овчарова и Е. Г. Кизиловой (1966), по которым сильно развитая корневая система проростков способствует не только большему поглощению элементов минерального питания и воды, но и усилению процессов синтеза в корнях.

Вот что пишет К. А. Тимирязев (1949) о начале самостоятельной жизни проростка: «Только с той поры, когда обособятся и вступят в свое отправление его органы, когда его корень углубится в землю, а стебель с листьями потягнется в воздух, к свету, только с той поры проявляется полная самостоятельная жизнь растения, выражаясь в питании за счет окружающих веществ, в настоящем усваивании веществ из внешней среды».

Н. В. Прикладов (1962) провел специальные исследования, доказывающие большую роль зародышевых корней в питании проростка. Прорашивание зерновок пшеницы сорта Гарнет проводилось в почве и в прокаленном и промытом дистиллированной водой песке. В песке проростки зародышей зерновок пшеницы были развиты слабо по сравнению с проростками в почве, и чем плодороднее была в опытах почва, тем мощнее они развивались. На основании многочисленных данных Н. В. Прикладов делает правильный вывод о том, что элементы питательных веществ почвы не только проникают в прорастающие зародыши через их зародышевые корни, но и активно включаются в совершающийся обмен веществ в прорастающих зерновках.

Изложенные факты подтверждают, что начало самостоятельного питания у проростка злака наблюдается с момента углубления в почву первого (главного) корня зародыша зерновки.

РОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ ЗЛАКА В ФАЗАХ ВСХОДЫ — КУЩЕНИЕ

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ЛИСТА ЗЛАКА

С давних пор сложилось представление о том, что лист злака состоит из двух частей: пластинки и влагалища. Уже Мальпиги (M. Malpighi, 1675) различал две части листа злака (рис. 43). В литературе встречается и другое мнение (В. Р. Вильямс, 1949б), согласно которому влагалище по существу не считается составной частью листа злака; свернутая часть листа, охватывающая междуузлия, называется листовым влагалищем и только в верхней своей части отгибается и образует листовую пластинку, которая называется листом злака.

Более 160 лет в отечественной литературе (И. А. Двигубский, 1805) известна подробная характеристика восьми форм язычков (каймы), встречающихся на листьях разных злаков. Однако как в прошлом, так и в наши дни язычок не считается частью листа злака. Данные наших многолетних исследований (1959—1964) позволили сделать вывод о том, что лист злака состоит из трех частей: пластинки, влагалища и язычка. Рассмотрим части листа подробнее.

Пластинка листа. По форме пластинки первый лист у всех видов злаков резко отличается от последующих листьев побега. У второго и последующих листьев главного побега верхушка формируется не закругленной, как

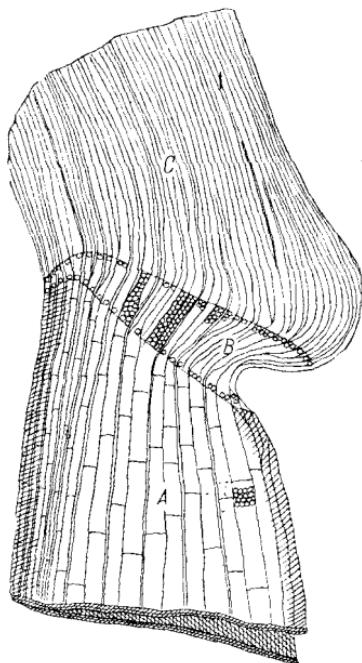


Рис. 43. Сочленение (B) двух (A, C) частей (зон) взрослого листа злака (*granoturcico*) по М. Мальпиги.

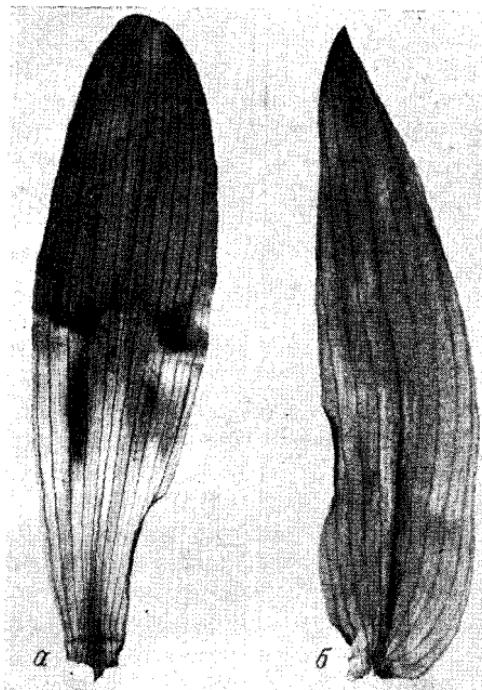


Рис. 44. Форма верхушек пластинок листьев кукурузы в начале фазы всходов. а — первый лист ($\times 2,2$), б — второй лист ($\times 3,2$).

у первого листа, а заостренной и занимает обычно около трети длины всей пластинки. Заостренная форма верхушки пластинки, на наш взгляд, позволяет ей вырасти (подняться), не повреждая себя и трубку предыдущего листа (рис. 44).

Влагалище. Влагалищем обычно называют нижнюю часть листа злака, представляющую собой трубку, более или менее охватывающую стебель. С морфологической (а особенно с биологической) точки зрения, влагалища листьев злаков почти не изучены, так как внимание ученых чаще всего обращалось на пластинку.

Рассмотрим некоторые наши данные, характеризующие влагалище листа злаков. Влагалища листьев даже с одного побега различаются между собой по форме. Первые (нижние) листья побегов многих злаков имеют частично замкнутые влагалища

(рис. 45, *а*), а у остальных листьев они целиком открытые (рис. 45, *б*). У главных побегов пшеницы и овса влагалища первого и второго листьев замкнуты приблизительно на половину их длины, а третьего — на одну треть (из 9 см длины влагалища третьего листа пшеницы яровой замкнутая часть равна 3 см, у овса соответственно из 6 см — 1,8 см).

Эти особенности строения отдельных влагалищ придают побегу не только прочность, но и позволяют раздвигать ранее сформировавшиеся влагалища растущими внутри трубки новыми органами. На рис. 45, *а* видны закрытые (замкнутые) влагалища у первого и второго листьев овса. На рис. 45, *б* представлены части четырех верхних листьев побега овса: четвертый и пятый — в зоне влагалищ, шестой и седьмой — в зоне пластинок в период их роста. Влагалище четвертого листа уже раздвинуто настолько, что его края лишь касаются один другого. Края влагалища пятого листа взаимно перекрываются на протяжении почти половины трубы побега.

Толщина влагалищ листьев увеличивается снизу вверх, от яруса к ярусу листьев на стебле (рис. 45). У первого листа она

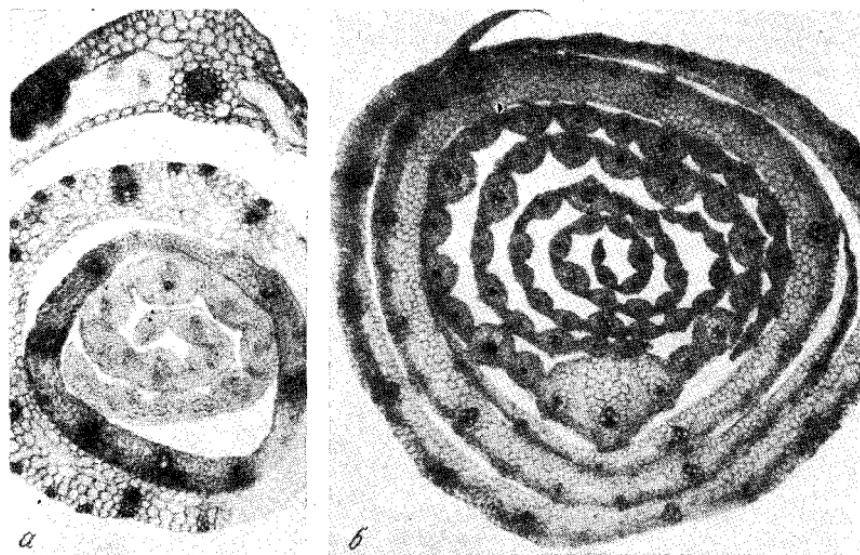


Рис. 45. Листья главного побега овса посевного при поперечных разрезах.
а — в фазе 2-го листа на линии поверхности почвы ($\times 45$); *б* — в фазе 7-го листа на высоте 5 см от поверхности почвы ($\times 17$).

равна 0,18 мм, у пятого — 0,41 мм, т. е. толще в 2,3 раза. В замкнутой части толщина влагалища всюду почти одинакова. В открытой части она резко меняется: наибольшая — в середине влагалища, наименьшая — в периферийной части поперечника влагалища (рис. 45, б).

Язычок. Представление о язычке как о пленчатом образовании, выступающем на границе влагалища и листовой пластинки, наиболее популярно. До сих пор язычок изучался с позиций систематики, как устойчивый систематический признак (Ал. А. Федоров и др., 1956; А. И. Носатовский, 1965 и др.). Действительно, в этом легко убедиться, если отогнуть или оторвать пластинку листа (рис. 46) и сравнить язычки различных видов злаков.

Между тем в литературе (И. А. Двигубский, 1805; В. Штрекер, 1931) указывалось на морфологическую связь «пленчатого придатка» (язычка) с внутренним слоем влагалища листа. К сожалению, эти интересные высказывания не были доказаны и прошли незамеченными, о чем можно судить по трудам, изданным в последние годы (БСЭ, т. 49; Л. И. Курсанов и др., 1966; Ал. А. Федоров и др., 1956). Нельзя считать также достаточно точным определение морфологии язычка, данное В. Г. Барышниковым (1951), который признает связь язычка только с влагалищем листа.

Данные наших исследований (1959—1961, 1964) позволили считать язычок третьей частью листа злаков. Все три части лис-



Рис. 46. Часть листа овса посевного в зоне язычка. Для показа язычка часть пластинки удалена ($\times 6$).

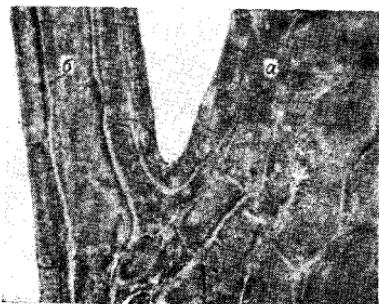


Рис. 47. Лист ежи сборной в зоне язычка при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 450$).
а — пластинка листа, б — язычок.

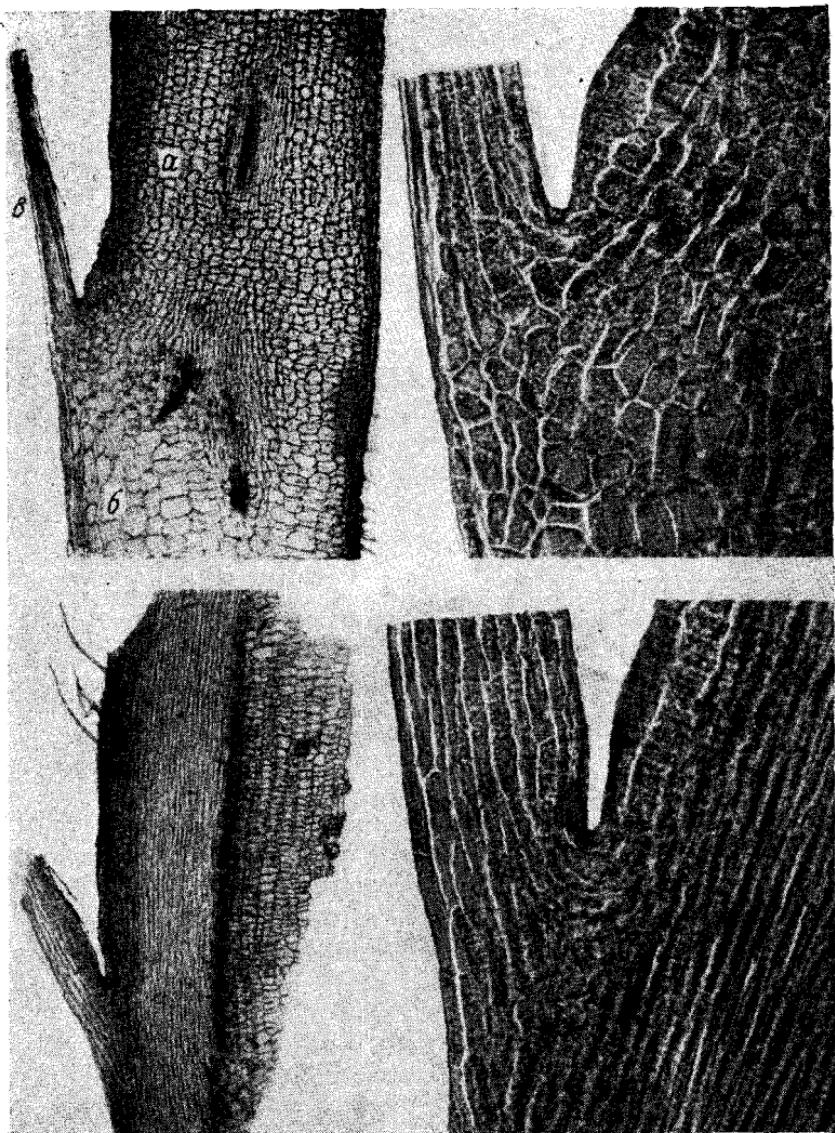


Рис. 48. Листья кукурузы в зоне язычка при продольных разрезах в спинно-брюшной плоскости (слева $\times 31$, справа $\times 110$).
а — пластинка листа, б — влагалище, в — язычок.



Рис. 49. Части листа ежи сборной при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости (слева $\times 110$, справа $\times 300$).
а — пластинка листа, б — язычок.

та (пластинка, влагалище, язычок) морфологически связаны между собой. Пластинчатый язычок листа ряда злаков формируется из четырех слоев клеток, из которых два морфологически связаны с двумя слоями клеток пластинки листа и, по-видимому, не отличаются от них ни формой клеток, ни их внутренней структурой. Два других слоя язычка находят свое продолжение в двух внутренних слоях влагалища листа (рис. 47). Толщина язычков в основании колеблется от 0,061 мм (ежа сборной) до 0,1 мм (овес посевной). Измерения показали, что язычок листа ежи сборной в 11 раз тоньше пластинки листа, а язычок листа ржи озимой — в 7,5 раза.

Если у ржи озимой, овса посевного или ежи сборной пластинчатый язычок листа формируется из четырех слоев клеток (рис. 47), то у кукурузы (сорт Стерлинг) — из 6—10 слоев клеток (рис. 48), и толщина его обычно равна 0,20—0,25 мм, т. е. в 2—3 раза больше, чем у овса посевного, и в 3—6 раз больше, чем у ежи сборной.

Зубчики на язычках листьев (рис. 49), по-видимому, ничем не отличаются от зубчиков на пластинке листа. Кроме того, наличие зубчиков, развившихся из клеток внешнего слоя язычка, может также служить доказательством происхождения последнего из эпидермиса листа.

Нельзя не согласиться с некоторыми авторами (B. C. Sharpen, 1942 и др.), что язычок происходит исключительно из клеток эпидермиса листа. Вместе с тем наши наблюдения за формированием листа у злаков показали, что развившийся язычок не

изолирован также и от подстилающей его ткани пластинки и влагалища листа. На срезах взрослых листьев кукурузы видим несколько слоев клеток язычка (до половины его толщины), морфологически связанных с 3—4 слоями клеток пластинки листа. Часть других слоев язычка находит свое продолжение во внутренних слоях влагалища (рис. 48). Подобная закономерность свойственна взрослым листьям других злаков и была выявлена нами в 1959 г.

РОСТ ЛИСТА ГЛАВНОГО ПОБЕГА

Изучение листьев имеет почти 300-летнюю историю. Листья многих видов растений были изучены Мальпиги (M. Malpighi, 1675, 1686). Но в его трудах мало данных о листьях злаков, а представления о ходе роста частей листа ошибочны. По Мальпиги, лист злака начинает формироваться с влагалища (рис. 50), позднее на его верхушке вырастают волоски (вероятно, язычок — Г. М. Д.) и лишь вслед за этим формируется пластинка листа.

Такое ошибочное представление об этапах роста листа злака вошло в русские учебники (М. Максимович, 1828).

Около середины прошлого столетия Эйхлер (A. W. Eichler, 1861) посвятил свои исследования листьям различных расте-

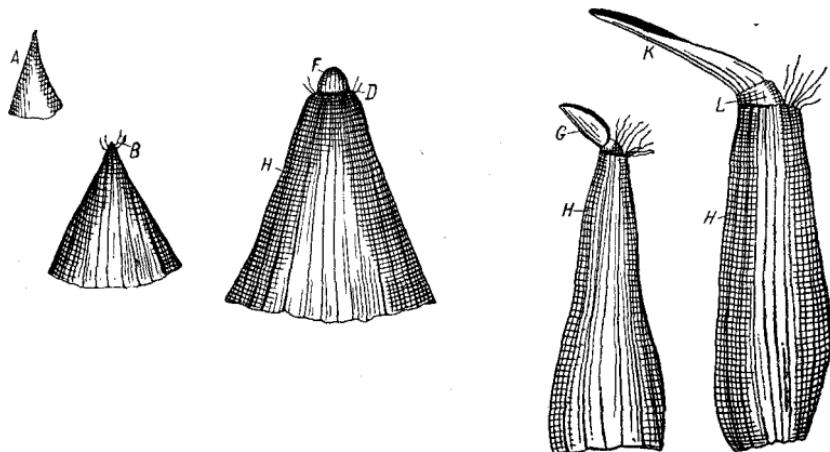


Рис. 50. Ход формирования листа у злаков по М. Мальпиги.

А — зачаток листа в почке, В — появление волосков на верхушке основания листа (нижняя зона). F, G, K — этапы формирования верхней зоны листа; H — основание листа (нижняя зона), D, L — место сочленения зон листа.

ний, но наряду с положительными данными он не только не выявил и не исправил ошибочных представления Мальпиги, но даже усугубил их. Случилось это, на наш взгляд, потому, что Эйхлер представил ход формирования листьев многих растений, не рассмотрев особенностей формирования листа у злаков. По его мнению, лист растения закладывается на стебле близ его верхушки. Этот зачаток листа Эйхлер назвал примордиальным. Позднее зачаток листа дифференцируется на две части: основную, дающую начало основанию листа и его прилистникам, и верхнюю, из которой развивается пластинка листа с ее сегментами. Черешок листа развивается интеркалярно между основанием листа и листовой пластинки.

В конце XIX века Дейнега (V. Deinaga, 1898) впервые представил убедительные данные о том, что формирование листа злака начинается не с влагалища, а с пластинки листа. Однако у Дейнеги оказалось две точки зрения о времени заложения язычка листа злака. В немецком издании (V. Deinaga, 1898) читаем: «Здесь (в основании пластинки) позднее залагается на верхней поверхности листа язычок (*ligula*)». В русском издании (В. А. Дейнега, 1902) написано: «Пластинка листа растет своим основанием... В этой же области довольно рано залагается на верхней поверхности листа язычок (*ligula*)».

Гофмейстер (W. Hofmeister, 1868) в числе первых исследователей указал на интеркалярный рост в двух зонах листа злака: в основании пластинки и в основании влагалища листа. Позднее подтверждение этой точки зрения находим в данных Дейнеги (V. Deinaga, 1898). Ее разделяет и ряд ученых: Гичкок (A. S. Hitchcock, 1914), Р. Ю. Рожевиц, 1937; И. Г. Серебряков, 1952 и др.

В 1949 г. В. Г. Барышников предложил говорить не о двух самостоятельных зонах роста, а об общем прогрессивном возрастании интенсивности роста к основанию листа, при котором влагалище начинает удлиняться лишь после того (или сразу после того), как пластинка завершит рост.

Наша точка зрения на ход роста и формирования первого листа злака рассмотрена в главе II: начало роста первого листа связано с ростом зародышевого побега на пути от зерновки к поверхности почвы, а также с выходом на свет первого листа из-под покрова колеоптиле.

Во время выхода пластинки первого листа из-под колеоптиле в верхушке пластинки, по-видимому, под действием света (см. глава II, стр. 48) вырабатываются какие-то физиологи-

чески активные вещества, которые, опустившись в основание листа, как бы дают сигнал к началу заложения здесь язычка. С появлением первой клетки язычка выявляется влагалище листа. Влагалище листа растет до тех пор, пока в результате удлинения оно не вынесет (не поднимет) из почвы язычок листа на определенную высоту над верхушкой колеоптиле. Очевидно, в клетках-перископах язычка (рис. 51), опять-таки под влиянием дневного света, образуются физиологически активные вещества, замедляющие и останавливающие рост влагалища. Формирование первого листа на этом заканчивается.

В литературе нет данных, характеризующих процесс формирования каждой части листа злака, поэтому необходимо было попытаться показать ход этого процесса, чтобы не только вос-

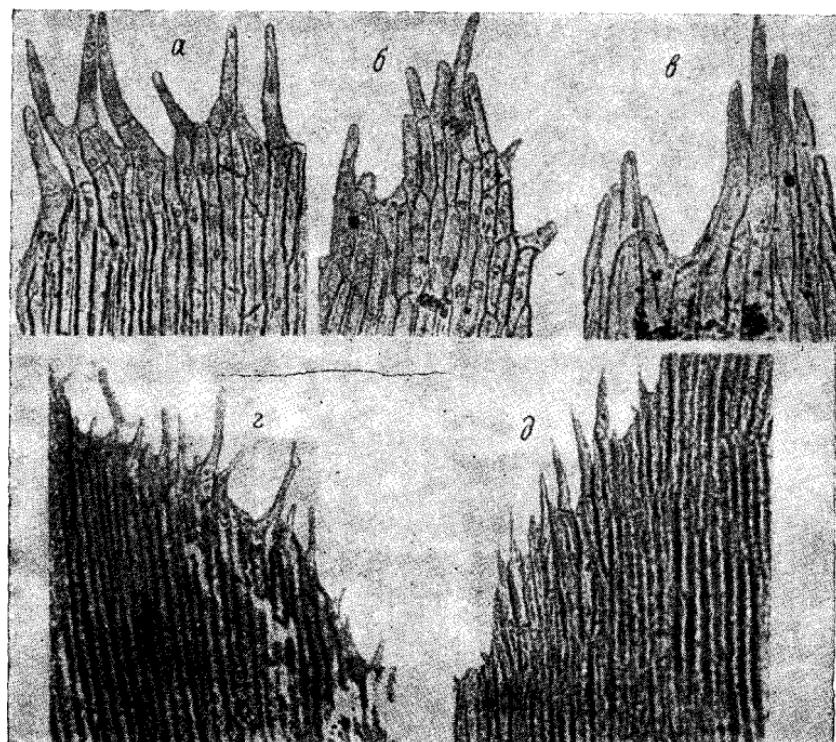


Рис. 51. Клетки-перископы, обрамляющие язычки листьев злаков ($\times 120$).

а — пшеница яровая, б — рожь озимая, в — овес посевной, г — тимофеевка луговая, д — ежа сборная.

полнить существующий пробел и ответить на эти вопросы, но и еще раз анатомо-морфологическим путем подтвердить подмеченную нами закономерность формирования листа в связи с формированием побега.

С этой целью на опытном поле Ленинградского сельскохозяйственного института в 1960 г. были посажены в различные сроки и на различную глубину семена пшеницы яровой (сорт Лютесценс 62), пшеницы озимой (сорт Боровичская) и овса посевного (сорт Золотой дождь). Для микросъемки готовились срезы со свежесобранных побегов или отдельных листьев. Препараты окрашивали раствором сафранина в глицерине.

Данные этих исследований подтвердили наши (1959—1961, 1964) выводы о закономерности формирования листа и побега у некоторых злаков. Язычок на первом листе у главных побегов начинает формироваться лишь в то время, когда верхушка первого листа побега под покровом колеоптиле достигла поверхности почвы и начинает выходить из-под колеоптиле. Поэтому место появления язычка зависит от глубины заделки зерновок в почву. Как видно из рис. 52, из заглубленных зерновок пшеницы (при прочих равных условиях) пластинки первых листьев вырастают непременно длиннее. Вместе с тем наблюдения выявили различия во времени закладки язычка на листьях у разных видов злаков. Кукуруза в этом отношении имеет свои особенности по сравнению с пшеницей и овсом. Поэтому мы не исключаем вероятности возникновения язычка на листе злака в результате действия (одновременно или врозь) каких-то иных реакций, происходящих в растении.

Если говорить о язычке листа, о месте его возникновения, то, по мнению Р. Ю. Рожевица (1937), влагалище разрастается над пластинкой в виде так называемого язычка. В агрономической литературе распространено мнение, что в период второго этапа онтогенеза идет дифференциация зачатков влагалищ стеблевых листьев и что язычок начинает формироваться в месте перехода влагалища листа в пластинку (Ф. М. Куперман и др.).

Между тем представление об истинном, начинающемся с пластинки порядке формирования частей листа злака появилось более 60 лет назад (V. Deinega, 1898; P. Bugnon, 1921; B. C. Sharman, 1941, 1942) и вошло в крупные морфологические обзоры и учебники по морфологии растений (K. Goebel, 1922, 1933; W. Troll, 1939).

Данные наших исследований подтверждают эти представления (рис. 53). До появления язычка нет никаких признаков,

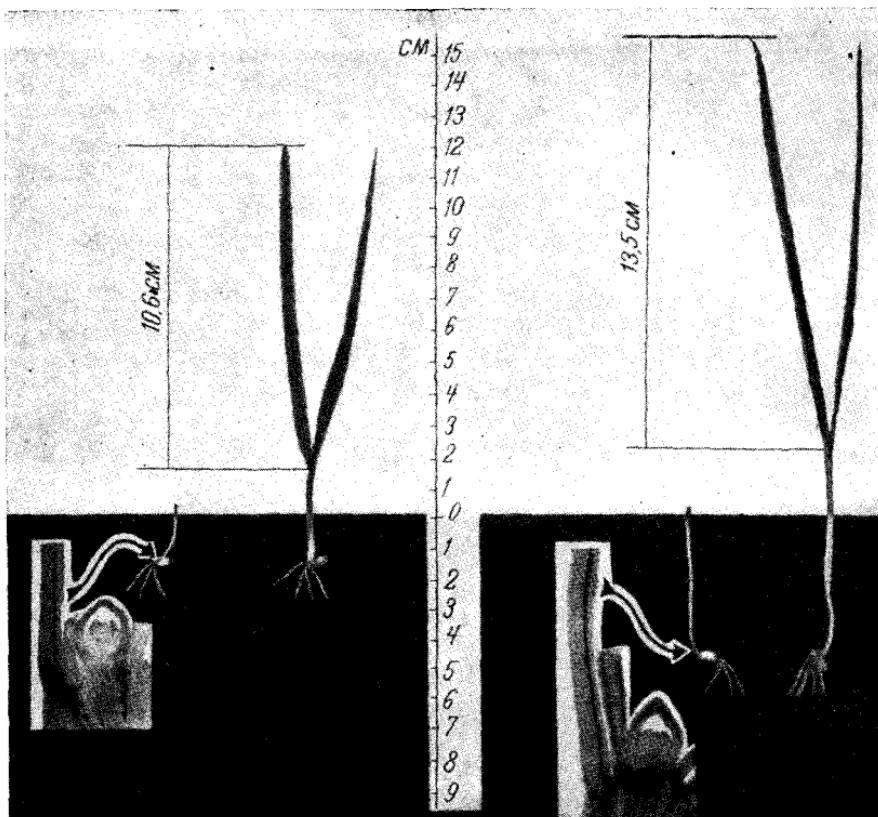


Рис. 52. Длина пластинки первого листа главного побега пшеницы озимой в зависимости от глубины заделки зерновки в почву (1,5 см слева и 4,5 см справа). На микрофотографиях — продольные разрезы главного побега в зоне конуса нарастания ($\times 17$). Стрелками отмечено место язычка, начавшего формироваться на первом листе главного побега в начале фазы всходов.

указывающих на существование границ между пластинкой и влагалищем листа; появление его первой клетки является единственным признаком этой границы. На первом листе зародышевого побега пшеницы озимой или овса посевного язычок начинает формироваться на расстоянии 0,4—1,5 мм от места основания листа (от места заложения листа в меристеме конуса нарастания стебелька), в то время как верхушка листа уже до-

стигла поверхности почвы и начинает выходить из-под колеоптиле. Следовательно, в зависимости от глубины заделки зерновок в почву длина пластинок первых листьев пшеницы озимой (рис. 52) составляет около 1,5 и 4,4 см, а влагалища этих листьев — соответственно только 0,4 и 1,5 мм. Таким образом, у нас нет сомнений в том, что лист злака начинает формироваться не с влагалища, а с пластинки, с ее верхушки. Лишь с началом формирования язычка можно различать части листа злака (рис. 52 и 53).

Наиболее обоснованные данные исследований о происхождении язычка представлены Шерманом (B. C. Sherman, 1942). Шерман прав, утверждая, что язычок формируется из клеток эпидермиса листа. Это подтверждается и нашими исследованиями.

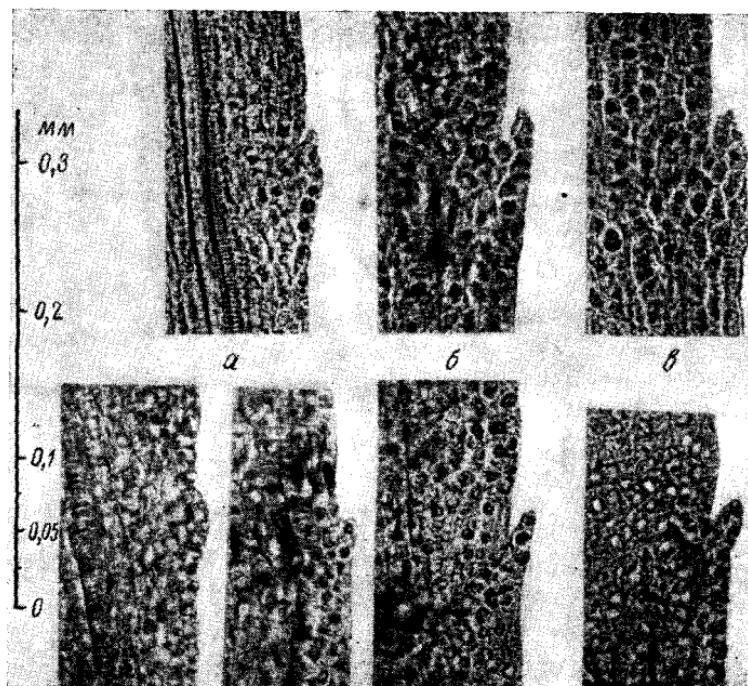


Рис. 53. Процесс формирования язычка на первом листе главного побега пшеницы озимой (верхний ряд) и овса посевного (нижний ряд) в начале фазы всходов (продольные разрезы в спинно-брюшной плоскости).

α — верхушка пластинки первого листа начала выходить из-под колеоптиле,
β — верхушка поднялась над колеоптилем на 1,0—1,5 см, γ — на 2—3 см.

Однако следует еще раз отметить очевидную связь и участие в формировании язычка подстилающих клеток пластиинки и влагалища листа. Эта связь четко наблюдается на продольных срезах листа на той стадии роста, когда язычок имеет длину около 0,13 мм и состоит из 6—7 рядов клеток, а поперечник его уже начинает формироваться из четырех слоев клеток. Да и в момент формирования первых клеток язычка (рис. 53) также можно наблюдать картину, свидетельствующую о тесной связи между клетками язычка и соседними клетками пластиинки и влагалища листа.

Можно привести еще один пример. На продольных срезах листа кукурузы в середине язычка есть несколько рядов клеток с хлорофиллом, а между тем клетки эпидермиса листа, как известно, не имеют хлорофилла. Это также доказывает участие в формировании язычка клеток пластиинки и влагалища листа.

Для того чтобы показать изменения длины пластиинки и влагалища того или иного листа в период их роста, мы применяли следующую методику. Ежедневно в одни и те же часы выкапывали по 5—6 растений. С каждого побега осторожно снимали все листья и засушивали их в расправленном (развернутом) виде, стороной листа язычком вверх. Из наиболее типичных листьев составляли диаграммы, показывающие ежедневную длину пластиинки и влагалища соответствующего листа (рис. 54). На таких диаграммах надземная часть каждого листа располагалась на белой бумаге, а подземная — на черной.

Изучая длину первого листа овса в возрасте восьми дней (рис. 54), можно убедиться в том, что лист злака действительно начинает формироваться с верхушки пластиинки. В начале роста язычка длина листовой пластиинки 2,2 см (19 июня), а в окончательно сформированном виде (26 июня) — 7 см. Следовательно, с момента закладки язычка рост пластиинки продолжается, одновременно с ней растут и остальные части листа. При этом рост идет не только в длину, но и в ширину и в толщину. Ширина пластиинки первого листа у язычка (рис. 55, в и г) 2,6 мм, на уровне поверхности почвы — 3,5 мм, а на высоте 2—4 см от поверхности почвы (в зоне наибольшей ширины) — около 4,5 мм.

Утолщение растущей пластиинки листа можно наблюдать только на срезах, фотографируя их при большом увеличении. Толщина пластиинки листа над бугорком формирующегося язычка 0,30 мм, и в дальнейшем, по мере роста пластиинки, эта величина не превышает 0,35 мм.

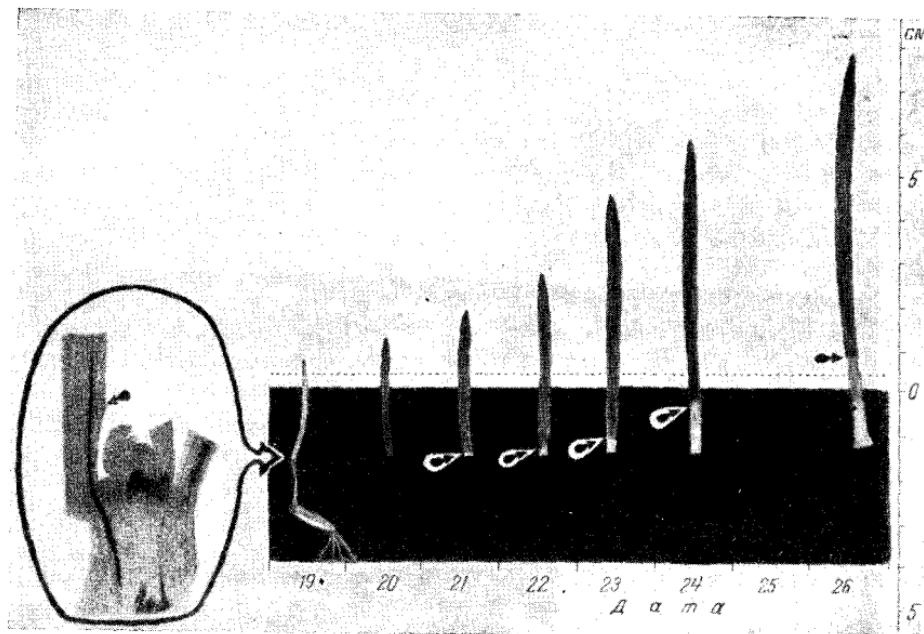


Рис. 54. Длина пластиинки и влагалища первого листа овса посевного в период формирования побега (с 19 по 26 июня 1960 г.). Глубина заделки зерновок в почву 3 см. Стрелками показано место язычков, видимых невооруженным глазом на отделенных от стеблей листьях. Высота верхушки колеоптиле над поверхностью почвы отмечена пунктиром. На микрофотографии — продольный разрез главного побега (проба 19 июня) в зоне конуса нарастания ($\times 23$). Стрелка указывает на язычок первого листа побега.

У пластиинки взрослого листа в самой широкой ее части поперечник меньше, чем у влагалища. Однако в зоне начала роста язычка это отношение обратное (рис. 54). Толщина влагалища листа у конуса нарастания 0,23 мм, т. е. составляет около 77% толщины пластиинки у язычка листа.

Отметим еще одно обстоятельство, связанное с сочленением пластиинки, влагалища и язычка у взрослого листа злака. Это сочленение образуется по кривой, выпуклой в сторону пластиинки. Поэтому влагалище в середине (у центральной жилки) листа всегда длиннее (выше над почвой), чем у краев. Как показали наши исследования, это явление наблюдается в начале всходов злака и вызывается тем, что формирование язычка на листе начинается на разной высоте от конуса нарастания.

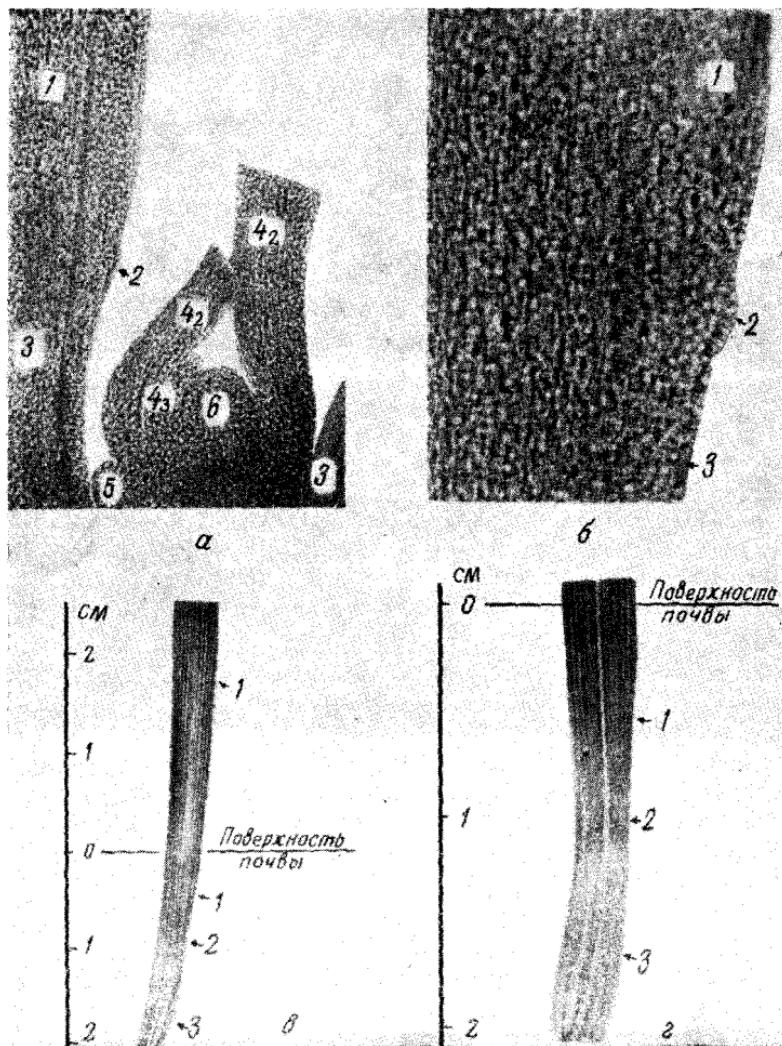


Рис. 55. Рост различных частей первого листа главного побега овса посевного в начале фазы всходов (*а* — $\times 50$, *б* — $\times 125$, *в* — $\times 1,2$, *г* — $\times 2,7$).

1 — пластинка листа, 2 — язычок листа, 3 — влагалище листа, 4₁ — пластинка второго листа, 4₃ — пластинка третьего листа, 5 — почка в пазухе первого листа, 6 — верхушка конуса нарастания стебля главного побега.

ЖИЛКОВАНИЕ ЛИСТЬЕВ ЗЛАКОВ

Жилкованием листа называется распределение жилок по поверхности пластинки листа (А. А. Яценко-Хмелевский, 1961). Это определение не совсем удачно, так как оно не учитывает наличия влагалища.

Р. Ю. Рожевиц (1937) считает, что жилки листа злаков — это сосудистые пучки, тянувшиеся вдоль всей пластинки листа. По мнению Ал. А. Федорова (1958), многочисленные жилки, вступающие в пластинку, сходятся у ее вершины. Между тем по нашим данным (1960а), только часть сосудистых пучков (жилок), проходящих в широкой части, тянется вдоль всей пластинки листа (рис. 56). У второго листа овса, например, лишь 3—5 сосудистых пучков начинаются на заостренной верхушке, а остальные 8—10 жилок формируются ниже (позднее) по мере расширения пластинки. Лишь у пластинки первого листа, имеющей всюду почти одинаковую ширину, начало всех жилок сосредоточено у верхушки на участке длиной не более 1 см.

Обычно считается (Р. Ю. Рожевиц, 1937), что жилкование влагалища листа тесно связано с его пластинкой (см. рис. 46). Но, оказывается, подобная картина жилкования листьев наблюдается не у всех злаков.

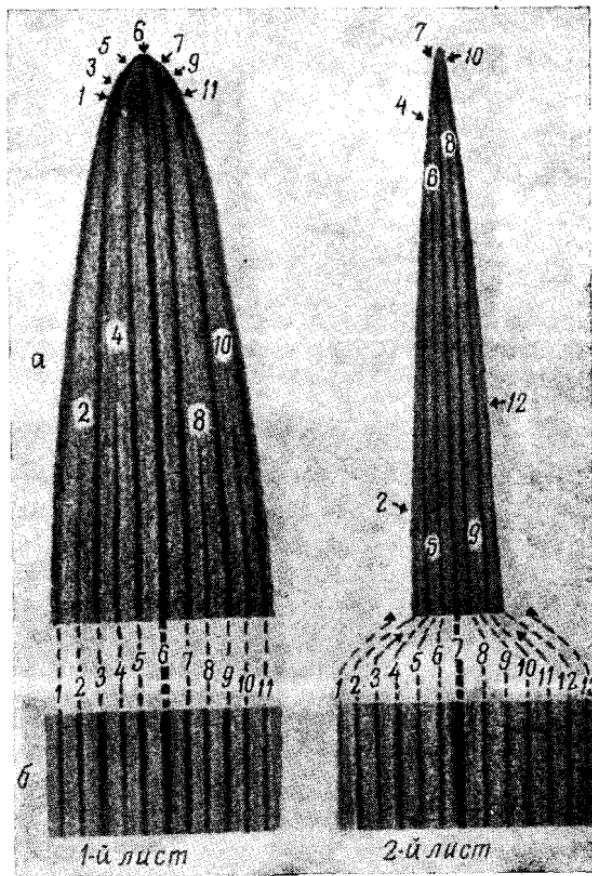
Если в литературе существует единство взглядов на продольное жилкование листьев злаков, то мнения о наличии в них поперечных соединений, или анастомозов, противоречивы. В ряде монографий по морфологии и анатомии растений (И. Г. Серебряков, 1952; В. Г. Александров, 1966 и др.) и учебников по ботанике (В. В. Суворов, 1961; N. T. Gill, K. C. Vear, 1958 и др.) ни анастомозы, ни вопрос об их наличии или отсутствии не рассматриваются.

Р. Ю. Рожевиц (1937) считает, что у большинства злаков продольное жилкование листовой пластинки существует без поперечных соединений. Лишь у злаков первых четырех триб системы жилкование листовой пластинки сетчатое, т. е. между продольными жилками имеются короткие поперечные анастомозы. Признак этот, очевидно, весьма древний, связанный с обитанием предков злаков во влажных климатических условиях и сохранившийся до настоящего времени только у наиболее примитивных видов.

Другие исследователи (В. Ф. Раздорский, 1949 и др.) признают существование анастомозов в листьях всех злаков. Однако большинство авторов (Л. И. Курсанов и др., 1966; W. Troll,

Рис. 56. Форма и жилкование пластинок листьев овса посевного ($\times 6$).

а — верхушка пластинки,
б — широкая часть пластинки.
Жилки обозначены
цифрами.



1954; Ал. А. Федоров и др., 1956) считают, что в листьях злаков имеется только параллельное (продольное) жилкование, без анастомозов.

В некоторых работах можно найти высказывания о существовании анастомозов в листьях кукурузы. Наши исследования подтверждают это положение. Длинные анастомозы (0,34—0,40 мм) наблюдаются во влагалищах листьев кукурузы (рис. 57, в), короткие — в их пластинках, причем в пластинке первого листа анастомозы имеют длину около 0,10—0,13 мм (рис. 57, а), а пятнадцатого листа — 0,032—0,04 мм (рис. 57, б).

Что представляют собой анастомозы в листьях кукурузы? По мнению Бари (А. Вагу, 1877), анастомоз формируется из

нескольких рядов коротких трахей. По мнению В. Ф. Раздорского (1949), анастомозы — это очень тонкие перемычки, соединяющие продольные сосудистые пучки в листьях всех злаков. В. Г. Александров (1966) считает, что соседние жилки связаны одна с другой лишь в тех

местах листа кукурузы, где клетки обкладки одной жилки соединяются с клетками обкладки соседней жилки при посредстве клеток, похожих по физиологическим особенностям на клетки обкладки.

По нашим данным, анастомозы в листьях кукурузы представляют собой проводящие пучки (рис. 58), соединяющие как флоэму, так и ксилему двух соседних жилок. Диаметр анастомоза равен примерно 0,07 мм.

На рис. 57, б наблюдаются анастомозы длиной 0,02—0,03 мм, развившиеся в тех частях листьев кукурузы, где клетки обкладки соседних жилок соприкасаются друг с другом.

Сочленения анастомозов с продольными жилками в листе кукурузы наблюдаются под различными углами (рис. 58).

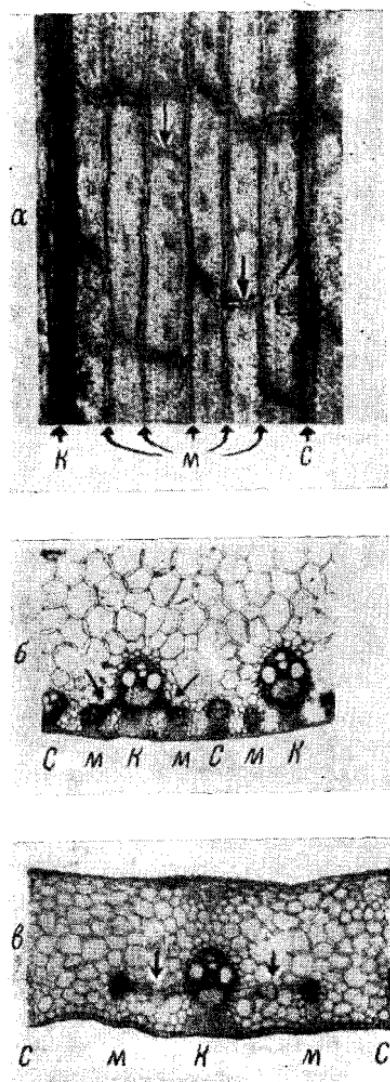
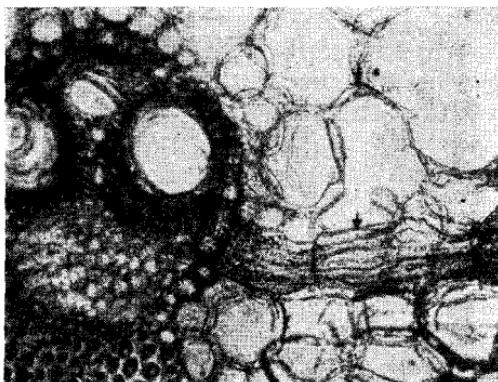
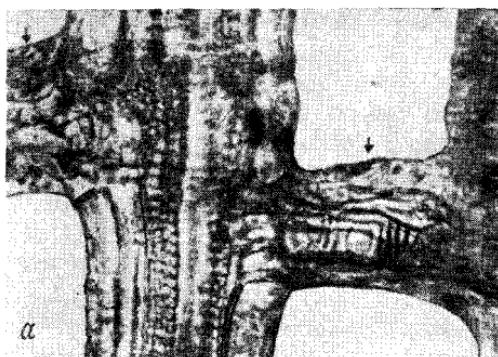


Рис. 57. Жилкование листьев кукурузы.
а — часть пластинки первого листа, в промежутках между жилками видны силуэты устьиц ($\times 35$), б — часть главной жилки пластинки пятнистого листа в поперечном разрезе ($\times 21$), в — часть влагалища пятнистого листа в поперечном разрезе ($\times 21$); продольные жилки: к — крупные, с — средние, м — мелкие; стрелками обозначены поперечные соединения, или анастомозы.

Рис. 58. Пучки поперечных сосудов — анастомозов (отмечены стрелками), соединяющих соседние продольные жилки в пятнадцатом листе кукурузы.

α — в пластинке листа при продольном разрезе ($\times 435$), на нижнем снимке во влагалище листа при поперечном разрезе ($\times 123$).



ОСОБЕННОСТИ РОСТА И ФОРМИРОВАНИЕ ЗЛАКА В ФАЗАХ ВСХОДЫ — КУЩЕНИЕ

Биологическая сущность всхода злака. О появлении всходов судят по первому развернувшемуся над поверхностью почвы (рис. 59) ассимиляционному листу. И тем не менее развертывание первого листа — это только внешнее, зрительно воспринимаемое явление всхода. Биологическая сущность развития нового растения в процессе всхода этим не исчерпывается.

Возможно, многие исследователи уже задавали себе вопрос: почему в почке зародыши зерновки несколько зачатков листьев? Ведь не существует хлебного злака с зачатком только одного листа. Может быть, числом зачатков определяется жизненность зародыша злака? Не удастся первому листу пробиться на по-

верхность почвы — ему на смену начнет расти и взойдет второй, погибнет второй — может взойти третий. Трудно предположить, что погибнут все 5—7 листьев, имеющихся, например, в зародыше зерновки кукурузы.

Однако наблюдения отвергли эту заманчивую гипотезу. Злаки всходят первым листом в результате роста зачатка первого листа зародыша. Гибель этого листа влечет за собой отмирание всех частей и органов проростка. Вот почему подчеркиваем, что под всходами злака следует понимать не просто появившийся первый лист, а развернувшийся над поверхностью почвы первый лист, выросший из первого зародышевого листа.

Злаки приспособились прорастать и будучи еще в колосе на материнском растении, и на поверхности почвы, и в толще ее. Но для развития из зародыша зерновки нового, более продуктивного растения обязательна заделка зерновки в почву. Недостаточно в период всходов вырасти зародышевым корням и подняться над почвой зеленому листу. Необходимо, чтобы конус нарастания стебелька зародышевого побега остался в почве и обязательно на достаточной глубине от ее поверхности (рис. 59). Ведь из конуса нарастания будет продолжаться формирование главного (материнского) побега и развитие его узла кущения, дающего начало нескольким (у многолетних травянистых злаков — многочисленным) продуктивным боковым побегам и их узловым корням. Наконец, отличная перезимовка растений также сильно зависит от глубины залегания узла кущения, что убедительно было доказано опытами (С. Г. Топор-

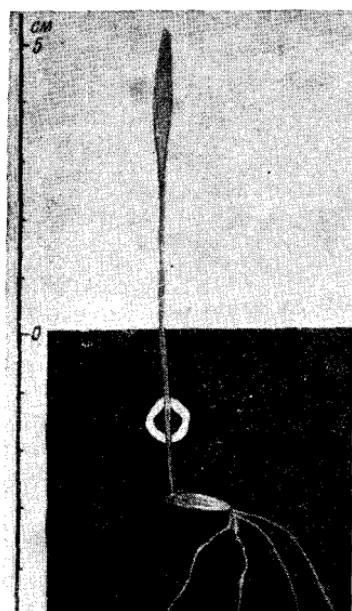


Рис. 59. Растение овса посевного в фазе всхода. Выделен конус нарастания стебелька побега (на глубине около 1,5 см).

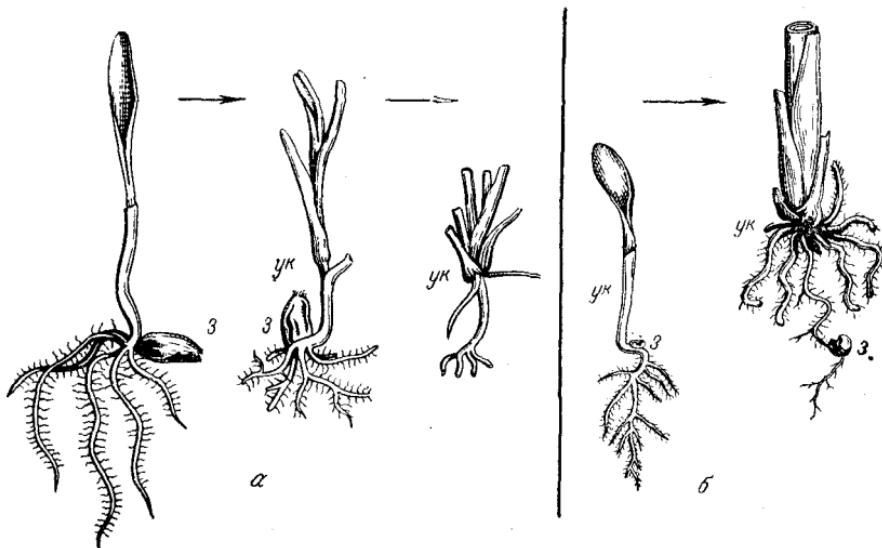


Рис. 60. Части растений пшеницы яровой (а) и проса (б) по М. Мальпиги. з — зерновка, ук — конус нарастания и место формирования узла кущения. Стрелки показывают изменения растений в течение вегетации.

ков, 1899). Таким образом, вынос из зародыша зерновки конуса нарастания — очень важное биологическое свойство, замеченное у злаков еще Мальпиги, Боннетом и др. (M. Malpighi, 1679; Ch. Bannet, 1754). К сожалению, теперь об этом свойстве злаков редко упоминается в литературе (рис. 60).

На основании наших наблюдений необходимо сделать вывод о биологической сущности всходов злаков. Она состоит в том, что во время всходов завершается у злака два основных процесса: развертывание над поверхностью почвы первого листа зародыша и вынос (подъем) конуса нарастания стебелька из зародыша зерновки в горизонт почвы, расположенный между зерновкой и поверхностью почвы (рис. 59).

Формирование главного побега. Закономерность формирования первого листа в период его всхода, рассмотренная во II главе, в полной мере относится ко всем последующим листьям главного побега злака. Как ни непривычно это звучит, но каждый лист злака всходит заново. Первый лист всходит под защитой трубки колеоптиле (рис. 61), а второй — трубки из влагалища первого листа. В этих процессах сходная с колеоптиле

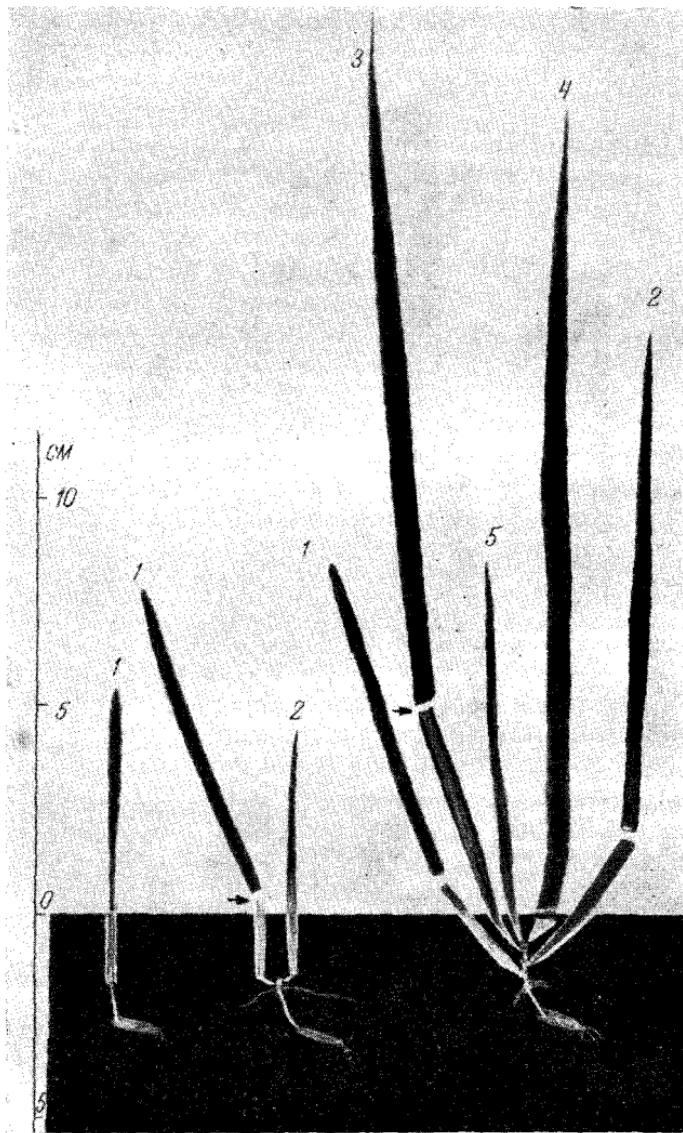


Рис. 61. Формирование главного побега овса посевного (1959 г., от фазы всходов до фазы 5-го листа).
1, 2, 3, 4 и 5 — порядковый номер листьев. Стрелками у 2-го и 3-го растений отмечены высота трубки из влагалищ листьев.

функция выполняется, по-видимому, внутренним слоем влагалища листа, завершающимся внутренним слоем язычка с клетками-перископами. И поэтому влагалище каждого следующего листа вырастает непременно длиннее (выше), чем у предыдущего листа.

В отличие от колеоптиле в листьях происходят фотосинтез и транспирация. Эти процессы протекают в пластинке листа и в продолжающих ее внешних слоях влагалища листа. Чтобы полнее обеспечивать возрастающие потребности растения в воздушном и корневом питании, растущему злаку нужно быстро увеличивать поверхность листьев. Вероятно, поэтому у злаков очередной лист вырастает большей величины, чем предыдущий (рис. 61), так как очередной лист до выхода своей верхушки на дневной свет растет вверх (удлиняется) по более длинной трубке, образованной влагалищами и поднявшейся над ними скрученной (или сложенной — как у ежи сборной) частью пластинки предыдущего листа. Пластинка и влагалище первого листа самые короткие, потому что они растут внутри самой короткой трубки — колеоптиле, заканчивающего свой рост (как об этом говорилось выше) сразу же с выходом на поверхность почвы.

Вероятно, для увеличения размеров пластинки у второго и последующих листьев главного побега верхняя часть формируется не закругленной, как у первого листа, а заостренной и занимает около трети длины пластинки. Кроме того, заостренная форма пластинки помогает ей избежать деформации при прохождении через трубку предыдущего листа.

Переход злака из фазы всходов в фазу кущения связан с изменениями в конусе нарастания, на что растению необходимо время (для пшеницы яровой и овса — около двух недель) и достаточное количество питательных веществ и воды. Питание злака из почвы через растущие корни непрерывно усиливается. Интенсивность воздушного питания растений также быстро возрастает, так как за 10—12 последующих за всходами дней вырастают по очереди второй и третий листья, зародыши которых обычно бывают в зародыше зерновки.

Образование боковых побегов (побегообразование). Выращивание высоких урожаев почти всех однолетних и многолетних злаков немыслимо без боковых побегов, развивающихся на растении в результате побегообразования, кущения (А. А. Измайльский, 1881; П. В. Лебедев и др., 1966). В переходный от всходов к кущению отрезок времени продолжают формиро-

ваться зачатки надземных вегетативных органов главного и боковых побегов. Верхушка конуса нарастания стебля главного побега продолжает расти, вследствие чего он удлиняется, на нем по очереди формируются зачатки новых листьев (рис. 62). Одновременно с этим часть стебелька бывшего зародышевого побега — зона прикрепления первых трех листьев, превращается в узел кущения главного (материнского) побега, поскольку здесь близ поверхности почвы из меристемы стебля в пазухах листьев формируются почки — зачатки боковых побегов и узловые корни (рис. 63).

Начало фазы кущения пшеницы, ржи или овса совпадает с фазой 4-го листа, развивающегося на главном побеге. Фаза кущения главного побега начинается с появления над поверхностью почвы первого бокового побега. Этим появившимся первым побегом у отдельного растения может оказаться не только



Рис. 62. Часть главного побега овса посевного в фазе 3-го листа при продольном разрезе в плоскости малого диаметра ($\times 45$).
к — колеоптиле; 1, 2, 3, 4 и 5 — порядковый номер листьев побега.

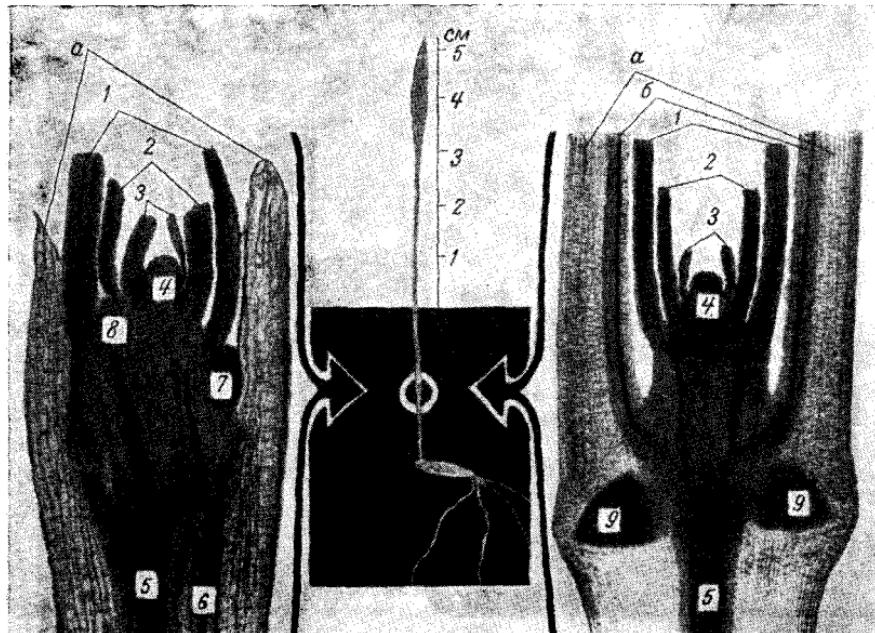


Рис. 63. Начало формирования узла кущения у овса посевного. На среднем рисунке главный побег в фазе всходов. Справа и слева — зона, отмеченная на среднем рисунке овалом, в двух продольных разрезах приблизительно под углом 90° (×20).

а — колеоптиле, б — проводящие пучки в колеоптиле, 1 — первый лист, 2 — второй лист, 3 — третий лист, 4 — верхушка конуса нарастания главного побега, 5 — центральный цилиндр в стебельке зародышевого побега, 6 — проводящий пучок, вышедший из щитка зародыша в зоне стебелька зародышевого побега, 7 — почка бокового побега, развившаяся на стебельке в пазухе колеоптиле, 8 — почка бокового побега, развившаяся на стебельке в пазухе первого листа, 9 — колеоптильные корни в узле кущения.

ко тот, что развился из почки в пазухе первого листа. Им может быть боковой побег из почки в пазухе второго, третьего или только четвертого листа. Если фаза кущения началась с развития побега из почки в пазухе второго листа, то его появление над поверхностью почвы совпадает с появлением пятого листа на главном стебле, если же из почки в пазухе третьего листа (рис. 64), то совпадает с появлением шестого листа и т. д.

У пшеницы, например, первый боковой побег может развиваться из почки в пазухе колеоптиле, которая наблюдается в зародыше зерновки (см. рис. 3, стр. 8). В этом случае боковой побег появляется над поверхностью почвы одновременно с третьим листом главного побега.

Факты говорят против тех исследователей (Н. Н. Крашенинников, 1955; П. И. Подгорный, 1963), которые утверждают, что кущение начинается с появления узловых корней. Действительно, из узла кущения первые корни появляются в фазе 1-го листа (овес, тимофеевка и др.) или в фазе 2-го листа (кукуруза и др.), но все это корни главного (материнского) побега, а не боковых (рис. 63).

Как известно, ряд современных сортов кукурузы имеет очень слабое кущение, часто боковые побеги (пасынки) у них совсем не развиваются. Между тем узел кущения у кукурузы формируется в обычном порядке, узловые корни главного побега, начиная с фазы второго листа, нормально развиваются в течение всей жизни побега. Ясно, что это узловые корни только главного побега.

Все изложенные выше факты получены на основании изучения разных побегов, что само по себе может вызвать новые сомнения и возражения. С целью внесения окончательной ясности в вопрос о формировании вегетативных органов материинского побега и его побегов кущения, с целью исключения всех сомнений относительно последовательности появления побегов (какой раньше: главный с узлом кущения или боковые), а также относительно очередности появления при кущении злаков сначала боко-

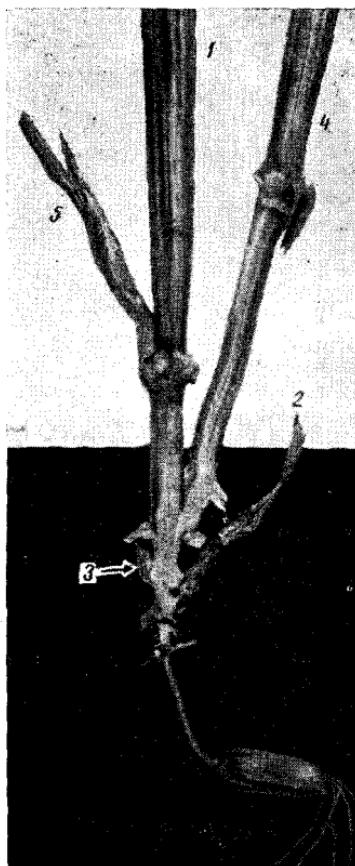


Рис. 64. Часть растения овса, убранного на зерно.

1 — главный побег, 2, 3, 4 и 5 — боковые побеги, развившиеся из почки в пазухе соответственно 1-го, 3-го, 4-го листа главного побега (корни, развившиеся из узла кущения, отрезаны).

вого побега, а потом его узловых корней нами еще в 1956 г. опубликована работа, посвященная формированию побегов у ржи озимой. В этой работе было показано, что у озимой ржи при запоздалом сроке высева узловые корни не развиваются с осени не только у боковых побегов, но даже у главного (материнского) побега (рис. 65). Нужно непременно различать узловые корни главного и боковых побегов. Собственные узловые корни у боковых побегов развиваются всегда позже, чем у главного побега, и не на 2—3 дня, как считает И. В. Красовская (1950), а в зависимости от вида злака и полевых условий его выращивания на несколько недель (Г. М. Добрынин, 1956). Иногда узловые корни главного и боковых побегов могут вовсе не развиваться (Г. С. Зотова, 1954). В этом случае корневое питание осуществляется корнями зародышевой системы.

Невозможно представить себе положение, при котором материнский побег начал бы формироваться после бокового по-

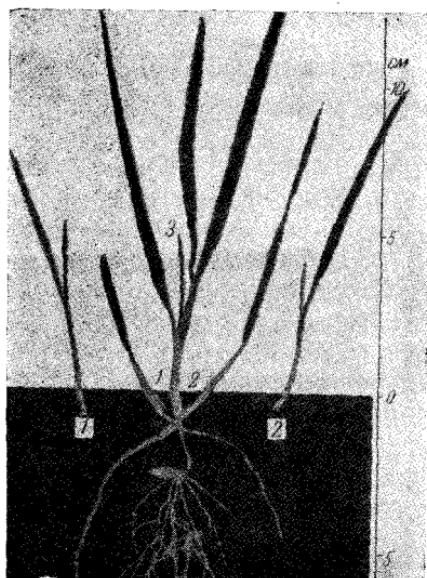


Рис. 65. Растение ржи озимой в фазе осеннего кущения; начало появления третьего (3) бокового побега. Два первых боковых побега (1 и 2) отделены от главного (материнского) растения.

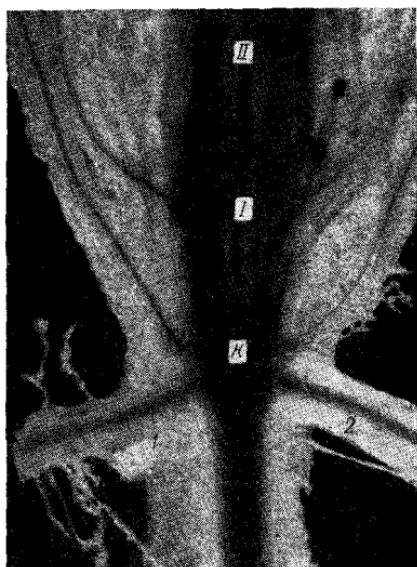


Рис. 66. Часть растения овса посевного в фазе 4-го листа ($\times 16$). k — узел колеоптиле; I — узел первого листа побега, II — узел второго листа побега; 1 и 2 — корни колеоптильного узла.

бега. Это относится также к процессу кущения, к появлению боковых побегов: боковые побеги 1-го порядка в свою очередь формируют побеги 2-го порядка, а побеги 2-го порядка — побеги 3-го порядка и т. д., т. е. вначале возникает узел кущения, из почек которого развиваются боковые побеги, а не наоборот: развившиеся боковые побеги создают узел кущения, как считает Т. Н. Суворова (1959а, 1961).

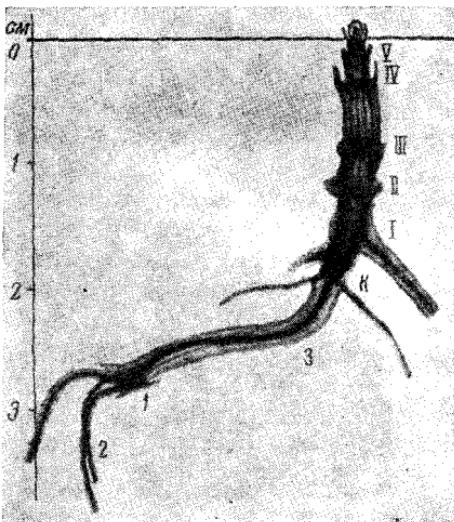
Природа отлично согласовала рост отдельных междуузлий главного побега с процессом формирования узловых корней. Бессмысленным было бы для злака преждевременное появление и углубление узловых корней, которые будут повреждены или просто оборваны в результате роста (удлинения) междуузлий побега.

Наоборот, ко времени появления, например, у овса первых (колеоптильных) корней из узла кущения главный побег находится уже в фазе всходов, а его узел кущения начинает формироваться на своем постоянном месте (рис. 63). Ко времени появления узловых корней из междуузлия первого листа рост этого междуузлия в длину (вверх) прекратился (рис. 66).

Примером могут служить наши наблюдения (1958) за формированием надземной части растения и его корней. Если надземная часть главного побега находится в фазе 5-го листа, то у него два боковых побега кущения: 1-й (из пазухи первого листа главного побега) в фазе 2-го листа, 2-й (из пазухи второго листа главного побега); 3-й находится в пазухе третьего листа главного побега, но в форме почки, длина которой около 3 мм. Следовательно, на стебле главного побега уже сформировалось не менее пяти узлов, так как побег находится в фазе 5-го листа. Между тем корни развились пока только из колеоптильного узла и из I узла, корни II узла едва заметные и еще не вышли за пределы влагалища листа.

Рассмотрим на рис. 67 положение узлов главного стебля относительно поверхности почвы. Колеоптильный узел находится на глубине 2 см, узел первого листа — на глубине 1,6 см, второго — 1,2, третьего — 0,9, четвертого — 0,4, пятого — на глубине 0,2 см. Таким образом, в результате вытягивания междуузлий в процессе формирования побега узлы прикрепления колеоптиле первого и второго листа уже находятся на своем постоянном месте. А корни развились пока что только у колеоптильного узла и у I узла листа. Отсюда ясно, что длина междуузлий стебля не зависит от узловых корней и не может регулироваться ими.

Рис. 67. Часть растения овса посевного в фазе 5-го листа.
 К — узел колеоптиле; *I*, *II*, *III*, *IV* и *V* — узлы соответственно первого, второго, третьего, четвертого и пятого листа; *1* — остатки зародыша зерновки, *2* — корни зародышевой системы, *3* — стебелек зародышевого побега.



Процесс кущения злаков.

Биологическая сущность кущения. Основываясь на большом материале личных наблюдений побегообразования и кущения у ряда однолетних и многолетних злаков, можно сказать, что процесс кущения злака — это процесс образования и появления боковых надземных* побегов, развившихся в пазухах листьев из почек стебля в зоне узла кущения, расположенного на побеге у поверхности почвы (ниже и выше ее), с последующим запаздывающим появлением у боковых побегов своих узловых придаточных корней. Следовательно, появление над почвой 1-го бокового побега является показателем начала кущения и первым этапом процесса кущения. Боковой побег может образоваться, но может погибнуть, будучи еще в пазухе листа. Таким образом, появление бокового побега над поверхностью почвы определяет начало кущения злака (рис. 65). Но при этом важно также отметить иногда очень длительное запаздывание укоренения этого побега, что вызывается сухостью почвы в слое расположения узлов кущения злаков. Искусственно усилить процесс кущения и укоренения боковых побегов можно только орошением (см. главу X).

Необходимо уяснить, что побегообразование и кущение — не синонимы (С. П. Смелов, 1966; Т. Н. Суворова, 1959). Побегообразование у злака — понятие общее; это формирование и

* У длиннокорневищных луговых злаков — надземных и подземных (корневищ) побегов.

появление в сех побегов растения, а именно: главного (материнского) побега, побегов кущения, побега, развившегося из почки в пазухе колеоптиле (рис. 68) и т. д. Следовательно, кущение — это часть побегообразования, связанная лишь с узлом кущения злака, с его зоной на участке стебля побега у поверхности почвы.

Итак, вначале формируется узел кущения на материнском (главном) побеге, затем развиваются боковые побеги 1-го порядка, и узел кущения главного побега пополняется за счет узлов кущения всех его боковых побегов 1-го порядка. Затем в результате кущения боковых побегов 1-го порядка появляются боковые побеги 2-го порядка со своими узлами кущения и т. д.

Еще сложнее этот процесс протекает у многолетних злаков. Их вегетативное возобновление идет на лугах непрерывно, и не только путем побегообразования, но и путем обособления боковых побегов в самостоятельные кусты. У многолетних злаков после отмирания материнского побега, а также одного или нескольких боковых побегов вместе с их узлами кущения единство растения нарушается. Отмирание узла кущения материнского побега происходит на 3—4-й год жизни многолетнего злака, иногда и позднее (С. П. Смелов, 1966). Но, кроме такого естественного хода жизненного процесса у побегов, возможна их гибель от болезней и вредителей, а также от механических по-

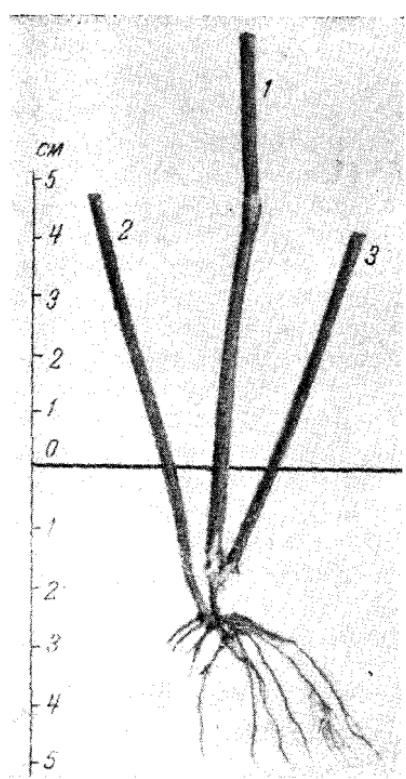


Рис. 68. Нижняя часть растения пшеницы яровой, убранной на зерно в 1958 г.
1 — главный побег, 2 — боковой побег из пазухи колеоптиле, 3 — побег из пазухи первого листа.

вреждений. Таким образом, дочерние побеги (части куста) становятся самостоятельными (обособленными) растениями.

В результате ветвления побегов возникает система, отдельные побеги которой или обязательно включаются в общую цепь развития растения от семени до семени, или остаются побочными, обеспечивая вегетативное возобновление и размножение растения (И. Г. Серебряков, 1952).

Очевидно, в основе термина «кущение» лежит процесс роста растения кустом. Кущение злака — это прежде всего процесс формирования у растения двух и более побегов, из которых обычно лишь один развивается из зародыша зерновки. Биологическая сущность кущения заключается в способности травянистых злаков развивать не только один главный побег, но и боковые, что повышает жизнеспособность растения. Несомненно то обстоятельство, что жизнеспособность растения повышается с каждым боковым побегом, сформировавшимся в результате кущения злака.

Нельзя не отметить при этом особую роль, которую играет узел кущения. В нем происходит направление токов питательных веществ к побегам, с помощью узла кущения обеспечивается перезимовка и долголетие злака. Рассмотрим вопрос об узле кущения подробнее.

Узел кущения. Еще В. Штреккер (1931) писал: «...под самой поверхностью почвы узлы очень сближены. Это скопление для краткости называют «узлом кущения».

Сближенные узлы сосредоточены на подземном участке стебля побега, эту часть злака можно назвать «участком кущения», или «зоной кущения», поскольку последним термином можно подчеркнуть объемность узла кущения: его длину (высоту) и ширину в поперечнике, измеряя ее на различных уровнях (см. рис. 63). Термин «зона кущения» охватывает собой все узлы кущения (главного и боковых), но не может употребляться вместо термина «узел кущения».

Хотя Т. Н. Суворова (1959а) считает термин «узел кущения» бесполезным, мы полагаем, что существование понятия «узел кущения» вполне обосновано и необходимо. Без него невозможно обосновать правильный выбор глубины заделки зерновок в почву (см. рис. 37 и 38), ясно представить и понять процесс всходов и его особенности у злаков (см. рис. 33 и 34), значение для величины урожая влажности верхнего слоя почвы в период кущения растений и другие рассмотренные выше вопросы биологии и агротехники злаков.

Без термина «узел кущения», без выяснения роли узла кущения в жизни злаков, невозможно разработать эффективных приемов борьбы с полеганием растений. Дело в том, что у селекционеров нет единого мнения о междоузлии, по которому изгибается и ломается стебель побега при стеблевом полегании. По представлениям Г. М. Поповой, З. В. Абрамовой (1968) устойчивы к стеблевому полеганию сорта пшеницы, имеющие короткое нижнее междоузлие. Но какое междоузлие считать нижним? Какой длины должно быть это междоузлие, чтобы назвать его «коротким»? Два нижних междоузлия стебля главного побега пшеницы расположены в узле кущения и длина их исчисляется миллиметрами. Очевидно, для изучения стеблевого полегания злаков следует брать из стебля главного побега междоузлие, расположенное над узлом кущения.

Кроме того, также нельзя понять процессы, происходящие в побеге в связи с влиянием внешней среды, например, давно доказанное влияние силы света. Опыты с овсом показали, что при интенсивном весенне-летнем освещении рост стебелька всходов зерновки, заделанной на нормальную глубину, прекращается приблизительно на половине пути к поверхности, так как к этому времени верхушка колеоптиле и под ее покровом верхушка первого листа зародышевого побега уже достигает поверхности почвы (см. рис. 34). Между тем в пасмурную погоду или в затуманных и осенних всходах злаков конус нарастания стебля побега всегда выносится (поднимается) ближе к поверхности почвы. В условиях слабой освещенности рост стебельков останавливается с опозданием. А при рассеянном свете долго растущий вверх стебелек зародышевого побега может поднять конус нарастания всходящего злака даже над поверхностью почвы. Продуктивность таких всходов практически ничтожна. Следовательно, свет сильно влияет на глубину заложения в почве конуса нарастания, а в будущем — и узла кущения. Так же влияет он на всходы, развившиеся из мелко заделанных семян. Но самое важное то, что в узле кущения сосредоточена меристема, способная давать длительное время почки для формирования новых побегов. Из узла кущения вода и питательные вещества, добытые узловыми корнями и корнями зародышевой системы, направляются к побегам.

Это дает нам основание согласиться с мнениями Н. А. Майсуряна, Ф. М. Куперман и других исследователей в отношении высокой оценки роли узла кущения в жизни злака. Узел кущения — одна из главнейших частей растения хлебного злака. Это

орган, в котором удельный вес меристематических тканей больше, чем в надземных стеблевых узлах и листьях. Паренхима этих тканей способна накапливать сахара и тем способствовать сохранению узла кущения при неблагоприятных условиях перезимовки или дефицита влаги в почве.

Данными наших наблюдений (1958, 1958б, 1960а) доказана особо важная роль узла кущения при гибели главного побега даже у однолетнего злака (кукуруза, овес). Оказалось, что у овса при гибели главного и 1-го бокового побега дал урожай 2-й боковой побег. Наблюдались случаи, когда у кукурузы при гибели главного побега трогался в рост боковой побег. Как у кукурузы, так и у овса зародышевые и узловые корни, образованные главным побегом, не отмирали вместе с его надземной частью, а продолжали жить и функционировать наряду с узловыми придаточными корнями, постепенно сформировавшимися из узла кущения и бокового побега (рис. 69 и 70).

Заложение узла кущения на главном побеге между зерновкой и поверхностью почвы происходит в фазе всходов. Глубина заложения узла кущения измеряется от поверхности почвы до узла прикрепления первого листа побега. Но, как изложено выше, узел кущения главного побега злака формируется из нескольких сближенных узлов, к которым (кроме первого) прикреплены второй, третий и у овса обычно четвертый листья. Эти отдельные узлы расположены на стебле на разных уровнях, что можно видеть на всходящем побеге.

В ходе развития побега длина междуузлий стебля в зоне узла кущения не остается постоянной. Начиная с 1, они по очереди растут, растягивая вверх узел кущения — удлиняя этим зону узла кущения (см. рис. 62 и 67). Однако при этом следует иметь в виду одно очень важное обстоятельство. Наши наблюдения показали, что степень этого удлинения (роста) междуузлий в узле кущения у различных видов неодинакова (рис. 71). В результате отмеченного роста междуузлий верхний боковой побег может развиться не только ниже поверхности почвы, но также и немножко выше ее.

На рис. 64 узел кущения при длине зоны кущения (в высоту) около 2 см располагается и в почве и частью (пятый побег) выше ее поверхности. Заложение же этого узла кущения начинается в почве на глубине около 1,5 см от ее поверхности и в течение вегетации не изменяется. Следовательно, при определении глубины залегания узла кущения мало иметь в виду нижнюю его границу, где этот узел был заложен в фазе всход-



Рис. 69. Развитие бокового побега при гибели главного побега кукурузы сорта Миннесота 13 экстра посевов 1956 г.
1 — остатки погибшего главного побега, 2 — боковой побег.

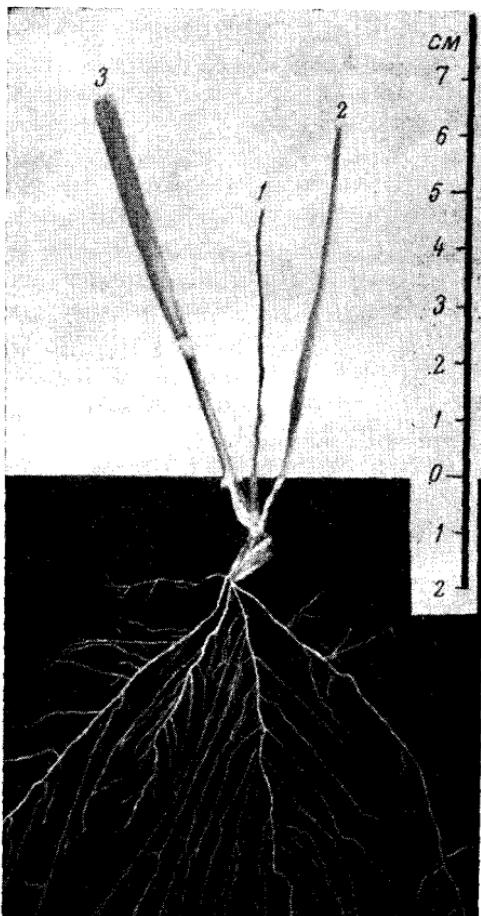
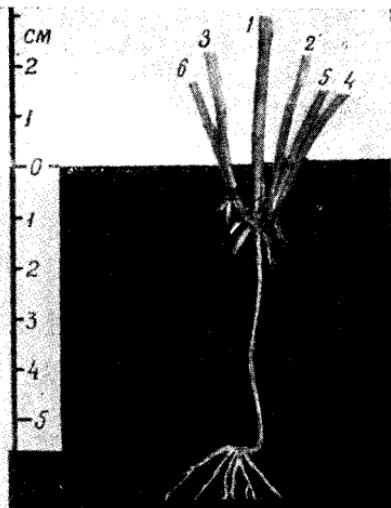


Рис. 70. Часть растения овса посевного с погибшими главным и первым боковым побегами. Урожай зерна дал второй боковой побег растения (на снимке корни только зародышевой системы).
1 — остатки погибшего главного побега, 2 — остатки 1-го бокового погибшего побега, 3 — 2-й боковой побег.

Рис. 71. Часть растения пшеницы яровой, убранной на зерно в 1958 г.
 1 — главный побег, 2 и 3 — боковые побеги первого порядка, 4, 5 и 6 — боковые побеги второго порядка.



дов. Необходимо определить верхнюю границу узла кущения, которая отмечается по месту ответвления последнего (верхнего) бокового побега в ту или иную фазу развития злака. Все сказанное в отношении всего растения в равной мере имеет силу при характеристике залегания узла кущения отдельных побегов, разница лишь в том, что нижней границей бокового побега будет узел материнского побега, от которого он ответвился. Глубина залегания узла кущения в почве должна измеряться от поверхности почвы до верхней части узла кущения. При выходе части узла кущения на поверхность почвы отмечается его высота над почвой.

С. Г. Топорковым (1899) убедительно была показана связь глубины залегания узла кущения с устойчивостью растений к перезимовке. В опыте, поставленном им, у 600 погибших растений узел кущения был на глубине 1,8 см, а у 600 перезимовавших — на глубине 2,4 см.

Давно ведется и сейчас продолжается различными методами селекция сортов злаков, обладающих способностью глубоко закладывать узел кущения. Для этого используются различные приемы агротехники (П. Р. Слезкин, 1897; М. Ф. Лобов, 1939; Ф. Г. Кириченко, 1947; Е. Т. Вареница, 1948; А. И. Задонцев и В. И. Бондаренко, 1963 и др.).

Фридберг (R. Fridberg, 1932) в числе первых начал исследовать глубину заложения узла кущения у разных сортов пшеницы. Позднее Тейлор и Мак-Колл (J. M. Taylor, M. A. McCall, 1936) отметили, что высокая температура почвы способствует удлинению подземного междоузлия, но проявляется это по-разному у различных сортов злаков.

Углубление узла кущения пшеницы озимой методами селекции было вновь предпринято В. С. Цыбулько (1958).

Наиболее обстоятельные материалы, отвечающие на вопросы селекционеров, представлены Х. А. Коеджиковым (1949). Он установил, что второе междоузлие во время прорастания пшеницы выносит верхушечную почку к поверхности почвы. В опыте при равных прочих условиях меристемная ткань междоузлия у трех болгарских сортов пшеницы раньше прекращает свою деятельность, что влечет за собой более глубокое закладывание узла кущения, в то время как у трех других болгарских сортов меристема междоузлия сохраняется дольше, почему и узел кущения закладывается выше, т. е. ближе к поверхности почвы. При наличии сортовых различий положение узла кущения, или, иначе говоря, удлинение подземных междоузлий стебля, регулируется внешними факторами: теплом, освещением и питанием.

РОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ ЗЛАКА В ФАЗАХ ВЫХОД В ТРУБКУ — КОЛОШЕНИЕ

ВЫХОД В ТРУБКУ

Меристема — это образовательная ткань растений. Одно из основных свойств меристических клеток — способность усиленно делиться. Из них образуются клетки постоянных тканей. Меристему, расположенную на верхушке стебля в конусе нарастания, называют верхушечной. В основаниях каждого междуузлия соломинки злаков вплоть до периода начала цветения сохраняется меристема, которая называется промежуточной, или интеркалярной.

У злаков формирование побега совершается при тесном взаимодействии двух меристем. Источником образования новых тканей является верхушечная меристема. Из меристемы конуса нарастания стебля формируются первоначально ткани стебля и возникают листья и, наконец, соцветие (А. К. Ефейкин, 1956).

Интеркалярная меристема дополняет и завершает деятельность верхушечной меристемы. Не изучив достаточно подробно деятельность этих тканей, невозможно понять биологию злака в фазах выхода в трубку — колошения.

В главах II и III мы касались этих вопросов, но подробно рассмотрим их в данной главе. Прежде всего необходимо выяснить

разницу в определениях «выход в трубку» и «трубкование побега злака». В процессе трубкования побега, начинающегося в фазу всходов и продолжающегося в фазу кущения, нужно различать период, в течение которого формируются преимущественно вегетативные органы побега злака. Этим подготовительным периодом у злака создаются необходимые условия для второго (репродуктивного), завершающего периода в жизни побега. Таким образом, выход в трубку — фаза развития побега злака, наступающая вслед за кущением. В литературе (В. В. Скрипчинский, 1954; монография «Пшеница в СССР», 1957 и др.) фазу выхода в трубку неверно называют трубкованием злака.

Поэтому рассмотрим отдельные органы главного побега в период его роста и формирования от начала фазы кущения до начала фазы выхода в трубку.

Рост и формирование главного побега злака в период от начала фазы кущения до начала фазы выхода в трубку. В целях более точного выяснения процесса формирования побега рассмотрим сначала соцветие, потом познакомимся с ростом стебля в длину и, наконец, сосредоточим внимание на листьях. Лишь при рассмотрении органов побега в этой последовательности наилучшим образом выявится необходимость того периода в жизни злака, который охватывается фазой выхода в трубку. Одновременно выяснится биологический смысл существования влагалища листа злака и той трубки, которая формируется из влагалищ листьев.

Формирование соцветия на стебле главного побега. Как известно, И. Ф. Шмальгаузен (1870) впервые описал последовательность образования генеративных органов в конусе нарастания стебля побега. Но наиболее подробно эти вопросы в последнее десятилетие изучены Ф. М. Куперман, ее учениками и другими сотрудниками кафедры дарвинизма Московского государственного университета (1955, 1961, 1963), В. А. Новиковым и его учениками (1961), Боммером (D. Bommer, 1959) и др.

Мы не вникаем в детали качественных изменений, которые происходят в конусе нарастания в период образования вегетативных или генеративных органов, изменений, связанных с прохождением, например, световой или другой стадии и обеспечивающих позднее развитие репродуктивных органов.

Для нас важны внешние, видимые невооруженным глазом изменения в органах побега, дополненные характеристикой их анатомической структуры.

Верхушка конуса нарастания стебля, продолжая рости, удлиняет стебель, и на нем закладываются по очереди снизу вверх новые (последние) зачатки листьев, число которых типично для развивающегося главного побега данного вида и находится, кроме того, в связи с влиянием условий внешней среды. Таким путем в результате деятельности верхушечной меристемы формируются вегетативные органы главного побега. Но в конце фазы третьего листа, когда на следующий день на верхушке стебля главного побега появляется верхушка четвертого листа и одновременно с ней из пазухи первого листа — 1-й боковой побег, в деятельности верхушечной меристемы начинается новый этап — репродуктивный (рис. 72, а).

В жизненных процессах в конусе нарастания стебля побега у некоторых злаков происходят изменения в связи с переходом растения от вегетативного состояния к репродуктивному. Появление зачаточной метелки (колося) связано с изменением дыхания, состава аминокислот и целого ряда физико-химических свойств растения (Л. А. Алтухова, 1961; П. С. Ерыгин, Е. П. Адешин, 1961; В. Г. Конарев, 1959 и др.).

Зрительно начало этого этапа проявляется в том, что на конусе нарастания главного побега, выше последнего зачатка листа (рис. 72, а), появляются первые признаки формирующегося соцветия. Этот факт опровергает представления Р. Ю. Рожевица (1937) о том, что в молодом злаке соцветие закладывается очень рано — почти одновременно с образованием узла кущения. По нашим данным (см. рис. 63), узел кущения начинает формироваться в фазе всходов.

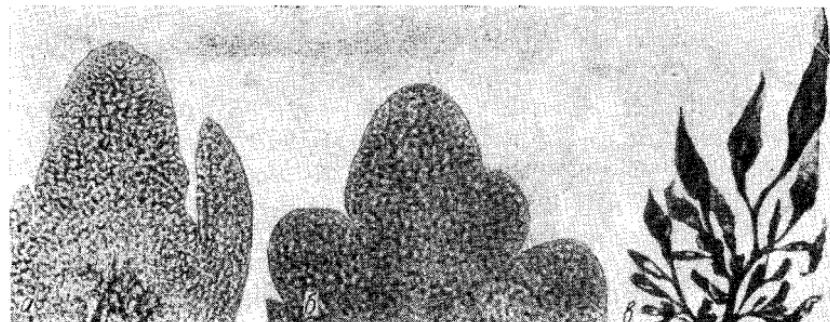


Рис. 72. Процесс формирования соцветия на главном побеге овса посевного.

а — в конце фазы 3-го листа ($\times 240$), б — в фазе 5-го листа ($\times 240$), в — в фазе 7-го листа ($\times 8$).

Дальнейший процесс образования соцветия происходит следующим образом. В фазе 5-го листа (рис. 72, б) формирующееся на верхушке стебля соцветие достигает в длину 0,5 мм. Затем рост и развитие соцветия заметно ускоряются, так как вскоре начинается фаза выхода в трубку. При появлении на побеге шестого листа (как только верхушка стебля начинает двигаться на уровень поверхности почвы) его соцветие, удлинившись в сравнении с соцветием в фазе 5-го листа в 20 раз, оформляется в метелку, пока только с двумя междоузлиями.

В начале фазы выхода в трубку соцветие главного побега злака представляет собой как бы взрослое соцветие в миниатюре (рис. 72, в).

Рост стебля главного побега злака в длину. Издавна в литературе укоренилось представление о том, что после фазы всхода злака рост стебля его главного побега приостанавливается, а во время кущения — прекращается до фазы выхода в трубку. Д. Н. Прянишников (1931), Н. А. Майсурян и др. (1965), И. В. Якушкин (1953), С. О. Гребинский (1961) указывают, что во время кущения главный стебель временно прекращает рост.

В действительности же рост главного стебля не прекращается, а продолжается, но начиная с первого (нижнего в узле кущения) междоузлия. Напомним, что формирование очередного листа завершается удлинением междоузлия стебля. Так, например, в период вегетации с 23 июня до 10 июля 1959 г. стебель главного побега овса вырос, по нашим измерениям, на 1,5 см, т. е. увеличивался в среднем приблизительно на 1 мм в день, а у пшеницы яровой (Лютесценс 62), по данным Н. А. Ординой (1953), со скоростью около 1—2 мм в день.

Это примеры из жизни яровых злаков. Между тем отечественные руководства и учебники по растениеводству, как правило, характеризуют фазу выхода в трубку только у ржи озимой.

В течение 4 лет (1955 и 1956, 1958 и 1959 гг.) на посевах ржи озимой мы провели соответствующие наблюдения, причем длину стеблей измеряли по их отдельным междоузлиям, а колос побега — фотографировали. Одновременно с надземными органами побега исследовали его корни. Ниже показан ход развития ржи озимой, посевянной 27/VIII 1958 г. (г. Пушкин).

В фазе 2-го листа, как обычно, идет формирование конуса нарастания: в пазухах листьев закладываются почки боковых побегов, у верхушки стебля конуса нарастания главного побега — зачаток пятого листа.

1958 г.

2/IX . . . начало всходов
 5/IX . . . появление 2-го листа
 11/IX . . . » 3-го листа
 18/IX . . . » 4-го листа и
 начало кущения
 16/XI . . . кущение (в среднем на
 растение приходится
 по 8—10 побегов раз-
 личных порядков)

1959 г.

12/IV . . . начало весеннего отра-
 стания растений
 14/V . . . начало выхода в трубку
 3/VI . . . » колошения
 24/VI . . . » цветения

Своевременный посев и условия периода вегетации благоприятствуют кущению ржи озимой: 16 ноября 1958 г. средняя кустистость составляла 8—10 побегов. В 1955 г. рожь озимая поздних сроков посева (15 сентября) перед уходом под зиму (31 октября) имела два боковых побега (рис. 73), что в 1958 г. наблюдалось уже в конце сентября.

Наши наблюдения показали, что остановка процесса роста стебля у побегов ржи озимой вызывается зимовкой растений, а не вступлением их в фазу кущения.

В 1959 г. начало вегетации озимой ржи отмечено 12 апреля. Спустя 25 дней (7 мая) побеги были измерены (табл. 2, рис. 74).

Как видно из этих данных, 7 мая длина зачаточного колоса (0,36 см) была почти в 4 раза меньше длины стебля, но его верхушка уже достигла поверхности почвы. Спустя неделю (14 мая) длина стебля увеличилась в 2,5 раза, а колоса — в

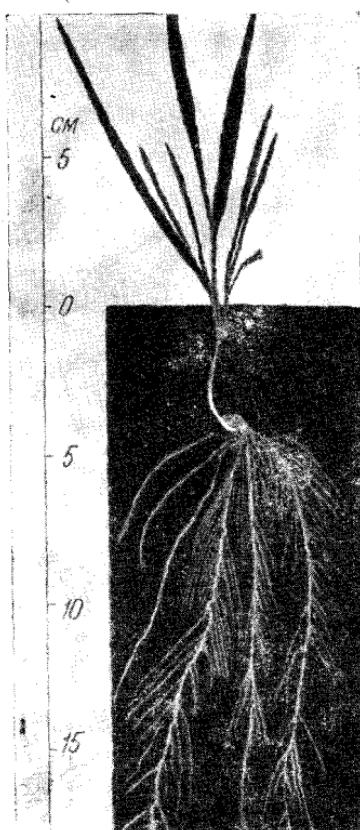


Рис. 73. Растение ржи озимой в фазе осеннего кущения.

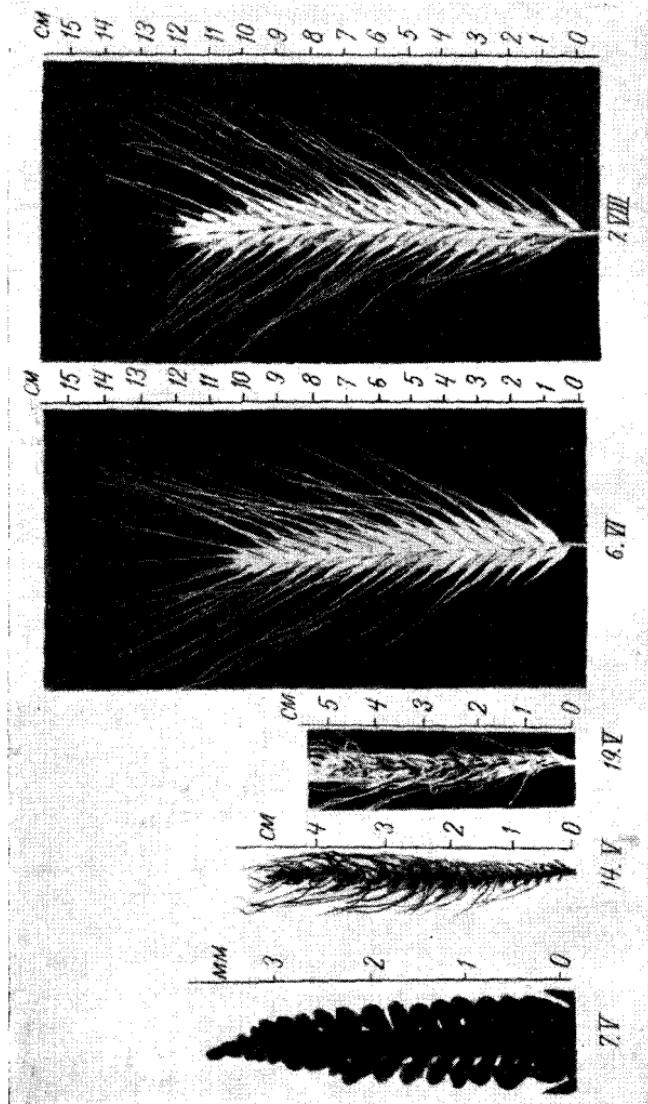


Рис. 74. Изменение длины и внешнего облика колоса главного побега ржи осеной по фазам (1959 г.).

7 раз. Внешний вид колоса был уже таким, как у взрослого растения.

Необходимо рассмотреть вопрос о междуузлии стебля главного побега, с которого начинается вытягивание (рост) его в фазу выхода в трубку. Н. А. Майсурян (1965), П. И. Подгорный (1963) и другие авторы считают, что начинает вытягиваться (расти) самое нижнее междуузлие, хотя известно, что самое нижнее междуузлие главного побега располагается в нижней части узла кущения и заканчивает рост еще до фазы кущения (табл. 2). Некоторые авторы — Б. Н. Аксентьев (1936), Ф. М. Куперман (1950), Е. И. Ржанова (1957) и другие предполагают, что удлинение стебля в фазу выхода в трубку начинается с первого междуузлия, расположенного над узлом кущения.

Таблица 2

**Изменение длины (в см) стебля и колоса главного побега ржи озимой (сорт Изумрудная) по фазам развития
(г. Пушкин, 1959 г.)**

Измеряемая часть побега	Фаза и дата наблюдения				
	конец кущения (7 V)	выход в трубку		колошение (6/VI)	восковая спелость (7/VIII)
		14/V	19/V		
Колос	0,360	2,60	5,3	10,5	12,0
Стебель	1,340	3,02	14,6	80,0	136,0
В том числе его междуузлия:					
VII	0,024	0,17	1,1	20,0	53,0
VI	0,041	0,25	2,4	17,0	40,0
V	0,065	0,30	3,0	23,0	23,0
IV	0,130	0,70	5,0	15,4	15,4
III	0,480	1,00	2,5	4,0	4,0
II	0,500	0,50	0,5	0,5	0,5
I (нижнее, в узле кущения)	0,100	0,10	0,1	0,1	0,1

Специальные исследования деятельности интеркалярной меристемы, выполненные Н. А. Ординой (1953), показали, что рост междуузлий у пшеницы происходит последовательно. Первым трогается в рост I (над узлом кущения) междуузлие, потом — II, III и т. д., с интервалом от 2 до 5 дней между началом роста соседних междуузлий. В зависимости от сорта пшеницы рост I междуузлия наблюдается в течение 7—13 дней, а VI — от 23

до 34 дней. В процесс роста находится одновременно 2—3 междоузлия.

Измерения побегов 7 мая 1959 г. (табл. 2) показали, что два первых междоузлия (а эти междоузлия входят в состав узла кущения главного побега) к этому времени закончили свой рост. К 14 мая заметно обособились на стебле два верхних междоузлия (VII и VI), хотя их длина составила всего 1,7 и 2,5 мм. В течение недели (с 7 по 14 мая 1959 г.) вытягивание стебля шло за счет роста III, IV и частично V междоузлий. Первое междоузлие над узлом кущения (третье междоузлие снизу) достигло длины 1 см и своим верхним концом (узел прикрепления четвертого листа) вышло на уровень поверхности почвы. Верхушка колоса главного побега располагалась на высоте 4 см от поверхности почвы, т. е. по существу началась фаза выхода в трубку. Однако по современной методике эту фазу в полевых условиях удается отметить только в последующие дни, но не позднее 19 мая. За эти 5 дней (с 14 по 19 мая 1959 г.) наиболее интенсивно росли IV и V междоузлия, достигнув вместе 8 см из 14,6 см всей длины стебля. Одновременно колос вырос вдвое, и его верхушка поднялась на высоту 18,5 см над поверхностью почвы. Начало фазы колошения отмечено 3 июня, а 6 июня колос на $\frac{4}{5}$ длины вышел из трубки влагалища верхнего, седьмого листа. К этому времени закончили рост 5 нижних междоузлий стебля. Практически процесс колошения осуществляется главным образом за счет роста второго (сверху) и частично верхнего междоузлия.

Данные наших исследований показывают, таким образом, что рожь озимая не является исключением и что стебель главного побега ржи озимой растет в период кущения как до зимовки растения, так и после нее. Согласно данным табл. 2 только в конце фазы кущения (с 7 по 14 мая) он вырос на 1,68 см (в среднем более 2 мм в день).

ТРУБКОВАНИЕ ПОБЕГА

Рассмотрим побег злака перед фазой выхода в трубку. Как держится такое сложное надземное сооружение, как побег, общая длина всех пластинок листьев которого составляет более 153 см? Обычно ученые единодушно отводят главную роль стеблю, на котором, по их мнению,держиваются в воздухе листья. Однако, как это нетрудно заметить на рис. 75, в период формирования побега его стебель расположен у поверхности почвы

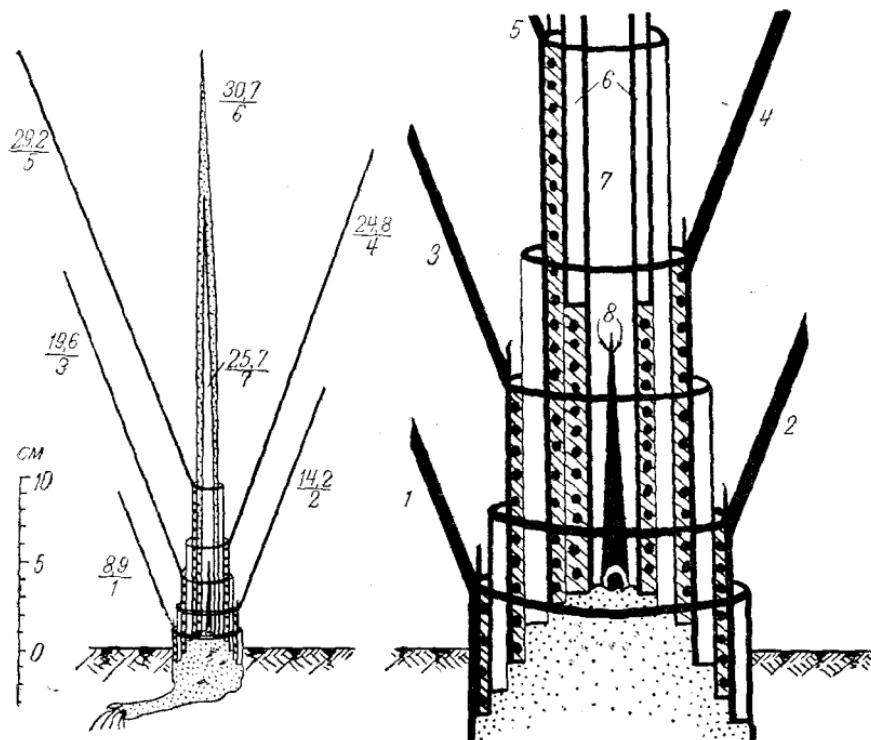


Рис. 75. Схема главного побега овса посевного в начале фазы выхода в трубку при продольном разрезе (24 июня 1958 г.)

Слева — процесс формирования 8 листьев. Цифра в числителе — длина (см) пластинки листа; в знаменателе — порядковый номер листа (процесс формирования закончился только у первых 5 листьев). Справа — трубка, образованная влагалищами 5 первых листьев (1—5). Влагалище шестого листа продолжает расти и уже достигло половины высоты трубки пятого листа. Влагалища седьмого и восьмого листьев не начали формироваться. Длина частей побега на рисунке представлена в масштабе.

и служит лишь фундаментом. А «стенами» этого надземного сооружения, похожего на высотное здание, являются влагалища листьев. Из них образуется свернутая трубка, так как от первого листа ко второму каждый лист по очереди выдвигает свой верхний конец влагалища непременно выше предыдущего, удлиняя этим вверх (как трубу телескопа) общую трубку побега. Так происходит процесс трубкования побега злака.

В чем заключается биологический смысл трубкования побега злака? На рис. 75 видно, что первые 5 листьев побега уже полностью сформировались, а шестой, седьмой, восьмой листья

продолжают расти. Здесь вновь представляется случай убедиться в том, что трубка, составленная из влагалищ листьев, позволяет взойти очередному листу. Благодаря ей в свою очередь вырастет и взойдет (выйдет в зону дневного освещения) и восьмой лист.

Кроме того, влагалищами листьев создается защита пазушным почкам, из которых развиваются боковые побеги.

Но представленной характеристикой биологическая роль влагалищ листьев не исчерпывается. Выше был рассмотрен процесс формирования соцветия побега. Наблюдения показывают, что трубка из влагалищ листьев побега образует полость, внутри которой формируются стебель и соцветие. Тем самым создаются условия для перехода побега злака из фазы кущения в фазу выхода в трубку (рис. 75), а затем в фазу колошения — выметывания. При этом обращает на себя внимание согласованность соотношений, которая наблюдается между высотой соцветия стебля и длиной трубки из влагалищ листьев (табл. 3).

Таблица 3

Длина трубки, образованной влагалищами листьев ржи озимой (сорт Изумрудная), и высота верхушки колоса над поверхностью почвы в разные фазы

Показатели (см)	Фаза вегетации и дата наблюдения			
	конец кущения (7/V)	выход в трубку		колошение (6/VI)
		14/V	19/V	
Длина трубки от поверхности почвы	8	13	27	82
Высота верхушки колоса над поверхностью почвы	0	4	18,5	90
Длина трубки, расположенной выше верхушки колоса	8	9	8,5	—

Из данных таблицы видно, что у ржи озимой высота верхнего конца трубки из влагалищ листьев опережает на 8—9 см высоту верхушки колоса побега. Подобная же закономерность наблюдается у кукурузы, пшеницы и овса. У пшеницы по сравнению с овсом наблюдается более ранний выход колоса в трубку и начало фазы колошения. Пшеница приспособилась к этому ритму, формируя трубку из влагалищ листьев соответствующей высоты.

Как известно, стебель злака растет интеркалярно, т. е. междоузлия удлиняются в результате роста их нижних частей, расположенных у соответствующих узлов. Такой рост оказывается возможным только благодаря влагалищам листьев, которые придают прочность побегу и предотвращают поломку стебля. Необходимо отметить также, что при отсутствии такой трубы слабый, растущий одновременно у 2—3 узлов стебель не смог бы поднять формирующийся внутри трубы колос на высоту около 80 см над поверхностью почвы и перейти к фазе колошения.

Таким образом, есть все основания считать, что роль влагалищ листьев злаков значительно шире, чем это признано в литературе (Л. И. Курсанов и др., 1966; A. V. Bogdan, 1958; E. Malinowski, 1953).

Выше был рассмотрен рост отдельных частей главного побега в период его формирования до начала фазы выхода в трубку. Теперь необходимо представить эти части во взаимосвязи и рассмотреть тот период в жизни главного побега, когда совершается процесс выхода в трубку.

Возьмем для примера формирование побега овса посевного. Было выяснено, что главный стебель этого однолетнего ярового злака длительное время после всходов (всходы овса в 1958 г. отмечены 30 мая) находился в укороченном состоянии. Конус нарастания располагался ниже поверхности почвы, а побег формировался в основном из вегетативных органов. Лишь после заложения всех листьев и с окончанием формирования пятого листа верхушечная меристема конуса нарастания переключается на образование преимущественно генеративных органов, и вскоре (24 июня) начинается фаза выхода в трубку (рис. 76, слева), затем (18 июля) фаза выметывания (рис. 76, справа). В течение этих 24 дней (с 24 июня по 18 июля) соцветие побега, продолжая расти и развиваться, одновременно поднималось вверх из приповерхностного положения на своюственную данному виду злака высоту в связи со сложившимися условиями среды. Этот подъем соцветия внутри трубы из влагалищ листьев совершается благодаря удлиняющимся междоузлиям стебля в результате их промежуточного (интеркалярного) роста (рис. 77). Следовательно, очередное функционирование верхушечной и интеркалярной меристем злака в период от фазы выхода в трубку до начала колошения биологически немыслимо без влагалищ листьев.

Таким образом, в отличие от других авторов под фазой выхода в трубку, образованную влагалищами листьев, мы понима-

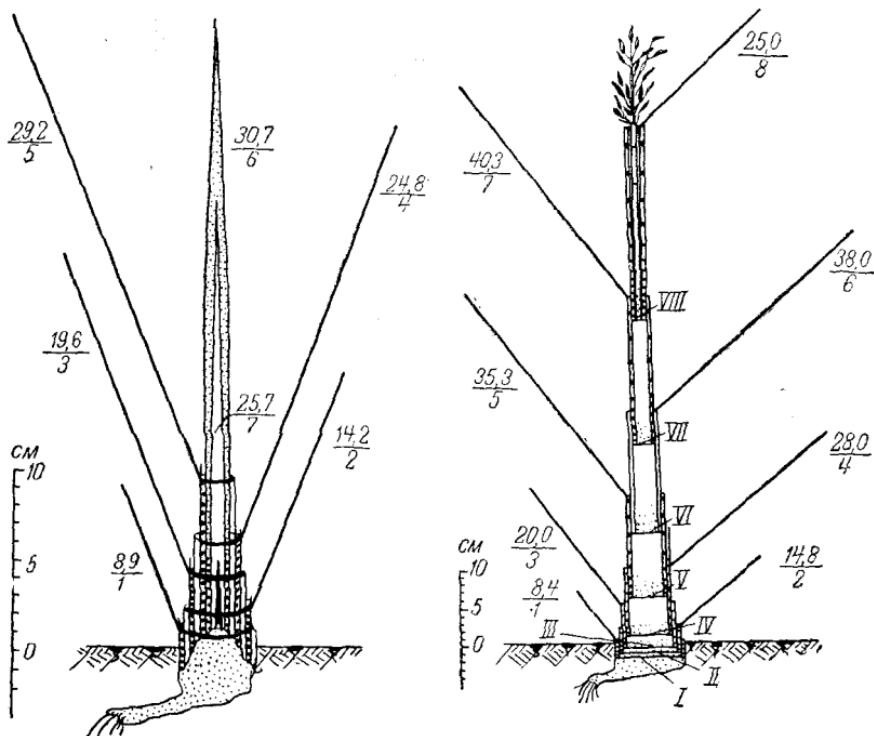


Рис. 76. Схематичное изображение роста и формирования главного побега овса посевного в 1958 г.

Слева — в фазе выхода в трубку (24 июня), справа — в фазе выметывания (18 июля). Цифра в числителе — длина (в см) пластинки листа; в знаменателе — порядковый номер листа; I—VIII — узлы стебля.

ем период в жизни побега злака, в течение которого совершается процесс подъема (выноса) интеркалярно растущим стеблем формирующегося колоса (метелки) из приповерхностного положения внутри трубки до появления над ней (до фазы начала колошения или выметывания метелки, см. рис. 76). Следовательно, сущность нашего определения направлена на то, чтобы показать, что главную роль в биологии побега злака в фазе выхода в трубку играет соцветие. Стебель только ускоряет рост для подъема соцветия.

Между тем некоторые ученые обращают главное внимание не на соцветие, а на стебель. С. О. Гребинский (1961) называет вытягивание стебля благодаря удлинению междуузлий

разрастанию листьев у хлебных злаков фазой выхода в трубку. По А. И. Руденко (1950), фаза выхода в трубку отмечается, когда у главного побега начинается рост стебля (т. е. начало удлинения междуузлий зачаточного стебля, находящегося в центре основания главного побега) и образование соломины с обозначением стеблевого узла. Г. М. Попова (1951) пишет, что под фазой выхода в трубку понимают обособление стебля, которое сопровождается удлинением нижнего междуузлия.

Агрономы в колхозах и совхозах испытывают больше всего затруднений при определении фазы выхода в трубку. Происходит это из-за того, что разные авторы дают признаки этой фазы по-разному. Например, в учебнике по растениеводству, составленному с участием и под редакцией В. Н. Степанова,

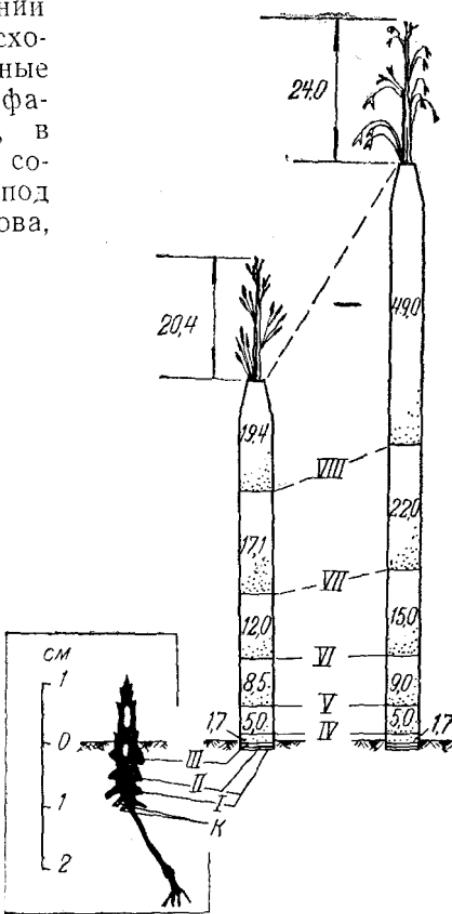


Рис. 77. Динамика роста стебля и соцветия (метелки) главного побега овса посевного в течение вегетации 1958 г.

Слева — в фазе выхода в трубку, в продольном разрезе (за обеих сторонах видны остатки удаленных листьев и корней, а на верхушке — зачаток метелки длиной 0,2 см; длина стебля над поверхностью почвы 1 см), в центре — в фазе выметывания, справа — в фазе цветения, к — колеоптильные корни узла кущения; I—VIII — порядковые номера узлов стебля. Цифрами обозначена длина междуузлий стебля (в см).

(1959), рекомендуется начало выхода в трубку отмечать с момента, когда «...верхний узел поднимается над поверхностью почвы на высоту 5 см и его можно прощупать сквозь влагалище листа». З. П. Ростовцева (1963) фазу выхода в трубку отмечает, когда нижнее междуузлие, начинающееся от узла кущения, достигает длины 1 см. А. И. Руденко (1950) указывает, что за начало фазы выхода в трубку следует принимать тот момент, когда у главного побега на расстоянии от 1,5 до 2,0 см от поверхности почвы обозначился первый стеблевой узел. Г. М. Попова (1951) начало выхода в трубку у зерновых культур и злаковых трав советует определять, если прощупывается нижний узел стебля, образующийся над поверхностью почвы.

Наши исследования показали, что при фенологических наблюдениях проще отмечать фазу выхода в трубку на основании измерения длины этой трубки. У хлебных злаков эта фаза начинается, когда длина трубки из влагалищ листьев главного побега достигнет 8—10 см от поверхности почвы.

РОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОБЕГОВ ЗЛАКА В ФАЗАХ КОЛОШЕНИЕ— СОЗРЕВАНИЕ ЗЕРНОВОК

РОСТ СТЕБЛЯ ГЛАВНОГО ПОБЕГА В ДЛИНУ

Характер роста зародышевого стебелька. Хотя в данной главе рассматривается биология злака во взрослом состоянии, когда у побега завершаются ростовые процессы, однако целесообразно еще раз рассмотреть рост стебля, начиная с зародыша зерновки.

Во время формирования зародыша, как известно, происходит формирование стебелька. Уже в этот период рост его в длину идет в какой-то степени по зачаточным междоузлиям, начиная с I. У пшеницы, например, к наступлению периода покоя I междоузлие стебелька зародыша зерновки закончило рост и потому достигло своей постоянной длины. В этом междоузлии не остается меристемы, что доказано Х. А. Коеджиковым (1949). У II междоузлия во время периода покоя все клетки состоят из меристемы. Поэтому в процессе всхода у пшеницы главная почка зародыша выносится к поверхности почвы благодаря интеркалярному росту именно II междоузлия стебелька зародыша.

Может быть, меристема в I междоузлии стебелька зародыша зерновки отсутствует только у пшеницы или только у некоторых ее сортов? Если подобное явление у овса не наблюдается, то каковы внешние признаки, говорящие об этом? Данные наших специаль-

ных наблюдений показали, что ко времени начала формирования придаточных корней на любом уровне (будь то из стебелька зародыша зерновки в фазе проростка или из стебля узла кущения) расположенное ниже междуузлие стебля непременно уже полностью закончило свой рост. При сравнении срезов ржи и пшеницы видно, что в зародыше крупных зерновок уже развились две пары придаточных корней из I междуузлия стебелька зародыша, причем между второй парой корней и узлом колеоптиле не наблюдается ни малейшего просвета (рис. 78). Эта вторая пара придаточных корней при прорастании зерновки пшеницы начинает углубляться в почву, когда главный корень вырастает приблизительно на 4 мм, а колеоптиле находится в самом начале роста (удлинилось на 1 мм). У проростка пшеницы перед всходами (см. рис. 42) главный корень достигает длины 13,0 см, первая пара зародышевых придаточных корней — 15,8 см, а вторая —

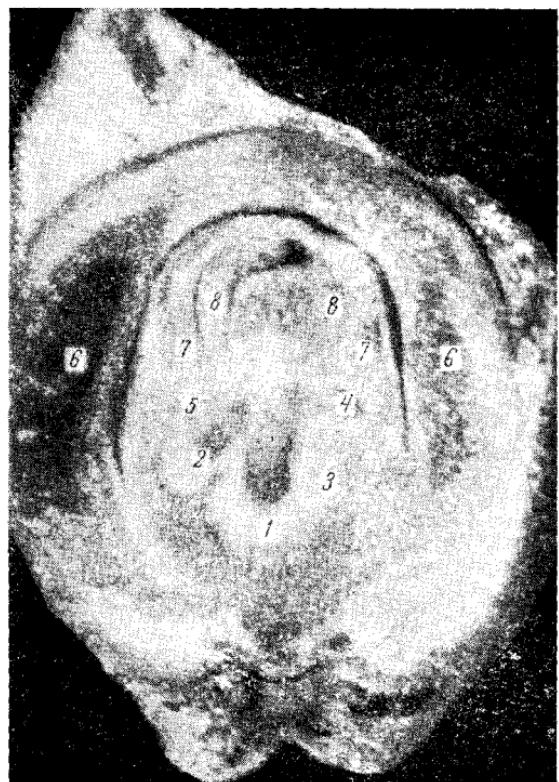


Рис. 78. Зародыш пшеницы озимой (сорт Боровичская) при продольном разрезе в брюшной плоскости ($\times 75$).

1 — главный корень, 2 и 3 — первая пара зародышевых придаточных корней, 4 и 5 — вторая пара зародышевых придаточных корней, 6 — щиток, 7 — колеоптиле, 8 — первый лист.

Рис. 79. Зародыш зерновки овса посевного при продольном разрезе в спинно-брюшной плоскости ($\times 45$).



5,2 см. Вот почему, на наш взгляд, у современных пшениц не может вытягиваться это междуузлие. Если бы при прорастании пшеницы все же вытягивалось I междуузлие, то в результате происходил бы обрыв части растущих зародышевых придаточных корней, что, понятно, не оправдано биологически.

Иная картина наблюдается на срезах зерновок овса, обладающего длинным зародышевым стебельком (см. рис. 22). В зародыше крупной зерновки овса, так же как у пшеницы, поочереди формируются зачатки четырех зародышевых придаточных корней, но все они находятся в нижней части I междуузлия стебелька зародыши (рис. 79). Верхняя же часть этого междуузлия

сохраняется, очевидно, в меристематическом состоянии. Поэтому во время прорастания зародыша зерновки овса благодаря росту именно верхней части I междоузлия зародышевого стебелька узел колеоптиле вместе с конусом нарастания стебля выносится (поднимается вверх) ближе к поверхности почвы (см. рис. 33, б). Таким образом, наблюдается естественная приспособленность отдельных корней и зачатков надземных органов злаков к согласованному росту, приспособленность, выработавшаяся у растений в филогенезе.

Необходимо напомнить, что узел кущения не всегда начинается с того узла стебля, к которому примыкает первый лист. Исходя из логического хода формирования побега, А. Новацкий (1930) рекомендует междоузлия считать не сверху вниз, а от узла кущения вверх, в том порядке, как они развиваются. Б. Н. Аксентьев (1936) не разделял отмеченную точку зрения. Он считал более правильным вести счет междоузлий с верхнего конца стебля, с места прикрепления колоса, называя это междоузлие первым. Нам кажется, что дело не в том, откуда вести счет междоузлий, хотя более логично — снизу вверх. Главное — это биологическая характеристика растений, получаемая путем измерения и подсчета разных органов побега. Вместе с тем нельзя сравнивать между собой стебли, имеющие разное число междоузлий, — пять, шесть или семь. Покажем эту невозможность сравнения на данных наших опытов. Для простоты примера возьмем только два главных побега с одинаковой длиной стебля, но один из них состоит из 5 междоузлий, другой — из 4 (табл. 4).

Если определить длину стебля по междоузлиям этих побегов, а потом разделить ее на число междоузлий, то средняя длина IV междоузлия оказалась бы равной 31,6 см. Как видим, такая «средняя» величина лишена биологического смысла, так как междоузлия неодинаковы по длине (18,0 и 45,3). Различная природа междоузлий лучше проявляется в расчетах среднего веса 1 см их длины. Как видно из данных табл. 4, у двух верхних междоузлий (обоих побегов) средний вес 1 см длины стебля совпадает, у первых (над узлом кущения) междоузлий двух побегов — он близок (0,032 и 0,031 г).

Рассмотренный пример показывает, что для характеристики стеблестоя посевов следует вести измерения и обработку полученных данных непременно отдельно по группам, включающим в себя стебли с одинаковым числом междоузлий. Для характеристики же всего стеблестоя требуется указывать ту долю

Таблица 4

Характеристика стеблей двух главных побегов овса посевного
сорта *Золотой дождь*
(данные 1960 г., г. Пушкин)

Измеряемая часть стебля	Длина (см)		Вес в воздушно- сухом состоянии (г)		Средний вес 1 см длины (г)	
	1-й побег	2-й побег	1-й побег	2-й побег	1-й побег	2-й побег
Весь стебель . . .	79,4	79,4	1,096	1,022	0,013	0,013
В том числе его междоузлия:						
V	40,0	—	0,301	—	0,008	—
IV	18,0	45,3	0,285	0,357	0,016	0,008
III	11,7	18,7	0,256	0,307	0,022	0,016
II	7,5	12,4	0,184	0,265	0,025	0,021
I (над уз- лом ку- щения) . . .	2,2	3,0	0,070	0,093	0,032	0,031

(в процентах), которую представляет в нем каждая выделенная группа.

**Длина стебля и листьев главного побега во взрослом со-
стоянии.** В литературе нет данных, характеризующих одновре-
менно все вегетативные части побега злака. Но мы считаем,
что такие данные крайне необходимы для понимания биологии
злака.

С этой целью кратко сравним главные побеги пшеницы яро-
вой (сорт Лютесценс 62), ржи озимой (сорт Изумрудная) и
овса посевного (сорт *Золотой дождь*), выращенных в 1960 г.*.
Особенности этих побегов представлены средними (из 10) дан-
ными, характеризующими стебель (по его отдельным междоуз-
лиям), влагалища и пластинки листьев (табл. 5).

А. Новацкий (1889) сделал попытку вывести математиче-
скую зависимость между отдельными междоузлиями, но в
 дальнейшем эта попытка критиковалась рядом автором. Од-
нако считается несомненным, что каждое выше расположенное
междоузлие стебля у ряда злаков непременно длиннее ниже
расположенного. При этом, как показывают данные табл. 5.

* Рожь озимая посева 1959 г.

Таблица 5

Средняя длина стебля главного побега у пшеницы яровой,
ржи озимой и овса посевного
(данные 1960 г., г. Пушкин)

Измеряемая часть стебля	Пшеница яровая		Рожь озимая		Овес посевной	
	см	%	см	%	см	%
Стебель	97,3	100,0	125,2	100,0	79,9	100,0
В том числе по междоузлиям:						
V (под соцветием)	50,5	52,0	50,0	40,0	40,2	50,3
IV	23,9	24,6	41,0	32,8	19,2	24,0
III	12,0	12,3	21,3	17,0	11,2	14,0
II	8,2	8,4	10,2	8,0	7,5	9,4
I (над узлом кущения)	2,7	2,7	2,7	2,2	1,8	2,3

у пшеницы и овса почти половину стебля составляет верхнее (под соцветием) междоузлие.

Стебель ржи озимой отличается от стебля пшеницы и овса, как своей общей длиной, так и долей в ней верхних междоузлий. Если по данным табл. 5 определить в общей длине долю трех верхних междоузлий, то получатся следующие величины (в %): пшеница яровая — 88,9, рожь озимая — 89,8, овес посевной — 88,3.

Если сравнить среднюю длину стеблей райграса высокого, выращенного в 1958 г. в г. Гессене, ФРГ (D. Bommer, 1960), и овса посевного, выращенного в 1958 г. в г. Пушкине (табл. 6), то нетрудно заметить очень близкую длину отдельных междоузлий главных стеблей райграса высокого и овса посевного, выращенных в различных географических пунктах.

Из данных табл. 7 видно, что у всех трех злаков длина влагалищ листьев увеличивается от листа к листу, снизу вверх. Длина влагалищ двух верхних листьев у ржи озимой (как длина трех междоузлий ее стебля главного побега) намного превышает длину влагалищ соответствующих листьев пшеницы яровой и овса посевного. Но доля этих влагалищ, выраженная в процентах от общей длины, различается незначительно: пшеница яровая — 63,5, рожь озимая — 63,3, овес посевной — 67,9. Очевидно, у ржи озимой сильнее, чем у пшеницы яровой и овса посевного, вытягивается влагалище предпоследнего листа, но зато относительно слабее вытягивается влагалище последнего (верхнего) листа.

Таблица 6

Средняя длина (в см) стебля главного побега райграса высокого и овса посевного

Измеряемая часть стебля	Райграс высокий (г. Гессен, 1958)	Овес посевной (г. Пушкин, 1958)
Стебель	98	100
В том числе по междуузлиям:		
V (под соцветием)	49	49
IV	22	22
III	14	15
II	9	9
I (над узлом кущения)	4	5

Таблица 7

Средняя длина влагалищ листьев главного побега пшеницы яровой, рожь озимой и овса посевного
(г. Пушкин, 1960 г.)

Измеряемая часть листа	Пшеница яровая		Рожь озимая		Овес посевной	
	см	%	см	%	см	%
Все влагалища	46,3	100,0	68,4	100,0	56,4	100,0
В том числе у листьев, развившихся на стебле выше узла кущения:						
4-го (влагалище верхнего листа)	17,6	38,0	24,0	35,1	23,7	42,0
3-го	11,8	25,5	19,3	28,2	14,6	25,9
2-го	9,3	20,1	14,5	21,2	10,3	18,3
1-го (над узлом кущения)	7,6	16,4	10,6	15,5	7,8	13,8

Длина пластинок листьев главных побегов трех злаков представлена в табл. 8. Из данных этой таблицы отметим большую длину пластинок четырех верхних листьев главного побега овса посевного (79,8 см). Что касается длины отдельных пластинок, то она менее точна, так как после созревания зерна часть пластинок листьев находилась в различной степени отмирания. Поэтому обратимся к дополнительным данным,

Таблица 8

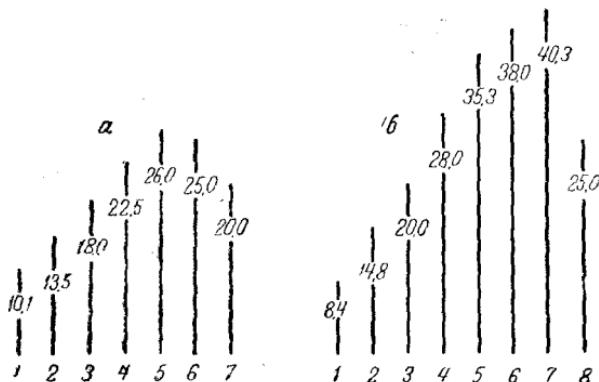
Средняя длина пластинок листьев главного побега пшеницы яровой,
ржи озимой и овса посевного
(г. Пушкин, 1960 г.)

Измеряемая часть листа	Пшеница яровая		Ржь озимая		Овес посевной	
	см	%	см	%	см	%
Все пластинки листьев	65,0	100,0	71,1	100,0	79,8	100,0
В том числе у листьев, развившихся на стебле выше узла кущения:						
4-го (пластинка верхнего листа)	12,8	19,7	12,6	17,7	13,0	16,3
3-го	18,5	28,5	22,0	31,0	22,4	28,1
2-го	17,5	26,9	21,2	29,8	23,2	29,1
1-го (над узлом кущения) . . .	16,2	24,9	15,3	21,5	21,2	26,5

характеризующим длину пластинок листьев главных побегов пшеницы и овса (рис. 80). Необходимо отметить одну особенность в формировании листьев на побеге злака. Давно замечено (В. А. Благовещенский, 1924), что у взрослого растения пластинки последних листьев (одного-двух) побега всегда короче предыдущих, тогда как у молодого, наоборот, каждый последующий лист длиннее и больше предыдущего. Причина такой закономерности заключается, вероятно, в том, что первые 5 листьев формируются в фазах всхода — кущения, в течение которых стебель побега растет (удлиняется) крайне медленно, что практически не может отразиться на длине пластинок листьев. В иных условиях проходит рост шестого и последующих листьев. Они формируются не только в фазе кущения, но и в фазе выхода в трубку при усилившемся оттоке пластических веществ к генеративным органам. Кроме того, в фазе выхода в трубку время роста пластинки листа внутри трубки (до начала облучения ее солнечным светом) сокращается из-за подъема ее ускоренно растущим стеблем и, следовательно, начинается более раннее формирование язычка и влагалища у такого листа. Пластинка последнего листа побега испытывает на себе наибольшее влияние этих меняющихся условий формирования (рис. 80). Между тем закономерность удлинения влагалищ сохраняется до последнего листа (табл. 7 и рис. 81).

Рис. 80. Длина (см) пластинок листьев хлебных злаков, закончивших формирование.

а — в среднем по 6 сортам яровой пшеницы (по данным И. А. Стефановского 1950), б — у одного главного побега овса сорта Золотой дождь (данные авторы, 1958); 1—8 — порядковый номер листа.



В главе IV отмечалось, что благодаря росту междоузлий стебля соцветие побега поднимается вверх на высоту, зависящую от вида злака и сложившихся условий среды. Так, например, у овса, выращенного в различных условиях 1958 и 1960 гг. (табл. 9), стебель главного побега в 1958 г. был в среднем на 20,1 см длиннее, чем в 1960 г. Однако относительная доля соответствующих междоузлий в длине данных стеблей почти одинакова, за исключением первых междоузлий, расположенных над узлом кущения (5,0 и 2,3%). При этом отметим также, что в 1958 г. общая длина четырех пластинок верхних листьев была в среднем на 58,8 см больше, чем в 1960 г. (138,6 и 79,8 см).

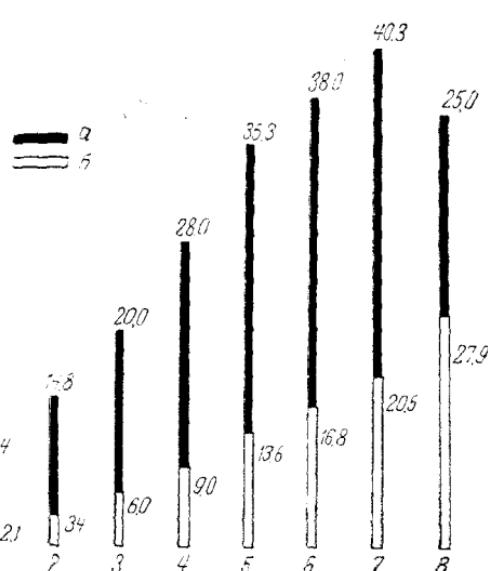


Рис. 81. Длина (см) пластинки (а) и влагалища (б) главного побега овса посевного в фазе выметывания (17 июля 1958 г.). 1—8 — порядковый номер листа.

Длина стебля и пластинок листьев
(1958 и 1960 гг.)

Год	Общая длина стебля	В том числе по междуузлиям										
		5-го листа (под соцветием)		4-го листа		3-го листа		2-го листа		1-го листа (над узлом кущения)		
		см	%	см	%	см	%	см	%	см	%	
1958	100,0	100	49,0	49,0	22,0	22,0	15,0	15,0	9,0	9,0	5,0	5,0
1960	79,9	100	40,2	50,3	19,2	24,0	11,2	14,0	7,5	9,4	1,8	2,3

**ВЕС СТЕБЛЯ
И ЛИСТЬЕВ ГЛАВНОГО ПОБЕГА**

В наших опытах сравнивался вес побегов трех видов злаков. Отобранные побеги были высушены под навесом в марлевых мешках и затем взвешены. Кроме того, определялся вес 1 см каждой части главного побега. Данные табл. 10 показывают, что у побегов овса, несмотря на длинные листовые пластинки (табл. 8), вес 1 см побега значительно ниже, чем у других злаков (2,5 против 3,2 мг у пшеницы яровой и 5,8 мг у ржи озимой). У ржи озимой вес всех частей главного побега выше, чем у других злаков.

Нами введен показатель среднего веса 1 см частей побегов злаков. С его помощью, на наш взгляд, можно нагляднее выразить особенности в соотношении частей побега как одного вида, так и при сравнении разных видов злаков (табл. 11).

Рассматривая данные табл. 5 и 7, легко заметить отличие частей побега ржи озимой от других злаков. Данные же табл. 11, наоборот, показывают почти одинаковые соотношения частей побегов у пшеницы яровой и ржи озимой. Это сходство наблюдается как в отношении веса листьев к весу стебля, так и в отношении веса пластинок к весу соответствующих влагалищ. В данных, характеризующих главные побеги пшеницы и ржи, виден результат их однотипности не только в процессе всхода, но и в процессе последующего формирования побега.

Наибольшие отклонения в весе 1 см частей побега наблюдаются у кукурузы. Поэтому охарактеризуем главный побег кукурузы подробнее (табл. 12).

Таблица 9

главных побегов овса посевного
г. Пушкин)

Общая длина пластинок листа		В том числе							
		4-го (верхнего листа)		3-го листа		2-го листа		1-го листа	
		см	%	см	%	см	%	см	%
138,6	100	25,0	18,0	40,3	29,1	38,0	27,4	35,3	25,5
79,8	100	13,0	16,3	22,4	28,1	23,2	29,1	21,2	26,5

Обращает на себя внимание резкое отличие стебля кукурузы от стеблей других злаков. Только нижние междуузлия стебля кукурузы (4 расположенных над почвой и 5 — ниже ее поверхности) постепенно удлиняются до 16 см, а длина верхних междуузлий колеблется между 14,4 и 15,5 см. Лишь верхнее, расположенное под мужским соцветием, достигает 23,5 см. Стебель, состоящий из 15 надземных междуузлий, представляет собой своеобразную устойчивую колонну, фундаментом которой служит I междуузлие, у которого вес 1 см составляет 1377,8 мг, а вершиной — XV междуузлие с весом 1 см 45,1 мг, т. е. легче I в 30 раз. На этой колонне-стебле, укрепленной еще влагалищами листьев, располагаются пластинки листьев, имеющие общую длину почти 10 м (989,4 см).

В табл. 12 13-й и 12-й узлы листьев, в пазухах которых развились початки, имеют самые длинные пластинки (84 см). По расчетам оказалось, что 1 см междуузлия, расположенного над верхним (первым, самым развитым) початком, весит 445 мг. Это средний вес всего стебля.

ФОРМИРОВАНИЕ И РОСТ БОКОВЫХ ПОБЕГОВ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИИ

При изучении структуры урожая обычно учитывается только надземная часть растения. Поэтому в литературе приводится мало наблюдений за ходом кущения, за ростом каждого побега в течение вегетации.

В главе III был рассмотрен вопрос о биологической сущности кущения злаков. Для получения высокого урожая очень

Таблица 10

Вес (в мг) воздушно-сухих стеблей и листьев главного побега
пшеницы яровой, ржи озимой и овса посевного
(г. Пушкин, 1960 г.)

Вегетативная часть главного побега	Пшеница яровая		Ржь озимая		Овес посевной	
	общий вес	вес 1 см	общий вес	вес 1 см	общий вес	вес 1 см
Стебель	1405	14,4	3239	25,9	1080	13,5
В том числе по междуузлиям:						
5-го листа (под соцветием) . . .	388	7,7	602	12,0	301	7,5
4-го листа	459	19,2	1087	26,5	294	15,3
3-го »	276	23,1	783	36,8	234	20,9
2-го »	186	22,7	522	51,8	187	25,0
1-го » (над узлом кущения)	93	35,6	245	90,8	64	35,6
Влагалища	301	6,5	833	12,1	397	7,0
В том числе:						
4-го (верхнего) листа	150	8,5	259	10,8	183	7,7
3-го листа	76	6,4	292	15,1	112	7,7
2-го »	48	5,2	201	13,9	62	6,0
1-го » (над узлом кущения)	27	3,6	73	7,4	40	5,1
Пластинки	205	3,2	413	5,8	196	2,5
В том числе:						
4-го (верхнего) листа	50	3,9	56	4,4	36	2,7
3-го листа	60	3,2	155	7,1	66	2,9
2-го »	53	3,0	146	6,9	54	2,3
1-го » (над узлом кущения)	42	2,6	56	3,7	41	1,9

Таблица 11

Средний вес 1 см воздушно-сухого стебля и листьев главного побега
у некоторых злаков
(г. Пушкин, 1960 г.)

Злак	Стебель		Влагалища		Пластинки		
	мг	%	мг	% к весу стебля	мг	% к весу стебля	% к весу влагалищ листьев
Пшеница яровая . . .	14,4	100,0	6,5	45,1	3,2	22,2	49,2
Ржь озимая . . .	25,9	100,0	12,1	46,7	5,8	22,5	47,9
Овес посевной . . .	13,3	100,0	7,0	52,6	2,5	18,8	36,7
Кукуруза	445,0	100,0	120,5	27,1	46,9	10,5	38,9

Таблица 12

Средняя длина и вес частей главного побега кукурузы
в воздушно-сухом состоянии
(г. Пушкин, 1960 г.)

Номер надземных узлов стебля	Стебель			Влагалища			Пластинки		
	длина (см)	общий вес (г)	вес 1 см (мг)	длина (см)	общий вес (г)	вес 1 см (мг)	длина (см)	общий вес (г)	вес 1 см (мг)
Узел мужского соцветия (XV) . . .	23,5	1,06	45,1	14,7	1,09	74,1	38,5	1,04	27,0
20-й (XIV) .	14,5	0,94	64,8	16,3	1,79	109,6	55,0	2,22	40,4
19-й (XIII) . .	14,8	1,30	87,8	16,5	2,24	135,8	64,2	3,14	49,0
18-й (XII) . .	15,1	2,57	170,2	17,3	2,83	163,6	69,1	3,98	57,6
17-й (XI) . .	15,2	3,34	219,7	17,3	2,96	171,1	71,0	4,55	64,1
16-й (X) . . .	15,9	4,32	271,7	17,5	3,08	176,0	75,5	5,08	67,4
15-й (IX) . .	14,6	4,48	306,9	17,6	3,13	177,8	78,0	4,56	58,6
14-й (VIII) . .	14,4	5,47	379,8	17,7	3,31	187,0	84,0	4,96	59,0
13-й* (VII) . .	14,6	8,04	550,7	18,0	3,20	177,8	84,0	4,68	55,7
12-й* (VI) . .	15,0	8,66	577,3	20,0	2,70	135,0	79,8	3,81	47,4
11-й (V) . . .	15,5	10,24	660,6	21,5	2,40	111,6	75,0	2,95	39,3
10-й (IV) . .	16,0	14,44	902,5	22,0	1,76	80,0	70,0	2,45	35,0
9-й (III) . . .	14,0	13,65	977,5	20,5	1,53	74,6	58,3	1,71	29,3
8-й (II) . . .	10,0	11,85	1185,0	18,5	1,04	56,2	48,0	1,05	21,9
7-й (I) . . .	4,5	6,20	1377,8	14,5	0,66	45,5	39,0	0,65	16,7
В среднем	217,6	93,56	455,0	279,9	33,82	120,5	989,4	46,83	47,3

* В пазухах 12-го и 13-го листьев образовались початки. В скобках указан номер междуузлия надземной части стебля.

важно, чтобы все боковые побеги были высокопродуктивными*. Однако известно, что у бокового побега первый лист появляется над почвой лишь тогда, когда на главном (материнском) побеге хлебного злака появляется уже третий или четвертый лист. Несмотря на это, зерно на боковых и на главном побегах созревает одновременно, так как растение приспособлено к этому. Между тем в литературе широко известно мнение Р.Ю. Рожевица (1937), что образовавшиеся в узле кущения боковые побеги обычно вырастают до размеров главного стебля и ничем от него не отличаются.

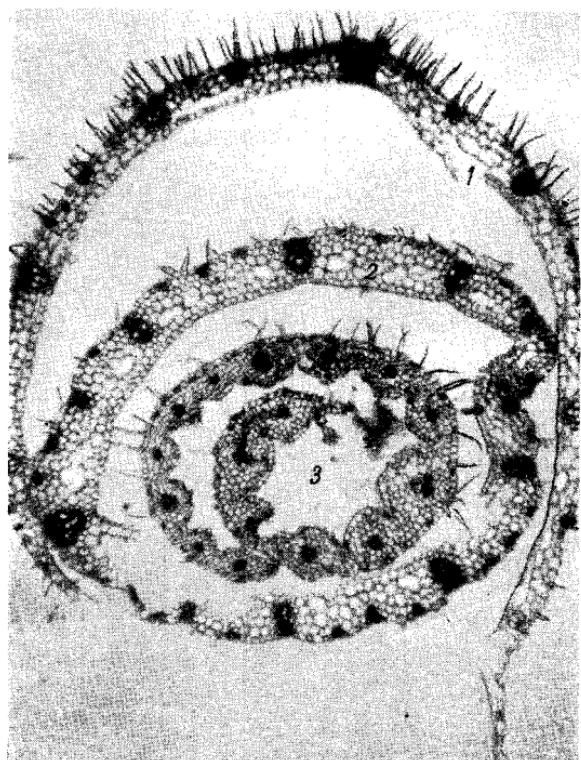


Рис. 82. Поперечный разрез листьев главного побега пшеницы яровой в начале фазы 3-го листа. Побег разрезан между конусом нарастания и поверхностью почвы ($\times 30$); первый и второй листья разрезаны в зоне влагалища, третий — в зоне пластинки, которая повреждена, вероятно, шведской мухой. На одной стороне пластинки от центральной жилки отходят 10 жилок, на другой (поврежденной) стороне их осталось лишь 5.

* Более 30 лет назад (Г. М. Медведев и др., 1933; Л. Ф. Тюляков, 1936) было доказано, что в обычных условиях сортониспытания продуктивная кустистость пшениц составляет лишь 43—54% от общей кустистости.

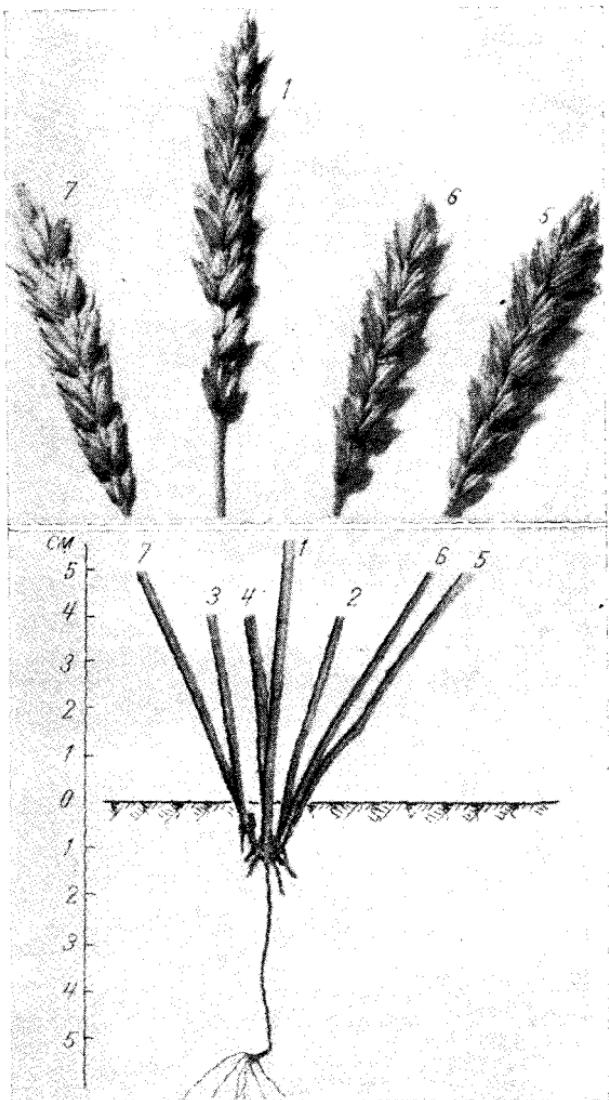


Рис. 83. Нижняя часть и колосья растения пшеницы яровой, убранной на зерно в 1958 г.
 1 — главный побег, 2, 3 и 4 — боковые побеги первого порядка, 5, 6 и 7 — боковые побеги второго порядка.

Формирование побегов пшеницы яровой сорта Лютецен 62

(г. Пушкин, 1958 г.)

Дата наблюдения	Боковые побеги		Главный побег	Боковые побеги		Б ₁	Б ₂ , Б ₁	Б ₁
	Б ₁ , Б ₂	Б ₂		Б ₁	Б ₂			
26/V								
3/VI								
7/VI								
12/VI								
17/VI								
21/VI								
24/VI								
27/VI								
29/VI								
4/VII								
8/VII								
14/VII								
19/VII								
25/VII								
28/VII								

Причина. Б₁ — побег из пазухи 1-го листа главного побегаБ₂ — » » » 2-го » » » » »Б₃ — » » » 3-го » » » » »Б₁Б₁ — побег из пазухи 1-го листа первого бокового побегаБ₂Б₁ — » » 2-го » » » » »Б₁Б₂ — » » 1-го » » » » »Б₂Б₂ — » » » » » » » » »

Говоря о приспособленности растения, необходимо упомянуть и о следующем. Развитие зародыша зерновки во взрослое растение проходит, как известно, во взаимодействии с внешней средой в сложных полевых условиях. Поэтому судьба урожая зависит прежде всего от жизнеспособности зародыша зерновки, от его развития в почве, от всходов и последующего появления второго и третьего листьев главного побега.

Таблица 14

Характеристика побегов одного растения пшеницы яровой сорта Лютесценс 62, убранной на зерно 8/IX 1958 г.
(г. Пушкин)

Побег	Дата появления побега	Число дней вегетации (от всхода побега до уборки)	Длина стебля (см)	Длина колоса (см)	Число зерновок в колосе	Вес зерновок в колосе (г)	Вес 1000 зерновок (г)
Главный	3/VI	97	77,0	9,0	30	1,0	33,3
Боковые первого порядка:							
из пазухи 1-го листа главного побега . . .	17/VI*	—	—	—	—	—	—
из пазухи 2-го листа главного побега . . .	24/VI*	—	—	—	—	—	—
из пазухи 3-го листа главного побега . . .	29/VI*	—	—	—	—	—	—
Боковые второго порядка:							
из пазухи 1-го листа первого бокового побега . .	27/VI	74	67,0	7,5	31	0,71	22,9
из пазухи 2-го листа первого бокового побега . .	29/VI	72	62,0	6,7	28	0,48	17,2
из пазухи 1-го листа второго бокового побега . .	8/VII	62	60,0	7,5	27	0,55	20,4

* Побег погиб.

Наблюдения показывают, что гибель главного побега вызывается повреждением точки роста стебля или прекращением роста всходящего листа (рис. 82).

Критическим периодом, когда решается вопрос о жизни злака, является период развития на главном побеге первых 3—4 листьев. В дальнейшем вероятность гибели растений снижается, так как начинается фаза кущения. В качестве примера рассмотрим процесс кущения одного растения пшеницы яровой в посевах 1958 г. (рис. 83).

Как показывают данные табл. 13, на растении в процессе кущения в период вегетации с 17 июня по 8 июля (за 21 день) образовалось 6 боковых побегов. Три первых погибли. Одновременно с главным побегом (табл. 14) урожай зерна дали 3 боковых благодаря очень важному свойству узла кущения: боковые побеги развиваются быстрее главного (за 62—74 дня против 97 дней вегетации главного побега).

Урожай зерна из колосьев боковых побегов все же был ниже, чем из колоса главного побега, на 29—52% из-за мелкозернистости (см. вес 1000 зерновок в табл. 14). Но морфологичес-

Таблица 15
Сравнение средних размеров и веса пластинок листьев
главного и бокового побегов овса посевного
(г. Пушкин, 1958 г.)

Показатели	Пластинки листьев							
	1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	6-го	7-го	8-го

Главный побег

Длина (см)	8,30	12,90	20,90	27,30	33,40	35,80	38,70	24,90
Ширина наибольшая (см)	0,47	0,48	0,70	0,80	1,00	1,10	1,20	1,20
Вес в воздушно-сухом состоянии (мг) . . .	10,70	15,70	37,70	64,30	98,30	33,40	202,00	138,70
Средний вес 1 см (мг)	1,30	1,20	1,80	2,30	2,90	3,70	5,20	5,60

*Боковой побег, развившийся из почки в пазухе 1-го листа
главного побега*

Длина (см)	10,00	23,90	31,50	33,50	19,70	—	—	—
Ширина наибольшая (см)	0,50	0,92	1,00	1,05	0,97	—	—	—
Вес в воздушно-сухом состоянии (мг) . . .	13,50	53,70	100,00	138,30	71,00	—	—	—
Средний вес 1 см (мг)	1,35	2,25	3,17	4,12	3,60	—	—	—

не различия главного и боковых побегов этим не исчерпываются (табл. 15).

Существуют также различия между главным и боковыми побегами по числу листьев (8 и 5) и по размерам и весу их пластинок. Например, пластинка второго листа в 3,4 раза тяжелее у бокового побега, чем у главного, пластинка третьего листа соответственно в 2,7 раза и четвертого — в 2,1 раза. Однако как по размерам, так и по весу максимальные значения у пластинок листьев бокового побега меньше, чем у главного: по длине — 33,5 против 38,7 см; по ширине — 1,05 против 1,2 см; по весу — 138,3 против 202,0 мг.

Кроме того, на боковом (генеративном) побеге растения (рис. 84) только 3 листа, тогда как на главном побеге их 7. Следовательно, ускоренное развитие боковых побегов (данные о которых приведены в табл. 13, 14 и 15) идет благодаря меньшему периоду вегетации на формирование меньшего числа листьев. У растения, изображенного на рис. 84, главный побег погиб перед колошением. Погиб также боковой побег узла кущения. Но благодаря ветвлению из почки надземного узла стебля развился еще один боковой побег, и растение дало урожай зерна.

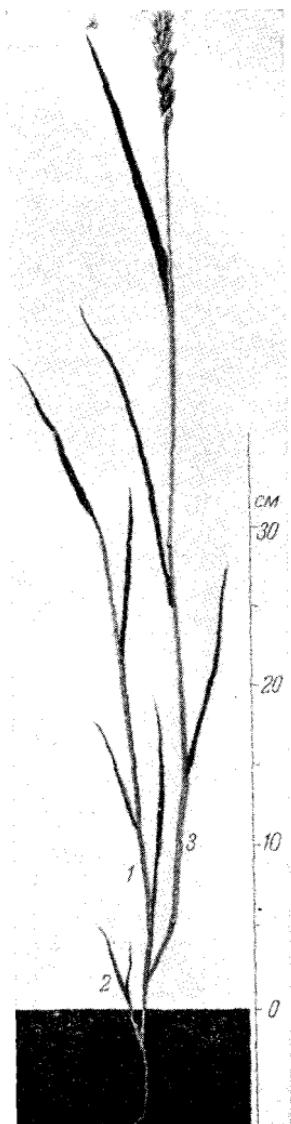


Рис. 84. Растение пшеницы яровой, единственным генеративным побегом которой является боковой побег.

1 — главный побег (погиб), 2 — первый боковой побег (погиб), 3 — второй боковой побег, давший урожай зерна.

В дополнение к исследованиям побегов пшеницы считаем необходимым представить наблюдения за растениями овса.

Сравнивая поперечные разрезы главного и боковых побегов, видим определенную зависимость. У овса, как и пшеницы, на главном побеге больше на 3 листа, чем на первом боковом, на 4 — чем на втором боковом, и больше на 5 листьев, чем на третьем боковом побеге. На рис. 85, а (см. также рис. 70) представлены растения овса, у которых погибли главные побеги.

Урожай зерна дали боковые побеги, развившиеся из узла кущения.

На основании изложенных наблюдений за побегами пшеницы и овса можно сделать следующее обобщение. На боковых побегах пшеницы яровой (сорт Лютесценс 62) и овса посевного (сорт Золотой дождь) одновременно формируется в условиях

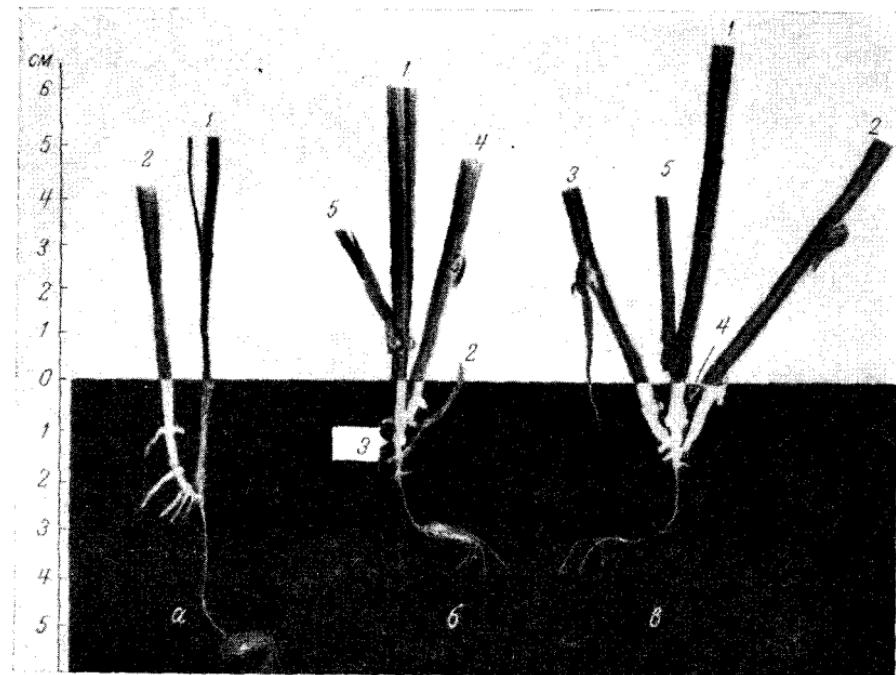


Рис. 85. Кущение овса посевного в 1958 г. (корни, развившиеся из узла кущения, отрезаны).

а, б и в — стебли в зоне узла кущения при продольном разрезе; 1 — главный побег, 2, 3, 4 и 5 — боковые побеги (часть побегов у представленных растений погибла).

г. Пушкина 3—4—5 листьев, а на их главных побегах соответственно 6—7 или 7—8. Побег с меньшим числом листьев быстрее завершает вегетативный период жизни и переходит к формированию репродуктивных органов, развивая более короткие стебель и соцветие.

Вероятно, благодаря этим морфологическим особенностям все или часть боковых побегов узла кущения успевают созреть к уборке одновременно с главным побегом. При этом следует учитывать также роль узла кущения, перераспределяющего по побегам ток воды и питательных веществ, поступающих из корней растения.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ЗЛАКОВ

В СССР наиболее широко и обоснованно разработаны основные закономерности и взаимосвязи в онтогенезе высших однолетних растений в результате длительных исследований Ф. М. Куперман (1955, 1961, 1963). Экспериментальные данные показали, что на отдельных этапах развития темпы роста различны. Продолжительность роста одних органов всегда определяется продолжительностью формирования и роста других органов. Этим самым объясняется та гармоничная слаженность, в строении отдельных органов растения, которая выработалась в процессе истории развития растительного организма. В темпе и характере роста отражается функциональная приспособленность одних органов к другим (Е. И. Ржанова, 1957).

Данная глава посвящена изложению и обоснованию всех закономерностей, выявленных нами в процессе формирования побега злака. Первопричину существующей связи между ростом и развитием злаков следует искать в наличии у них двух меристем, в деятельности которых наблюдается четкое взаимодействие. При этом особую роль играют листья побега и свет, значение которых в биологии растений подтверждено рядом авторов — Грю (N. Grew, 1672, 1682), Гельсом (S. Hales, 1727), Беннетом (Ch. Bannet, 1754), Ч. Дарвином (1941).

Свет — один из тех архитекторов, которые участвовали и участвуют в воздвижении здания, называемого растением. Всего более подвергаются влиянию света листья. Их цвет, строение, величина, форма и направление должны более всего приспособляться к свету (А. Н. Бекетов, 1865).

Для понимания процессов формирования побега у злаков необходимо прежде всего рассмотреть вопрос о функциях листа злака.

ФУНКЦИИ ЛИСТА ПРИ ФОРМИРОВАНИИ ПОБЕГА ЗЛАКА

Обратимся сначала к двум главнейшим функциям листа — фотосинтезу и транспирации. Обычно весь фотосинтез и вся транспирация целиком относятся на счет деятельности пластинки, а роль влагалища листа при этом игнорируется.

Однако фотосинтезирующая и транспираирующая деятельность влагалища листа должна быть продуктивной, если судить по устьицам, обилие которых на поверхности влагалища отмечает ряд авторов (Р. Ю. Рожевиц, 1937 и др.). Значит, в создании урожая зерна влагалище играет не меньшую роль, чем листовая пластинка, хотя акад. В. Н. Любименко (1930) считает, что ассимиляционная работоспособность влагалищ листьев на единицу площади значительно ниже таковой у листовых пластинок (возможно, здесь сказалась неточность методики — Г. М. Д.).

Что касается веса влагалищ в воздушно-сухом состоянии, то он возрастает от нижнего листа к верхнему: с 4,2 mg у первого листа до 291 mg у восьмого листа, т. е. увеличивается более чем в 69 раз. Любопытно, что доля влагалища в весе листа особенно быстро возрастает у последних четырех листьев, и у восьмого листа она составляет 70% (рис. 86).

Наши наблюдения показали, что у злаков выработались исключительно важные реакции на свет, регулирующие не только рост колеоптиле и частей зародышевого побега, но и ход последующего формирования растения. Органом, воспринимающим световые воздействия, является лист. Деятельность листа всегда связана с ростом и развитием побега, а также с формированием его габитуса. При этом была выявлена роль каждой части листа (пластинки, влагалища и язычка). Хотя указанные части листа, как говорилось в главе III, морфологически связаны между собой, каждая из них является самостоятельным органом, выпол-

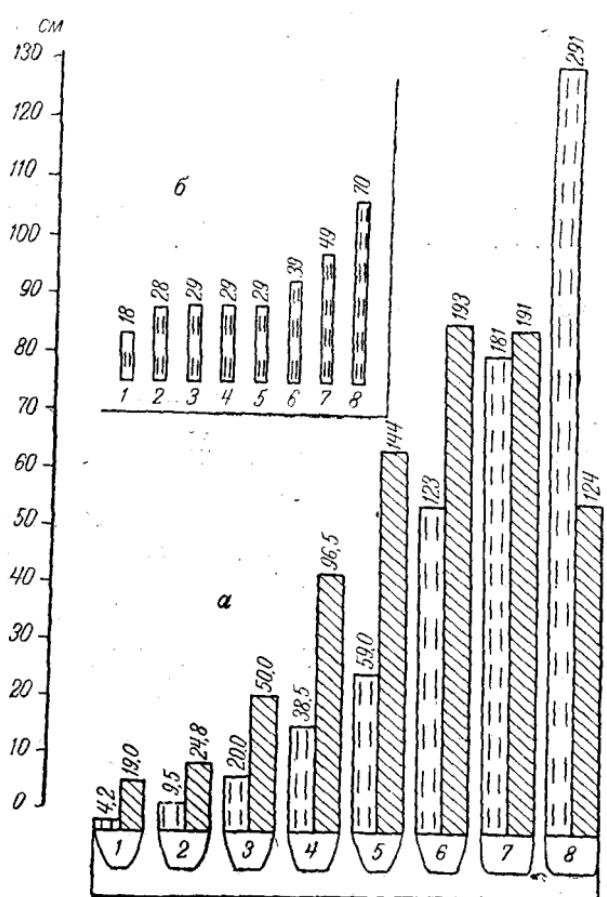


Рис. 86. Вес (в мг) воздушно-сухих листьев главного побега овса посевного перед фазой выметывания (28 июля 1959 г., г. Пушкин).

а — каждый лист представлен пластинкой (справа) и влагалищем, б — доля влагалища в весе листа (в %); 1—8 — порядковый номер листа.

няющим определенные, жизненно важные функции. По нашим представлениям, листу злака наряду с фотосинтезом, транспирацией и дыханием присуща функция формирования своего габитуса (листа) и габитуса побега.

ФОРМИРОВАНИЕ ГАБИТУСА ЛИСТА И ПОБЕГА

Для обоснования функции формирования габитуса листа злаков необходимо рассмотреть и подытожить самое существенное в деятельности пластиинки, язычка и влагалища листа в связи с ростом, развитием и формированием побега. С этой целью

была разработана методика, в которой анатомо-морфологическими средствами мы стремились возможно лучше показать не только рост и развитие побега в целом, но и формирование и изменение его отдельных частей. Для этого в течение вегетации (от всходов до фазы созревания зерновок) из посевов в поле брали по 4—6 типичных для данной фазы растений. Сразу же измеряли части каждого главного побега. Затем со стебля побега листья снимали, разрезали их в зоне язычка и засушивали. Для приготовления анатомических препаратов с зачатков соцветия использовались свежесобранные побеги.

Из отобранных растений и приготовленных микрофотографий соцветий на листах картона или фанеры монтировались модели побега по фазам развития растения. На этих макетах надземная часть каждого растения располагалась на белой бумаге, а подземная — на черной. Затем макеты фотографировалась (рис. 87 и 88).

Рассматривая рис. 87 и 88, легко заметить, что для этих монтажей были использованы одни и те же побеги. На моделях растений без листьев (рис. 87) убедительно видны на побеге злака две меристемы: верхушечная и интеркалярная, — деятельность и взаимодействие которых биологически невозможны без влагалищ листьев.

В природе стебель злака без листьев не может существовать, даже если бы нормальное дыхание, питание и транспирация осуществлялись искусственно. Дело в том, что стебелек такого «теоретического» злака по мере подъема его верхушки над поверхностью почвы под тяжестью собственного веса или дуновения ветра надломится в зоне роста одного из междуузлий и упадет. «Надевая» же листья на стебли (рис. 88), злак дает «жизненные силы» побегу.

Побег наглядно демонстрирует пример формирования пластиинки и влагалища каждого отдельного листа, а также и роста стебля и соцветия главного побега в длину. Вначале растет пластиинка листа (рис. 88), а язычок начинает формироваться лишь в то время, когда верхушка пластиинки первого листа побега достигает поверхности почвы и начинает выходить из-под колеоптиле. Теперь наступает время, когда все 3 части первого листа зародышевого побега злака растут одновременно. Растут они вместе до тех пор, пока влагалище листа в результате своего удлинения не вынесет (не поднимет) из почвы пластиинку и язычок листа выше колеоптиле, в зону дневного освещения. С этого момента замедляется и прекращается рост пластиинки

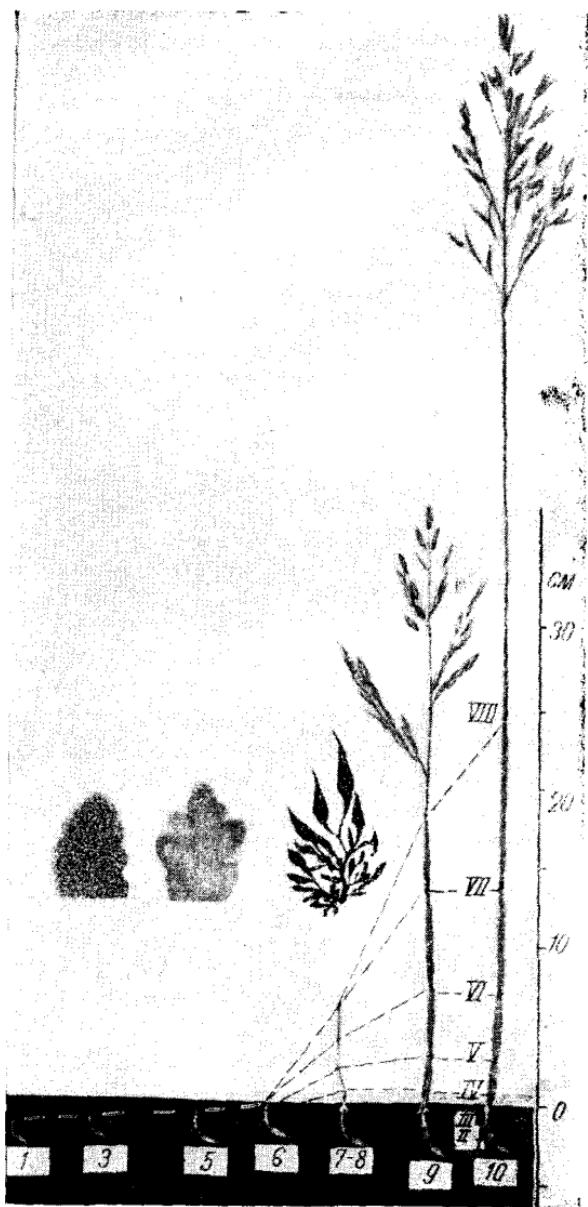


Рис. 87. Рост в длину стебля и соцветия глазного побега овса посевного сорта Золотой дождь в течение вегетации 1959 г. (г. Пушкин). На моделях листья удалены.

Фазы растений: 1—8 — начало появления первого и второго и т. д. листа, 9 — перед выметыванием, 10 — созревание зерновок; 1—VIII — узлы стебля. Внешний вид соцветий в конце фазы 3-го и в фазе 5-го листьев представлен на микрофотографиях ($\times 30$). Зачаточная метелка соцветия в фазе 7—8-го листа увеличена в 9 раз.

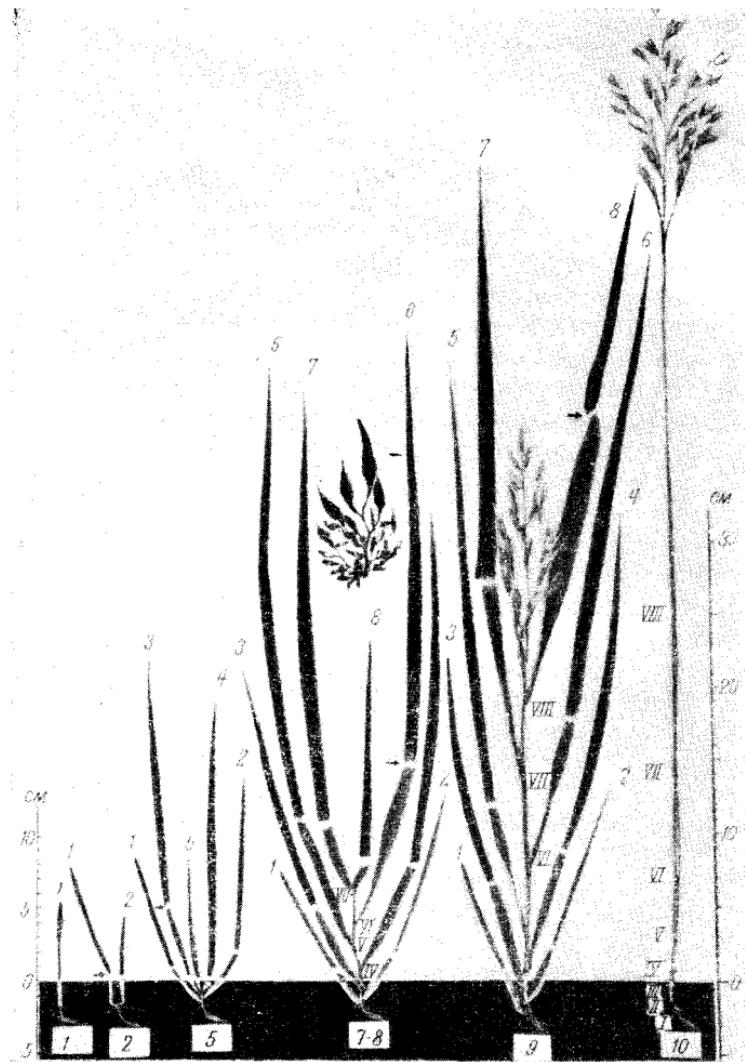


Рис. 88. Формирование главного побега у овса посевного (1959 г., г. Пушкин). На моделях листья разрезаны в зоне язычка, а верхние части влагалищ листьев засушены в развернутом виде.

Фазы растений: 1—8 — начало появления первого и второго и т. д. листа, 9 — перед выметыванием, 10 — созревание зерновок; I—VIII — узлы стебля и соответствующие им листья. Стрелки указывают на верхние концы трубки из влагалищ листьев. Зачаточная метелка соцветия у побега в фазе 7—8-го листа увеличена в 9 раз.

и язычка листа. Рост влагалища листа тоже будет остановлен, но постепенно, по мере действия опускающихся в основание влагалища физиологически активных веществ, вырабатываемых на свету в язычке листа (рис. 88, фазы первого и второго листа).

Выше (главы III и IV) было показано, как верхушка конуса нарастания стебля главного побега, продолжая расти, удлиняет его стебель и как закладываются по очереди, снизу вверх новые зачатки листьев (см. рис. 62). Это вегетативный период в жизни побега. Лишь в конце фазы 3-го — начале фазы 4-го листа в деятельности верхушечной меристемы начинается новый этап — репродуктивный: на конусе нарастания стебля главного побега (выше последнего зачатка листа) начинает формироваться соцветие (см. рис. 72, а). В дальнейшем вегетативные и генеративные органы побега растут и формируются одновременно, но не в равной степени.

Чтобы показать 2 периода в жизни побега злака — преимущественно вегетативного и преимущественно репродуктивного, дополнительно к рис. 88 дается рис. 89.

На рис. 89, а видно, что воздушно-сухой побег овса посевного в фазе всходов весит 11 мг, в фазе 2-го листа — 16 мг, а в фазе перед выметыванием — 2448 мг. В первый период побег формируется преимущественно из вегетативных органов, так как соцветие данного побега лишь в фазе 7—8-го листа составляет всего 3 мг из 945 мг общего веса побега.

Еще нагляднее общий вес побега и динамика его частей представлены на рис. 89, б. На этом рисунке за 100% принят вес воздушно-сухого побега в фазе перед выметыванием (28 июля 1959 г.), так как в фазе созревания нижние листья побега находятся на различных стадиях отмирания. На рис. 89, б видно, что доля соцветия в побеге по фазам быстро увеличивается, а именно: в фазе 7—8-го листа — 0,1% (3 мг), перед выметыванием — 13,88% (340 мг) и в фазе созревания — 55,0% (1350 мг).

Обратим при этом внимание на кривые, отражающие паразитическую согласованность роста вегетативных органов с репродуктивными. От фазы всходов до фазы 5-го листа кривая общего веса побега слабо наклонна. Затем эта кривая быстро устремляется вверх (в фазе 5-го листа — 4,53%, шестого листа — 11,10% и в фазе 7—8-го листа — 38,6%). С фазы 7—8-го листа кривая веса репродуктивных органов побега тоже идет вверх, причем строго параллельно общему весу побега (рис. 89, б).

На рис. 88 представлен процесс формирования побега в нормальных условиях. Если злак выращивать при ослабленной ин-

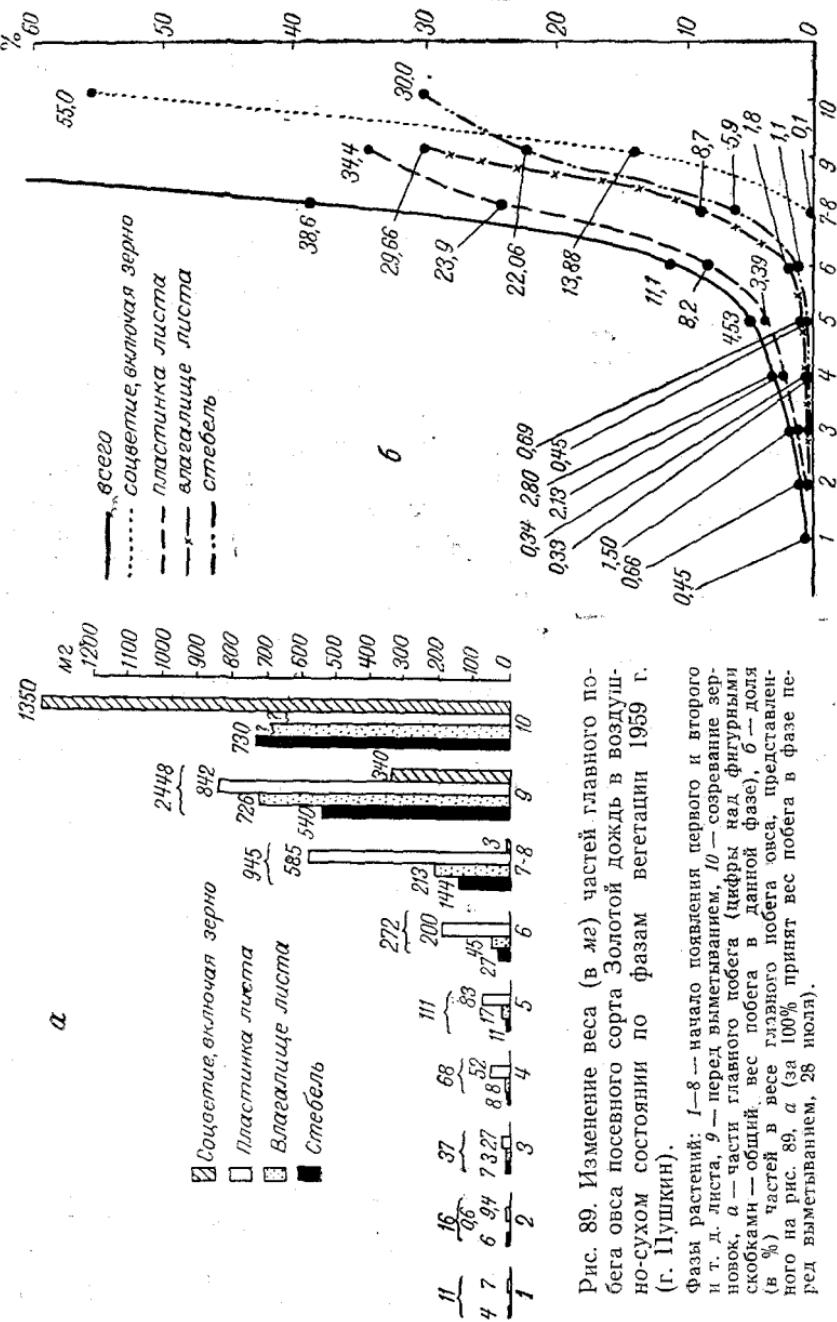


Рис. 89. Изменение веса (в жг) частей главного побега овса посевного сорта Золотой дождь в воздушно-сухом состоянии по фазам вегетации 1959 г. (Г. Пушкин).

Фазы растений: 1—8 — начало появления первого и второго листа, 9 — перед выметыванием, 10 — созревание зерновок, а — части главного побега (цифры над фигурными скобками — общий вес побега в данной фазе), б — доля (в %) частей в весе главного побега овса, представленного на рис. 89, а (за 100% принят вес побега в фазе перед выметыванием, 28 мг/мл).

тенсивности света, то сильно вытянется колеоптиле и пластинка первого листа, с опозданием будет заложен язычок, и он, в свою очередь, из-за медленной выработки физиологически активных веществ с опозданием остановит рост влагалища листа. В результате побег вытягивается и становится менее жизнеспособным (рис. 90, растение справа; рис. 91, растения в середине и слева).

Этими примерами подтверждается тот факт, что в процессе формирования самого побега злака уже предопределена различная эффективность фотосинтеза и транспирации листа.

Фотосинтез и транспирация — главнейшие функции листа. Но начинаются они всегда после создания в той или иной степени габитуса отдельного листа или целого побега, когда лист — «рабочая лаборатория» — уже сформирован и расположен в воздухе для «работы». Следовательно, функция фотосинтеза не занимает монопольного положения в деятельности листа злака. Несмотря на это, при изучении роли листьев разных ярусов в питании растения и в формировании урожая злака (Б. Е. Кравцова, 1961; Б. А. Кумаков, 1954; А. А. Лизандр и др., 1964; И. В. Мосолов, А. В. Панова, 1953; Д. Ромашенков, 1947 и др.) основную роль исследователи отводят фотосинтезу и транспирации листа, не принимая во внимание его внешний облик (габитус). Впрочем, в трудах И. Н. Коновалова (1943), В. А. Новикова (1961) и других есть высказывания, которые в известной мере отходят от этих представлений. В. А. Новиков, например, отмечает, что листья, появляющиеся на растении, имеют различную форму по мере удаления от основания стебля; меняется также форма

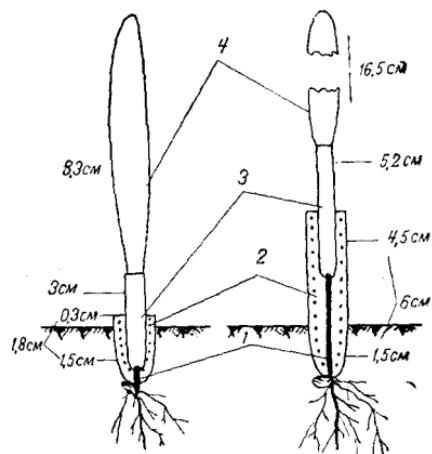


Рис. 90. Схема растений пшеницы, выращенной летом в условиях нормальной (слева) и в 5—6 раз меньшей интенсивности освещения.

1 — зародышевый стебелек, 2 — колеонтиле, 3 — влагалище, 4 — пластиника листа.

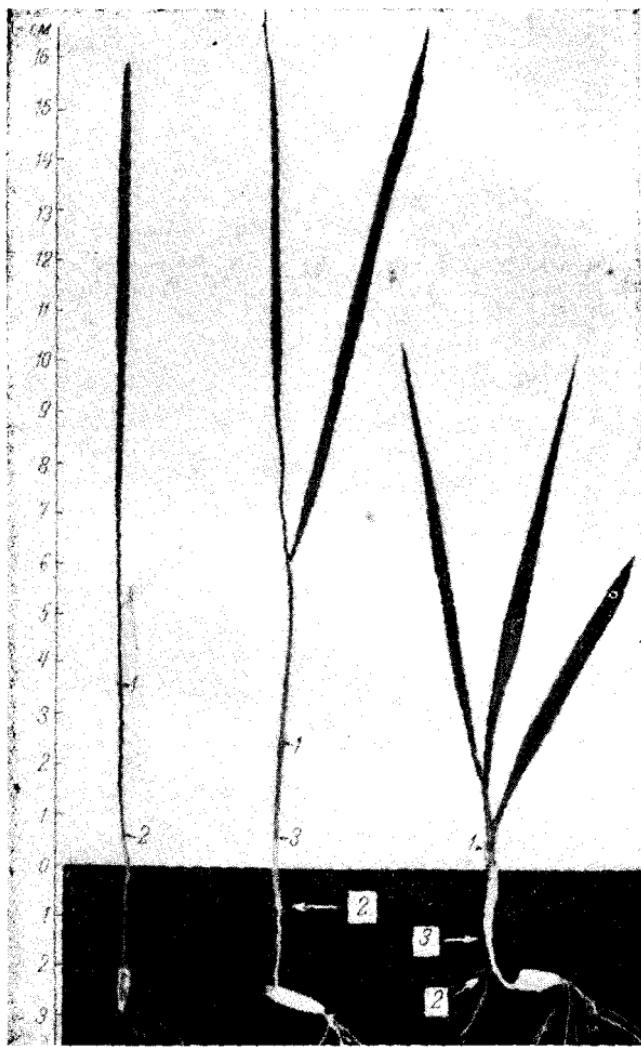


Рис. 91. Растения овса посевного, выращенного при различной интенсивности освещения.

Справа — в поле весной, в середине — в теплице осенью, слева — растение, получившее в 2—3 раза меньшую интенсивность освещения, чем растение в середине; 1 — верхушка колеоптиле, 2 — узел колеоптиле, 3 — узлы прикрепления листьев, выросших из зародыша.

стеблей и корней. И. Н. Коноваловым (1943) было доказано различие в характере роста у листьев однолетних сельскохозяйственных растений и в связи с этим неодинаковое участие их в создании урожая.

Однако ряд вопросов еще не только не выяснен, но и не поставлен учеными. Почему листья молодых злаков не лежат на почве, хотя стебли побега еще нет над ее поверхностью? Почему стебель злака в течение длительного периода вегетации целиком остается в почве? Так, например, в 1959 г. у овса верхушка стебля главного побега появилась на уровне поверхности почвы только в фазе 6-го листа (рис. 87 и 88), когда вес листьев в воздушно-сухом состоянии составлял 245 мг (более 90%), стебля — 27 мг (10%); соцветие этого побега находилось еще в зачаточном состоянии (рис. 89). Почему соцветие побега до тех пор остается ниже поверхности почвы (рис. 87 и 88), не начинает усиленно формироваться и не поднимается стеблем вверх, пока верхний конец трубки из влагалищ листьев не определяет верхушку соцветия колоса (метелки) по высоте на 8—10 см (см. табл. 3)? Эта любопытная «дистанция» выдерживается злаком до конца роста и развития соцветия в течение фазы выхода в трубку, позволяя, например, главному побегу овса сильно развиться и в фазе перед выметыванием метелки (28 июня) достичь веса 2448 мг, т. е. в 9 раз больше, чем в фазе 6-го листа (10 июля). И вместе с тем главный побег существенно изменяет весовое соотношение своих частей. Вес стебля теперь составляет (540 мг) 22%, соцветия (340 мг) — 14%, а доля листьев (влагалища — 726 мг и пластинки — 842 мг) — 64% веса воздушно-сухого побега (рис. 89).

На все эти вопросы можно найти ответы при изучении взаимодействия функций листа, обеспечивающих нормальный рост, развитие и формирование побега злака. Из всех функций листа злака рассмотрим отдельно функцию формирования и выясним сущность этой функции, так как она играет важную роль в биологии злака.

РОЛЬ ЧАСТЕЙ ЛИСТА В ФОРМИРОВАНИИ ГАБИТУСА ЛИСТА И ПОБЕГА

Роль пластинки. Рис. 88, 90 и 91 свидетельствуют, что в формировании габитуса побега злака первостепенная роль принадлежит пластинке листа. Она, так же как колеоптиле, реагирует на условия среды (в первую очередь на свет), определяя этим

развитие всего побега, поскольку начинает расти раньше других частей листа. Если верхушка пластинки первого (всходящего) или последующего листа не появится в зоне дневного освещения, то это вызовет отмирание всех частей и органов побега, т. е. гибель всего растения.

С выходом верхушки пластинки первого листа в зону дневного освещения в ней под действием света вырабатываются какие-то физиологически активные вещества, которые, опустившись в основание листа, вызывают процесс формирования язычка листа. Мы обратили внимание на окраску верхушек пластинок. Оказалось, что их цвет и интенсивность изменяются в зависимости от того, где находится пластинка: в трубке из влагалищ листьев побега или в зоне дневного освещения (рис. 92). Вероятно, в верхушках листа с момента возникновения первых клеток пластинки в конусе нарастания стебля побега заключены специфические физиологически активные вещества — «реактивы». Пока верхушка листа находится в трубке побега (в темноте), этот «реактив» бесцветный. Но под действием дневного света «реактив», становясь ярко-красным, опускается в основание листа по клеткам эпидермального слоя листа, вызывая своим появлением целевую реакцию, в результате которой начинает расти язычок листа.

В Агрофизическом институте, по нашей просьбе, была сделана попытка связать произошедшие изменения окраски с изменениями в химическом составе при помощи спектрального анализа.

Но разгадки явления эта попытка не принесла из-за слишком малой величины окрашенной зоны верхушки листа. У костра безостого, ржи и овса ее длина 0,08 мм.

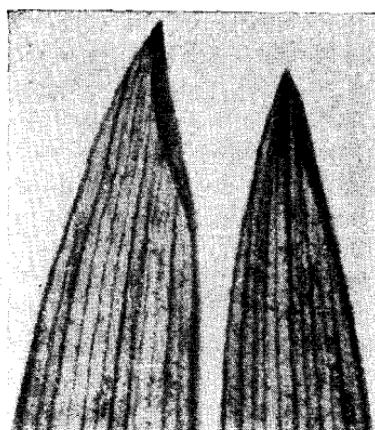


Рис. 92. Верхушки пластинок ($\times 12$) листьев ржи озимой в период нахождения их в трубке побега (справа) и в зоне дневного освещения (слева).

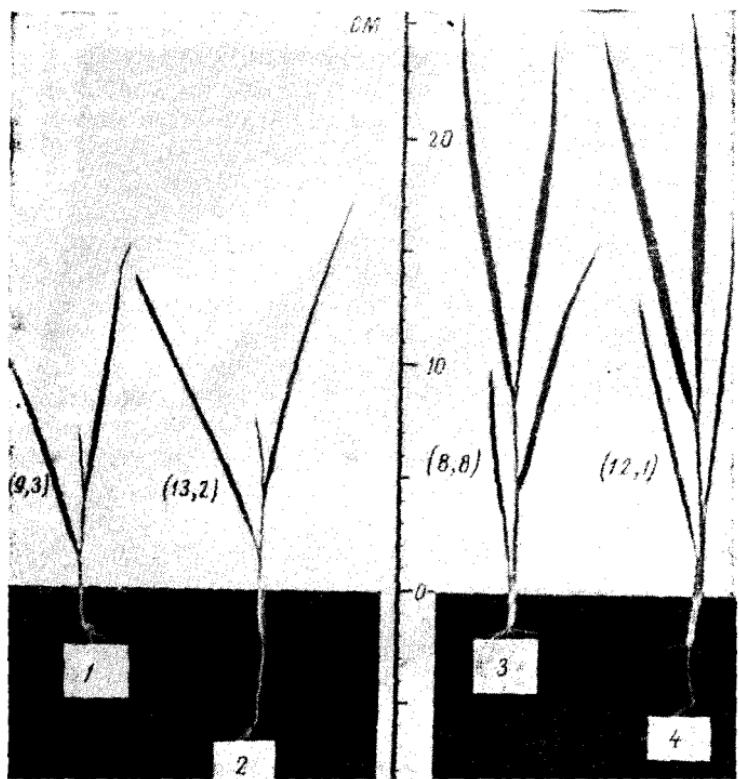


Рис. 93. Растения пшеницы сорта Лютесценс 62 при различном заглублении (в см) зерновок.
 1 — 2,1; 2 — 6,3; 3 — 1,7; 4 — 5,0. В скобках — длина (в см) пластинок первых листьев растений.

Мы сфотографировали в начале формирования язычка первый лист побегов пшеницы, развившихся из зерновок, заделанных на различную глубину. Оказалось, что из заглубленных в почву зерновок пластиинки первого листа вырастают длиннее контрольных почти на разницу в заглублении их зерновок (рис. 93, см. также рис. 52 в главе III). Причина, очевидно, в том, что из заглубленной зерновки пластиинка первого листа вырастала длиннее до появления ее верхушки над поверхностью почвы, после чего под влиянием света у данного листа начинается формирование язычка и влагалища.

Факты удлинения пластинок листьев пшеницы под влиянием заглубления зерновок в почву были замечены еще в 1915 г. М. Е. Ивановой (табл. 16). Она пишет: «...что заставляет растения при глубоко заделанном зерне и по выходе на дневной свет продолжать усиленно вытягивать свои надземные части? Этому явлению не удалось найти соответствующего объяснения, да и вряд ли в полевых условиях возможно будет вполне выяснить сущность его».

Таблица 16

Величина пластинки листьев злака при различной глубине заделки зерновок

Глубина заделки (см)	Ширина пластинки листа (мм)	Длина пластинки листа (мм)	Площадь листьев (мм ²)	Вес сухой массы 25 кустов (г)
3	2,9	87,0	126	0,70
5	2,7	102,9	139	1,30
7	2,5	114,2	143	0,85

По фотографиям, помещенным в статье М. Е. Ивановой, мы восстановили габитус растений, выращенных в Ростове-на-Дону в 1915 г. (рис. 94). Этот рисунок помогает найти причину такой закономерности в формировании первых листьев побегов пшеницы из заглубленных и контрольных зерновок. Причина — в пластинке и язычке листа.

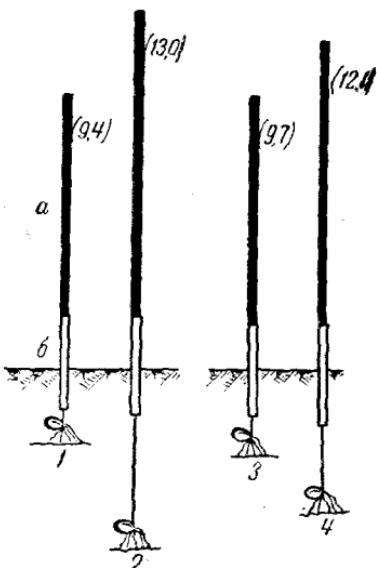


Рис. 94. Схематичное изображение частей 2 растений пшеницы яровой, выращенных в г. Пушкине в 1958 г. (слева) и 2 — выращенных в Ростове-на-Дону в 1915 г. при различном заглублении (в см) зерновок.

1 — 2,2; 2 — 6,4; 3 — 2,7; 4 — 5,1; а — пластинка листа, б — влагалище листа. В скобках — длина (в см) пластинок первых листьев растений.

Роль язычка. Язычок листа, очевидно, необходим злаку для того, чтобы остановить рост влагалища листа (см. главу III, стр. 67). У злака нет другого органа (или способа) для выполнения этой роли. Светом остановить рост влагалища невозможно, так как основание его у растущего листа всегда находится в темноте (в почве, внутри трубы из ранее сформировавшихся влагалищ). С помощью язычка регулируется длина влагалища листа. В результате каждое следующее влагалище листа непременно длиннее предыдущего (рис. 88). Например, по нашим измерениям на побеге овса в фазе перед выметыванием (28 июля 1959 г.) в полевых условиях длина влагалищ была по ярусам листьев снизу вверх (в см): 2,5; 3,8; 6,0; 7,5; 9,0; 11,0; 14,0; 21,0. В этих цифрах кроется определенная биологическая закономерность, необходимая для нормального роста и развития побега злака (см. главу IV).

Роль влагалища. Наши исследования позволили по-новому представить роль влагалища листа злака. Главное — это способность влагалища образовывать трубку побега злака. Эта трубка из влагалищ листьев (на рис. 88 верхние концы ее отмечены стрелками) позволяет: 1) выходить в зону дневного освещения пластинке и верхней части влагалища очередного листа без повреждения (рис. 88);

2) формировать каждый последующий лист побега больших размеров (см. рис. 88);

3) образовывать внутри себя полость для формирующихся стебля и соцветия и создавать тем самым условия для перехода злака из фазы кущения в фазу выхода в трубку и колошения — выметывания.

Наши наблюдения за формированием побегов у хлебных злаков показывают, что только при удлинении этой трубы над поверхностью почвы до 8—10 см начинается ускоренное формирование соцветия и одновременный подъем его по трубке вверх интегрально растущим стеблям. Вот почему, когда мы говорим, что первый, преимущественно вегетативный период в жизни побега злака является подготовительным для продуктивного периода, то имеем в виду не только его роль в развитии большой площади листьев, способных обеспечивать возрастающие потребности в продуктах фотосинтеза, но и подготовительное формирование полости для стебля и соцветия побега внутри трубы из влагалищ листьев.

Сравним побеги овса в фазе 7—8-го листа и перед выметыванием метелки (см. рис. 88). В фазе 7—8-го листа трубка побега

в зоне соцветия образована влагалищами четырех верхних листьев (пятого, шестого, седьмого и восьмого). Соцветие длиной 1,2 см непосредственно завернуто в трубку начавшего расти влагалища восьмого листа. Влагалище седьмого листа тоже растет (оно достигло приблизительно 30% своей нормальной длины). Перед выметыванием длина соцветия достигает 18 см (вес соцветия увеличивается с 3 до 340 мг). Его по-прежнему непосредственно охватывает свернутое в трубку влагалище восьмого листа длиной 21 см. Из влагалищ других листьев в образовании трубки принимает участие влагалище седьмого листа и то лишь на нижней половине длины соцветия. За 10 дней дальнейшего развития побега, начиная с появления седьмого—восьмого листа (18 июля) до выметывания (28 июля 1959 г.), соцветие, в котором интенсивно идет дифференциация, было поднято вверх стеблем побега, удлинившимся с 6,8 до 20,5 см (см. рис. 88).

4. Увеличивать прочность и устойчивость растения в вертикальном положении как до, так и после появления стебля побега над уровнем почвы.

5. Нормально расти (под защитой влагалищ) пазушным почкам и нижним частям междоузлий стебля побега.

Иначе говоря, без влагалищ листьев не могут происходить рост и развитие побега злака, так как в противном случае невозможна нормальная деятельность верхушечной и интеркалярной меристем, в функционировании которых вторая дополняет и сменяет первую (см. рис. 87 и 88).

Итак, злак не может в природных условиях нормально расти и развиваться как без деятельности пластиночек листьев, так в равной мере и без деятельности их влагалищ и язычков. Поэтому побеги формируются по свойственным злаку закономерностям. Именно благодаря листьям (их трем частям) формирование злака идет в онтогенезе — от прорастания зародыша до полного созревания зерна побега.

Следовательно, наряду с фотосинтезом, транспирацией и дыханием листу злака присуща четвертая функция — функция формирования своего габитуса и габитуса побега растения.

Исходя из изложенного, рассмотрим закономерности в формировании побега у некоторых однолетних и многолетних злаков при выращивании их в различных условиях, формирование побега у лигульных и безлигульных форм пшеницы, особенности формирования побега у кукурузы, а также данные наблюдений за продуктивностью злаков в связи с их биологией.

ФОРМИРОВАНИЕ ГЛАВНОГО ПОБЕГА У ЗЛАКОВ

Некоторые закономерности формирования побега у однолетних и многолетних злаков в различных условиях. В зависимости от условий среды злаки образуют либо длинные, либо короткие стебли, листья и соцветия. Но независимо от зоны возделывания, климата и других условий соотношение между длиной влагалища и пластинки каждого листа у отдельного побега строго определено. Изменение этого соотношения, а также изменение в длине частей побега происходит в течение вегетации в определенной пропорции, свойственной данному виду злака (табл. 17 и 18).

Таблица 17

Доля влагалища (в %) в длине листа злаков, выращенных в различных условиях

Порядковый номер листа	На черноземе юга СССР, яровая пшеница из Австралии (№ 13288 по каталогу ВИР)*	На дерново-карбонатно-глеевых вышелоченных, среднесуглинистых почвах Северо-Запада (г. Пушкин Ленинградской области)		
		пшеница яровая (1958)	овес посевной (1958)	тимофеевка луговая (1956)
Первый	27,3	26,5	20,0	20,0
Второй	27,7	26,4	18,9	19,4
Третий	33,3	29,3	23,1	23,4
Четвертый	34,1	35,1	—	—
В среднем	31,4	30,3	21,0	21,3

В основе любой закономерности формирования побега (пример которой видим в табл. 17) лежит определенная согласованность роста вегетативных органов с развитием репродуктивных. Ведущими определяющими в этом согласованном взаимоотношении являются репродуктивные органы. Поэтому данных, представленных в табл. 17 и характеризующих побег на ранних фазах развития, недостаточно. Необходимо исследовать побеги со сформированными соцветиями (табл. 18).

* По данным А. И. Носатовского (1965).

Таблица 18

Доля длины соцветия (в см), приходящаяся на 1 см длины вегетативных органов у некоторых однолетних и многолетних злаков

Вегетативные органы	Приходится на 1 см длины вегетативных органов						
	у пшеницы, 1959 г.	у ржи озимой, 1959 г.	у овса		у овсяницы луговой, 1959 г.	у пшеницы белой (дико-растущей), 1959 г.	у мятлика лугового, 1959 г.
			1958 г.	1959 г.			
Стебель (надземная часть) . . .	0,09	0,09	0,24	0,23	0,26	0,32	0,15
Влагалища всех листьев . . .	0,19	0,17	0,27	0,29	0,36	0,43	0,25
Влагалище верхнего листа . . .	0,51	0,48	0,86	0,87	0,93	0,99	0,70

На наш взгляд, доля длины соцветия, приходящаяся на 1 см длины вегетативных органов, лучше всего отражает существующую связь между репродуктивными и вегетативными органами, если таковая свойственна побегу злака. Диаграммы на рис. 95 отчетливо показывают не только эту связь, но и однотипность ее у культурных и диких однолетних и у многолетних злаков вне зависимости от размера и типа соцветия.

Закономерности формирования побега злака не изменяются в зависимости от метеорологических условий. Так, по данным табл. 19 видно, что засушливая погода влияет на все части побега: укорачивается стебель (на 21%), соцветие (на 24%), листья (на 16%) и влагалища (на 25%). Но это уменьшение почти пропорционально (табл. 18).

В результате соотношение между длиной стеблей, длиной их соцветий и влагалищ листьев главного побега изменяется очень незначительно.

Формирование главного побега у лигульных и безлигульных форм пшеницы. В каждой главе мы подробно рассматривали побег пшеницы и отмечали его особенности в сравнении с побегами других злаков (как, например, особенности в процессе всхода).

Но, несмотря на это, наш основной вывод, сделанный в результате многолетних исследований, относится в одинаковой мере ко всем злакам.

Лист злаков состоит из трех частей: пластинки, влагалища и язычка. Каждая часть является самостоятельным органом, выполняющим определенные, жизненно важные функции. Современный злак не может в природных условиях нормально рас-

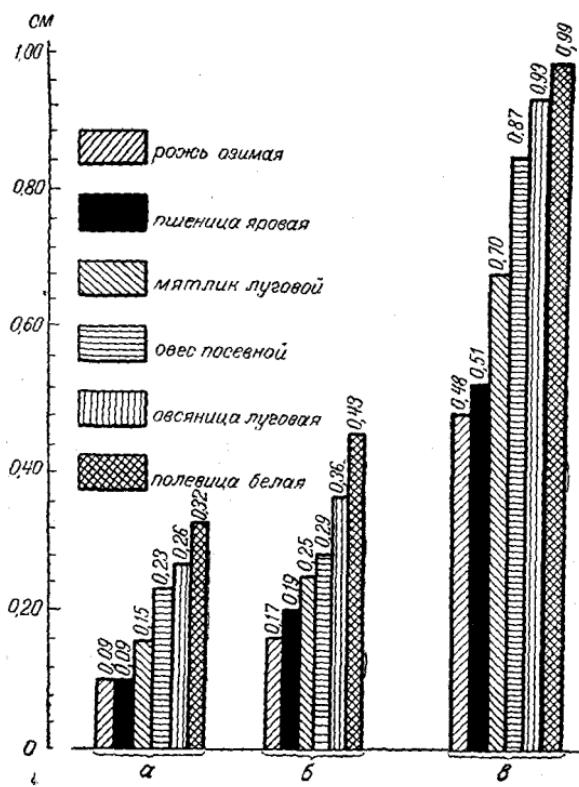


Рис. 95. Закономерности в формировании длины побегов у однолетних и многолетних злаков. Приходится в среднем длины (в см) соцветия:
 а — на 1 см длины стебля побега, б — на 1 см длины всех влагалищ листьев на побеге, в — на 1 см длины влагалища верхнего листа побега.

ти и развиваться без деятельности как пластинок листьев, так и без деятельности влагалищ и язычков.

Между тем в ряде изданий (БСЭ, т. 35, 1955, стр. 370; «Пшеница в СССР», 1957 и др.) говорится о существовании форм пшеницы, у листьев которых отсутствуют язычки. Если есть злаки, листья которых действительно не имеют язычков, то каким способом растение исключает (или заменяет) свойственную им функцию?

С целью дополнительных исследований в 1959 г. на опытном поле кафедры Ленинградского сельскохозяйственного института (г. Пушкин) были посажены семена лигульной пшеницы сорта Лютесценс 62 и двух типичных форм безлигульных пшениц, полученных из коллекции Всесоюзного института растениеводства: пшеницы яровой № 31331 (разновидность *Norogi*) из Горно-Бадахшанской а. о. Таджикской ССР и пшеницы яровой № 17787 (разновидность *Murgciense*) с о-ва Кипр.

Таблица 19

Длина отдельных частей двух главных побегов овса посевного сорта Золотой дождь из посевов 1958 (благоприятного) и 1959 (засушливого) годов
(г. Пушкин)

Части побега	Год	Общая длина (см)	В том числе длина отдельных междоузлий стебля и листьев побега							
			1-го	2-го	3-го	4-го	5-го	6-го	7-го	8-го
<i>Междоузлия</i>										
Стебель (надземная часть)	{ 1958	101,0	—	—	1,0	5,0	9,0	15,0	22,0	49,0
	{ 1959	80,0	—	—	0,7	4,7	6,9	13,4	18,6	35,7
Соцветие (метелка)	{ 1958	24,0	—	—	—	—	—	—	—	—
	{ 1959	18,2	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Листья</i>										
Пластинка	{ 1958	209,8	8,4	14,8	20,0	28,0	35,3	38,0	40,3	25,0
	{ 1959	177,8	9,3	14,2	19,5	27,8	31,0	30,0	29,5	16,5
Влагалище	{ 1958	99,3	2,1	3,4	6,0	9,0	13,6	16,8	20,5	27,9
	{ 1959	74,8	2,5	3,8	6,0	7,5	9,0	11,0	14,0	21,0

Наблюдения за ходом формирования отдельных листьев и целых побегов у лигульных и безлигульных форм пшениц не показали в течение вегетации каких-либо различий (рис. 96 и 97). Следовательно, ранее выявленные нами закономерности свойственны в равной мере как лигульным, так и безлигульным формам пшениц. Даже верхушки пластинки каждого листа их побега изменяются в цвете и интенсивности окраски в зависимости от того, находятся ли они в трубке влагалища или в зоне дневного освещения.

И главное, наши исследования (1959а) показали, что у листьев безлигульных форм пшеницы тоже имеются язычки, которые, как и у обычных (лигульных) пшениц, завершаются клетками — перископами (рис. 98).

Вместе с тем у безлигульных форм выявились некоторые особенности в строении их язычка. Согласно нашим данным (1959), язычок листьев однолетних и многолетних злаков (пшеницы яровой, ржи озимой, овса посевного, тимофеевки луговой, ежи сборной и др.) формируется из четырех слоев клеток, из

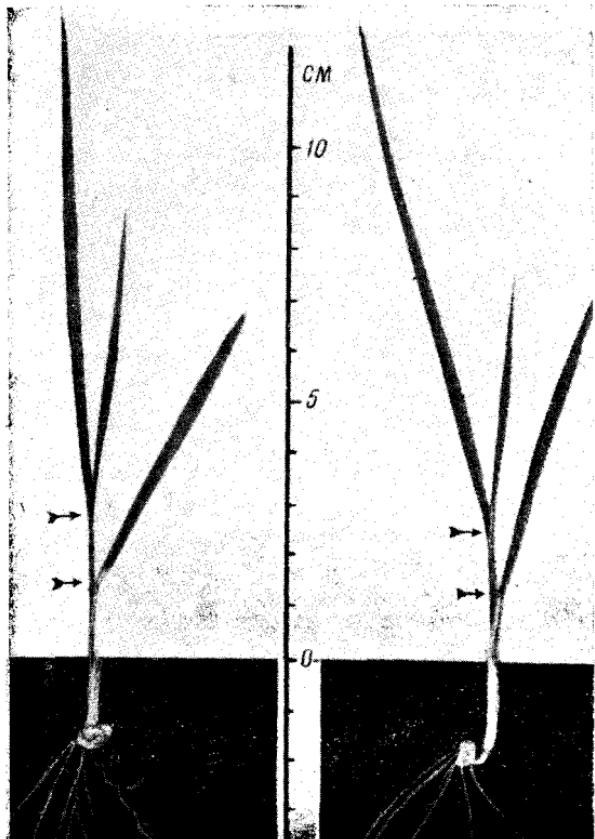


Рис. 96. Побеги лигульной (слева) и безлигульной (разновидность Horgi) пшеницы яровой. Стрелками отмечено место расположения язычка листа.

которых два морфологически связаны с двумя слоями клеток пластинки листа, а два других — с двумя внутренними слоями влагалища листа. Язычок безлигульной пшеницы формируется всего лишь из одного — двух слоев клеток толщиной 0,02—0,03 мм, морфологически связанных только с внутренним слоем влагалища листа. Вследствие этого язычок плотно прилегает к пластинке листа и отогнуть удастся лишь его верхушку (короче 1 мм), расположенную у центральной жилки листа (рис. 99, справа).

Получить продольный срез в спинно-брюшной плоскости листа безлигульной формы пшеницы в зоне начала формирования язычка не удалось, так как найти нужное место для среза чрезвычайно трудно вследствие того, что граница пластинки с вла-

валищем листа у безлигульных форм пшеницы проходит по замысловатой кривой, тогда как у обычных (лигульных) форм пшеницы и других злаков она идет по слабовыпуклой кривой (рис. 99).

Отметим еще одну особенность. Очевидно, для того, чтобы выйти из зоны постоянного затемнения, создаваемого пластинкой листа, язычки у безлигульных форм пшениц формируются на 0,1—0,5 мм шире пластинки и влагалища, образуя выступы различной формы (рис. 100).

Особенности строения язычка у безлигульных форм пшениц еще раз подтверждают наши представления о том, что язычок злаков — это самостоятельный орган листа. Он не защищает нижней ткани растущего междоузлия от стекающей воды и вредоносных спор, так как не имеет морфологической связи с пластинкой листа. Следовательно, защитная функция язычка, как единственно признаваемая рядом авторов, здесь отсутствует. Однако язычок есть, и вероятно, именно для того, чтобы больше участвовать в формировании листа и побега злака, края его выступают в стороны от пластинки и влагалища листа.

Поиски в литературе дополнительных доказательств привели нас к оригинальным рисункам А. Комаровой, выполненным с зачаточных язычков листьев безлигульной твердой пшеницы (*Triticum durum* var. *aglossikon*, сорт *Vroullos*). На основании этих рисунков К. А. Флякесбергер (1926) писал, что можно подобрать целую гра-

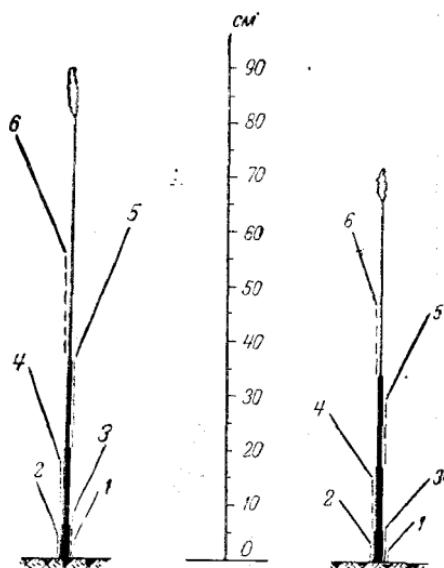


Рис. 97. Схематичное изображение генеративных побегов лигульной (слева) и безлигульной пшеницы яровой.

1—6 — порядковые номера листа (пластинки листьев показаны сплошными линиями, влагалища — прерывистыми линиями).

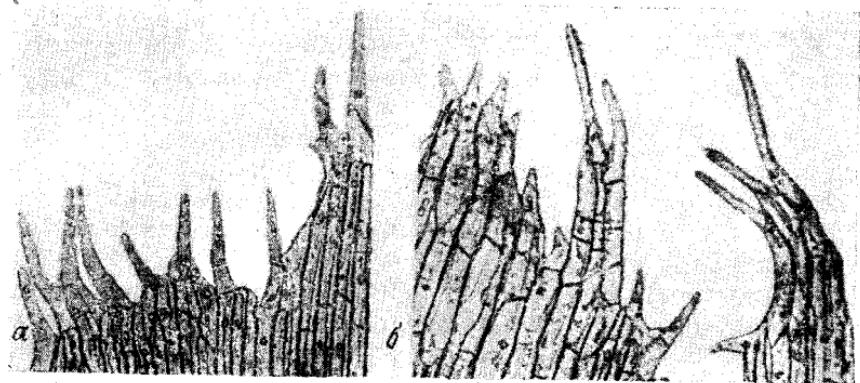


Рис. 98. Язычки листьев пшеницы яровой с обрамляющими их клетками-перископами.

a — у лигульной сорта Лютесценс 62 ($\times 143$), *б* — у безлигульной, разновидность *Murciense* ($\times 143$).

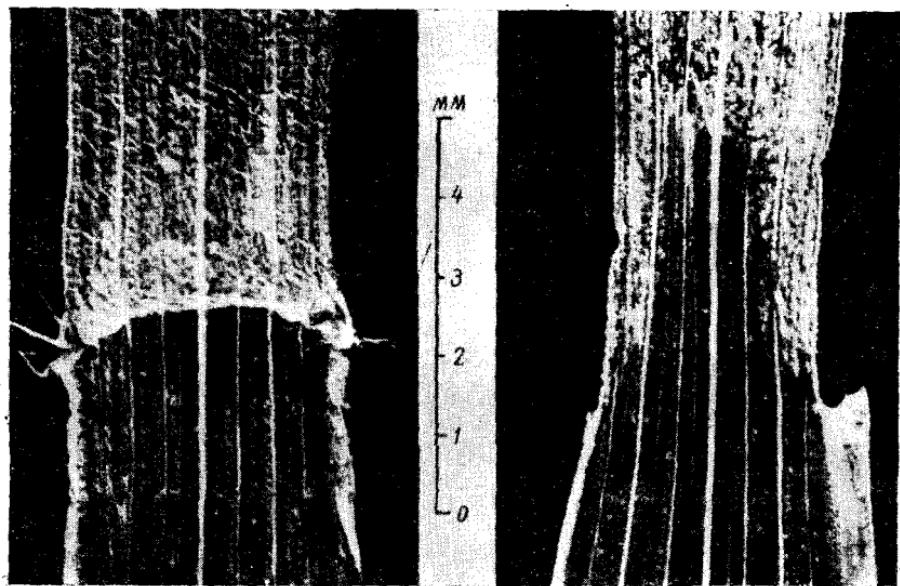


Рис. 99. Вторые листья пшеницы яровой в зоне язычков.

Слева — у лигульной сорта Лютесценс 62, справа — у безлигульной (разновидность *Horgi*).

дацию выраженности зачаточных язычков у безлигульных пшениц. Несмотря на указанную градацию, крайняя выраженность зачаточной лигулы (язычка) все-таки резко отличается от нормальной (у твердых пшениц).

В заключение отметим, что зачаточные язычки листьев безлигульных мягких и твердых пшениц имеют одинаковую структуру.

Особенности формирования главных побегов у кукурузы и овса. Сравнивая стебли главных побегов кукурузы сорта Стерлинг и овса сорта Золотой дождь (рис. 101, справа), мы видим, что у кукурузы стебель длиннее, чем у овса, более чем в 2 раза (213 против 100 см). Число узлов на стебле кукурузы 19, у овса — лишь 8.

Но удлинение междуузлий стебля у обеих культур идет по одному типу — снизу вверх (рис. 101, слева). У овса на подземной части стебля расположено 3 узла (кроме колеоптильного), у кукурузы — 5 узлов. У овса надземная часть стебля побега представлена четырьмя междуузлиями (с 4-го по 8-й узел), так как выше располагается междуузлие с соцветием на верхушке, у кукурузы — тоже четырьмя междуузлиями, заключенными между 6-м и 10-м узлами. Но выше 10-го узла общая с другими злаками закономерность удлинений очевидного междуузлия нарушается.

По нашим измерениям, весь стебель овса имел следующую длину междуузлий снизу вверх (в см): I (между узлом колеоптиле и узлом первого листа) — 0,2; II — 0,3; III — 0,7; IV — 1,7; V — 5,0; VI — 9,0; VII — 15,0; VIII — 22,0; IX (между узлом восьмого листа и соцветием) — 49,0.



Рис. 100. Выступающая часть язычка листа у безлигульной формы пшеницы, разновидность Horogi ($\times 150$).

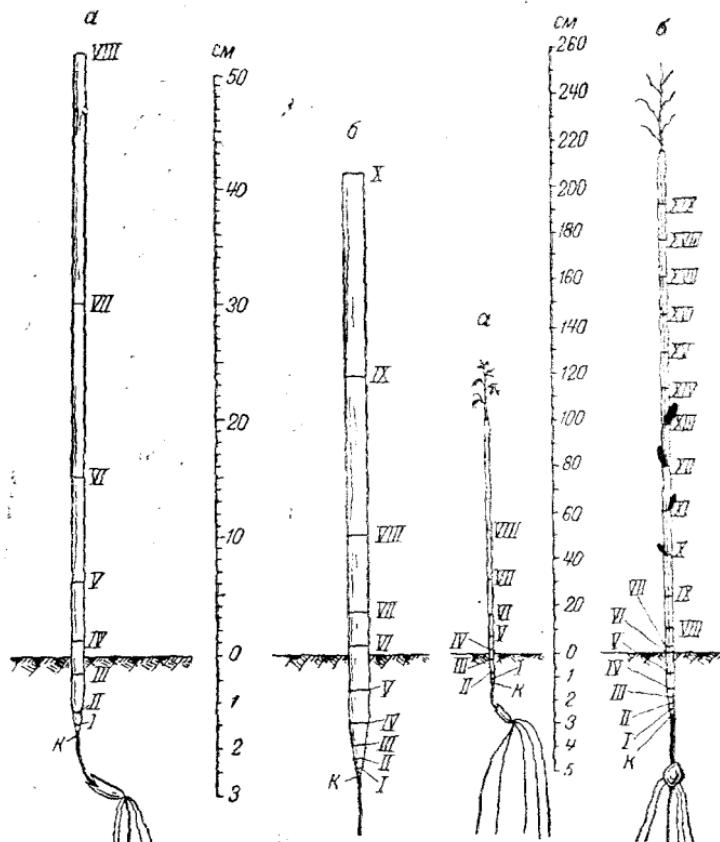


Рис. 101. Особенности формирования главного побега кукурузы сорта Стерлинг по сравнению с формированием главного побега овса сорта Золотой дождь.

а — схема части растения овса, б — схема части растения кукурузы; K — колеоптильный узел, римскими цифрами обозначены узлы I—XIX. На XIII, XII, XI, X узлах стебля кукурузы отмечены початки.

Длина междуузлий стебля (см) у кукурузы была: I — 0,1; II — 0,2; III — 0,3; IV — 0,5; V — 0,7; VI — 1,2; VII — 3,0; VIII — 7,7; IX — 13,5; X — 17,5; XI — 18,0; XII — 17,9; XIII — 17,8; XIV — 15,0; XV — 15,9; XVI — 16,0; XVII — 15,7; XVIII — 15,7; XIX — 15,7; XX (между узлом девятнадцатого листа и соцветием) — 23,0.

Почему у кукурузы верхняя часть побега формируется не так, как у других злаков? В нашем представлении, главная причина

такого явления — необходимость отдалить на побеге мужское соцветие от женского. Рассмотрим рис. 101. Удлинение междоузлий наблюдается только до первого снизу женского соцветия, т. е. включая междоузлие между 10-м и 11-м узлами. Над 13-м верхним узлом с початком поднимается еще стебель с шестью листьями (с четырнадцатого по девятнадцатый). Это удлинение стебля поднимает вверх мужское соцветие и одновременно удаляет его от женского соцветия. Исходя из этих морфо-биологических особенностей, рассмотрим 3 вопроса.

1. Почему стебель кукурузы не полый? Очевидно, суть дела не только в том, что «стебли кукурузы выполнены рыхлой паренхимой», как обычно говорится в литературе (С. С. Авдеенко, Ф. М. Куперман, 1959; БСЭ, т. 24, 1953 и др.). Вероятно, дело в том, что сама паренхима выполняет подсобную роль, создавая опору сосудисто-волокнистым пучкам, тянувшимся вдоль стебля (рис. 102). Несомненно, сердцевина стебля, выполненная паренхимой с сосудисто-волокнистыми пучками, увеличивает прочность стебля. Но биологические причины такого строения стебля у кукурузы заключаются не в этом. Благодаря сосудисто-волокнистым пучкам, тянувшимся по центру стебля, возможна прямая связь мужского соцветия на верхушке стебля с женскими соцветиями, развившимися на боковых побегах в пазухах листьев, а также с корнями растения, в первую очередь — с корнями зародышевой системы.

Согласно исследованиям Н. Н. Кулешова (1930) в числе непосредственных предков современной кукурузы были формы двух родов: трипсакум и теосинте (рис. 103). Их внешний облик (габитус) различен. По своему общему виду побеги трипсакума, являющегося многолетним растением (С. С. Андреенко, Ф. М. Куперман, 1959), весьма близки к побегам пшеницы, озимой ржи и других злаков. Например, у трипсакума доля верхнего междоузлия во всей длине стебля побега составляет 3 см из 7 (измерено по рисунку), т. е. 42% (рис. 103, а). У озимой ржи (см. табл. 5) при общей длине стебля побега 125,2 см верхнее междоузлие составляет 50 см, т. е. 40%.

Побеги растения рода теосинте внешние больше похожи на современные формы кукурузы (рис. 103, б). Естественно предположить, что в процессе эволюции могли выжить только те формы предков кукурузы, на побеге которых обеспечено опыление женских цветков. У формы трипсакум в этом отношении особых затруднений, вероятно, не возникало, так как раздельнополые цветки находятся в разных частях одного соцветия. Но

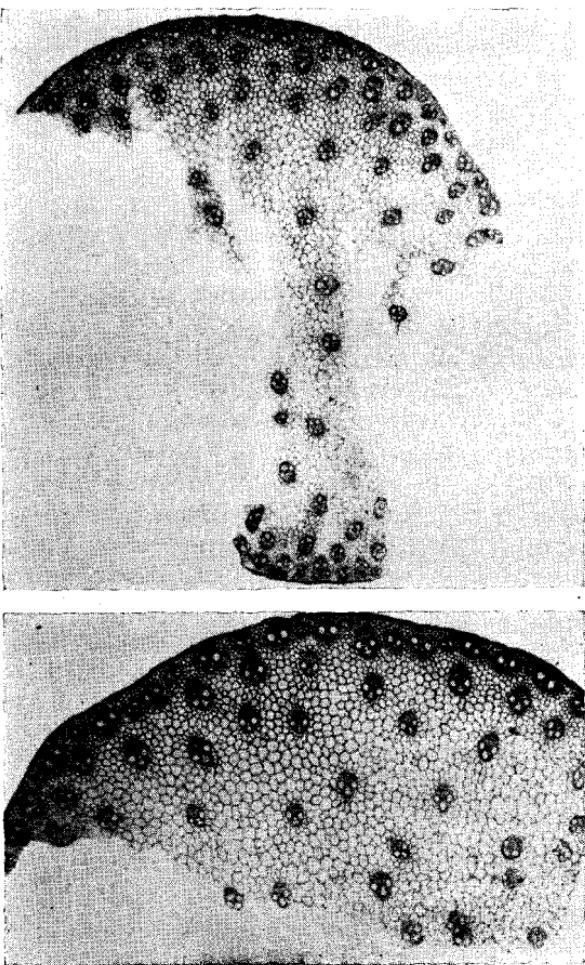


Рис. 102. Стебель кукурузы сорта Стерлинг при поперечном разрезе между XIV и XV узлами ($\times 9$).

у формы рода *теосинте* (рис. 103, б) мужские и женские соцветия удалены друг от друга, так как женские соцветия формируются на боковых побегах (на осиях 2-го порядка). Это уже значительно затруднило опыление женских цветков. Какие же формы выжили? Очевидно, те из них, у которых на одном растении пыльца созревала в сроки цветения их женских цветков. Допустим, что на верхушке стебля главного побега расположено мужское соцветие, а в пазухах его листьев из почек развились только женские соцветия; допустим далее, что если даже все жен-

ские соцветия будут зацветать в одно время, то и в этом случае вероятность опыления цветков верхних и нижних (у поверхности почвы) соцветий будет разная. Ветер может унести пыльцу в сторону, а сомкнутый травяной покров может препятствовать попаданию пыльцы к женским соцветиям.

Однако известно, что соцветия разных ярусов не могут зацветать одновременно. Поэтому жизнеспособными окажутся те формы, у которых самое верхнее женское соцветие, расположенное ближе других к мужскому соцветию, зацветает в сроки, позволяющие ее цветкам опылиться пыльцой мужского соцветия своего побега.

Вероятно, поэтому отмеченное свойство частично сохранилось у современных форм кукурузы. По данным Г. М. Поповой (1951), цветение женских цветков на растении начинается через 2—4 дня после начала цветения мужских цветков. Кро-



Рис. 103. Предки кукурузы.

а — растение трипсакум,
б — растение теосинте.

ме того, у кукурузы имеются формы с одновременным цветением женских и мужских цветков (А. Шейбе, 1958).

Нельзя отрицать, что раздельное расположение мужского и женских соцветий имеет приспособительное значение для перекрестного опыления. Однако и теперь в полевых условиях своей пыльцой оплодотворяется до 5% растений кукурузы (З. Ф. Балюра, 1955).

2. Почему верхний початок на побеге кукурузы развивается наиболее мощным? Как же побег кукурузы приспособился к рассмотренным выше условиям? Ведь почки боковых побегов развиваются в пазухах листьев, начиная с первых (нижних) листьев, по очереди вверх, а не наоборот. Да, именно в таком порядке закладываются почки на материнском побеге, и в том же порядке каждая из них развивается в боковой побег. Но почему же в последующем формировании побег из верхней почки опережает другие побеги, расположенные ниже?

Ответы на эти вопросы легче всего получить, если рассмотреть молодое растение кукурузы, представленное на рис. 104 и 105. Эти фотографии говорят о различном питании, которое создается на главном побеге для початков разных ярусов. Верхний укороченный боковой побег с початком занимает своим основанием почти половину поперечника главного стебля (рис. 105) и вплотную прилегает к той его центральной части, которая является своего рода «осью» стебля.

Но связана ли эта «ось» стебля с помощью проводящих пучков не только с мужским соцветием, но и с женским, а также с верхними початками? Да, связана. На рис. 106 видна густая сеть проводящих пучков, указывающих своим расположением на прямую связь центральной части стебля со вторым, верхним початком. Вероятно, с помощью этой же проводящей системы (кроме усиления питания початков) как-то осуществляется эта наблюдающаяся согласованность в формировании и цветении мужского и женского соцветий побега, их связь с корнями зародышевой системы (рис. 105, 107 и 108).

Интересны также следующие наблюдения. В табл. 12 было показано, что длина пластинок побега увеличивается лишь до того листа, в пазухе которого закладывается верхний побег-початок. Нет оснований предполагать, что это явление случайное, что оно сложилось так, само собой, вне связи с местом закладки верхнего (в будущем главного) побега-початка, с общим процессом формирования побега кукурузы. Можно на схеме (рис. 109) представить вероятную роль корней и верхних листьев

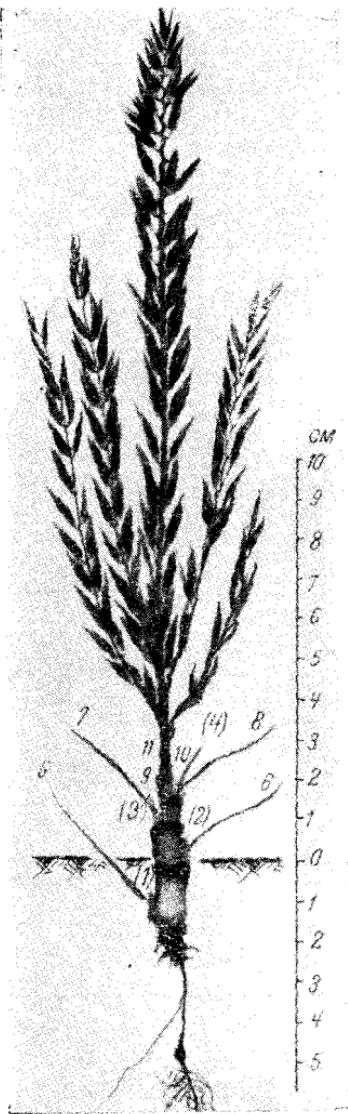


Рис. 105. Часть растения кукурузы сорта Белоярое пшено (целое растение на рис. 104). Стебель побега в продольном разрезе. Цифрами отмечены порядковые номера остатков удаленных листьев, в скобках — номера укороченных боковых побегов с початками.

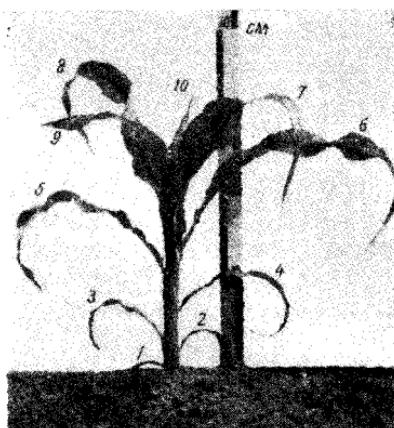


Рис. 104. Растение кукурузы сорта Белоярое пшено в начале фазы 10-го листа. Цифрами отмечены порядковые номера листьев.

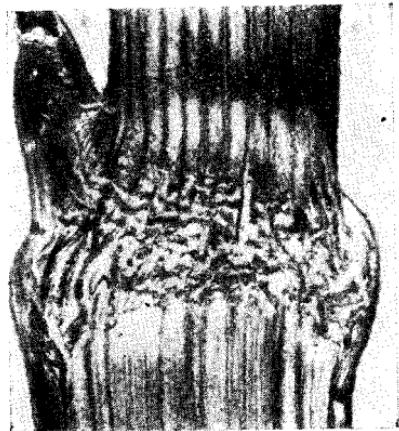


Рис. 106. Стебель кукурузы (рис. 101, б, справа) в продольном разрезе в зоне XII узла и второго (сверху) початка ($\times 3,4$).

ев на этапе созревания початков кукурузы, а также показать вероятную роль корней и верхних листьев в завершающей жизнедеятельности побега кукурузы.

На рис. 109, б видна прямая связь корней зародышевой системы с мужским соцветием по проводящим пучкам, тянувшимся по центру стебля; ее биологическая роль, возможно, уже исчерпана на ранних фазах развития побега. Однако следует помнить, что в течение всей жизни побега вода и питательные вещества, добытые из почвы корнями зародышевой системы, направляются в другие части растения благодаря узлу кущения

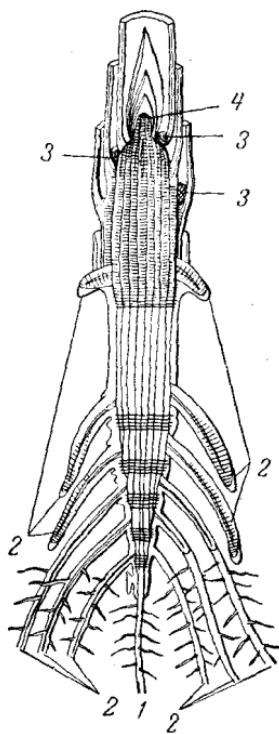


Рис. 107. Схематическое изображение части молодого растения кукурузы в продольном разрезе (по Саксу).

1 — главный корень, 2 — придаточные корни, 3 — боковые пазушные почки, 4 — верхушечная почка.

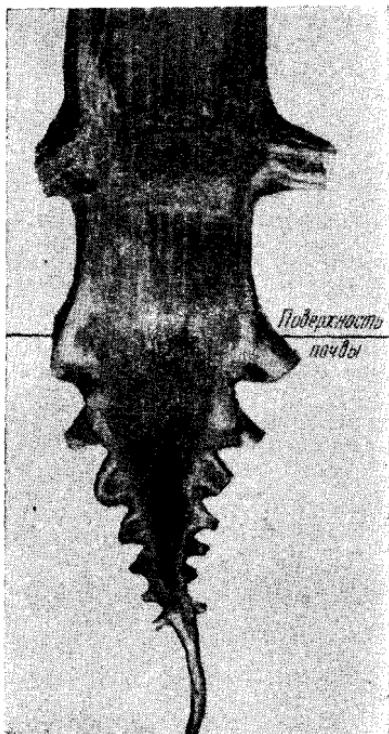


Рис. 108. Стебель кукурузы в продольном разрезе ($\times 1,4$).

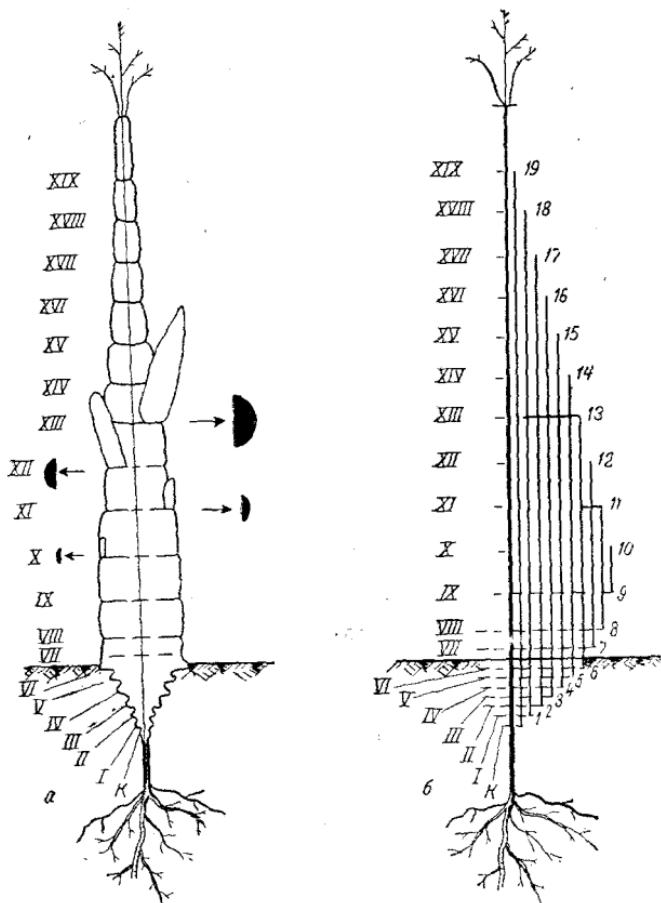


Рис. 109. Схема главного побега кукурузы, представленного на рис. 101, б.

а — стебель изображен в масштабах: вертикальный 1 : 28, горизонтальный 1 : 2,8; черными сегментами (узлы XIII—X) показаны относительные размеры поперечников стебля, связанных с соответствующими побегами — початками, б — схема правой половины побега, *K* — колеоптильный узел; I—XIX — узлы стебля, к которым прикреплены листья (1—19); вертикальными параллельными линиями изображены проводящие пучки, осуществляющие взаимную связь листьев с узловыми корнями, развившимися из стебля у узлов *K*, I—XIX; горизонтальными линиями в узлах XIII и XI отмечены зоны связи побегов-початков с питающими их листьями и корнями.

(см. стр. 89). Это же необходимо иметь в виду, рассматривая деятельность узловых корней, которая не исчерпывается прямыми физиологическими связями того или иного яруса корней только с соответствующим единственным листом.

По рис. 105 легко понять судьбу почек, заложенных в пазухах нижних листьев. Известно, что почки в пазухе первого и второго листьев скоро отмирают. Почему? Вот что пишет по этому поводу М. Ф. Мартынова (1962): «Почки, расположенные в пазухах нижних листьев кукурузы, не развиваются не потому, что они не прошли световой стадии, а по какой-то другой причине». Вопрос остается без ответа.

На наш взгляд, можно дать этому явлению следующее объяснение. По мере формирования главного побега кукурузы (рис. 105) нижние листья и почки, заложенные в их пазухах, все больше и больше оттесняются к периферии, что ухудшает их питание. Кроме того, влагалища первых листьев скоро начинают по очереди отмирать из-за разрывов и пробуравливания их развивающимися корнями узловой системы, что еще более ухудшает существование почек в их пазухах. Лишь из почки в пазухе третьего (иногда четвертого) снизу листа развиваются боковые побеги, несущие на себе обоеполые соцветия (рис. 105).

Наблюдения показали, что процесс отмирания листьев продолжается до уборки. Им будут захвачены листья, узлы прикрепления которых расположены выше поверхности почвы. Как видно на рис. 110, уже девятый (снизу) лист практически бесполезен для побега. На очереди к отмиранию десятый лист, в пазухе которого находятся зачатки побега четвертого (сверху) початка (рис. 101, б и 109, а). При этом подтверждается то обстоятельство, что деятельность 8—9 верхних листьев обеспечивает процесс налива зерновок, что вполне согласуется с известными мнениями Б. А. Чижова (1946), Б. Е. Кравцовой (1961) и других исследователей.

Таким образом, рассмотрены все причины, благодаря которым обычно на побеге формируется лишь 2—3 початка: первым — верхний, затем — второй (ниже его), и значительно реже дает урожай третий початок.

Главная причина, почему верхний початок развивается мощным, состоит в преимущественном питании этого бокового укороченного побега-початка, основание которого занимает (как у никакого другого початка) почти половину поперечника стебля главного побега кукурузы. Поэтому налив и созревание зерновок этого початка обеспечивается в первую очередь деятель-

ностью всего растения, как корнями, так и восемью-девятью верхними зелеными листьями, оставшимися на главном побеге.

3. Почему в пазухах нескольких листьев верхних ярусов побега кукурузы не закладываются зачатки боковых побегов? Это тоже давно известная, но не объясненная особенность кукурузы. Мы не можем согласиться с мнением С. С. Андреенко, Ф. М. Кукерман (1959), что в пазухах только 4—5 самых верхних листьев не закладываются укороченные побеги.

Данные наших наблюдений за посевами 1956, 1960, 1961 гг. под Ленинградом показали, что это число листьев непостоянно и зависит от сорта кукурузы. У кукурузы сортов Белоярое пшено и Безенчукская 41 зачатки боковых побегов не закладываются в пазухах трех-четырех верхних листьев, а у кукурузы сорта Стерлинг в пазухах шести-семи верхних листьев главного побега.

Природа создала побег кукурузы достаточно совершенным в архитектурном отношении. Он способен противостоять самым неблагоприятным условиям внешней среды (ветру, ливневым дождям). Основание верхнего бокового побега-початка расположено почти на половине надземной части стебля (узел тринадцатого листа). Между тем вес нижней половины воздушно-сухого стебля составляет около 76% веса всего стебля, создавая тем самым прочный фундамент початкам. Вес воздушно-сухих початков в обертках с побега, изображенного на рис. 101, б и 109, а, в фазе молочно-восковой спелости зерна — 43,5 г, в

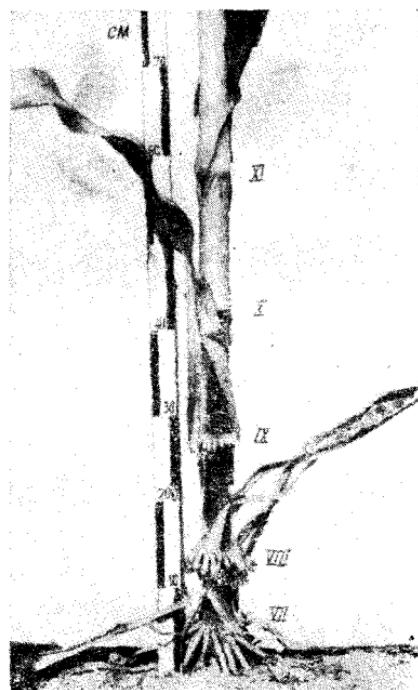


Рис. 110. Побег кукурузы сорта Стерлинг 29 августа 1960 г. (г. Пушкин).

VII—XI — узлы стебля.

том числе: верхнего (в пазухе 13-го листа) — 25,3 г, второго — 17,2 г, третьего — 1,0 г. Вряд ли нужно доказывать, какие губительные последствия для жизни побега могло бы вызвать формирование этих початков в пазухах самых верхних листьев. Достаточно учесть, что 3 верхних междуузлия стебля побега кукурузы (рис. 101, б) весят только 4,7 г* и должны удерживать (кроме своих листьев) дополнительный груз быстро растущих початков, достигающих веса 43,5 г*. В действительности же верхние междуузлия несут груз только мужского соцветия весом 4,1 г*, и даже в этом случае верхушка стебля иногда ломается.

При выведении раннеспелых сортов и гибридов кукурузы у них наблюдается один основной недостаток: початки формируются на побеге чрезвычайно низко (близко к поверхности почвы), что затрудняет механизированную их уборку (И. Н. Елагин, 1961). Наши измерения показали следующее. Если у сорта Стерлинг верхний (первый) початок на главном побеге обычно развивается на высоте 97 см, а второй сверху — на высоте 79 см (рис. 101, а), то у раннеспелых сортов Бузенчукская 41 и Белоярое пшено, имеющих надземную длину главных стеблей всего 100—120 см, верхний початок формируется на высоте 20—29 см (редко на высоте 41 см), а второй сверху початок — на высоте 5—14 см (редко на высоте 27 см).

Как преодолеть этот недостаток? На основании изложенных выше исследований формирования жизнеспособного побега мы присоединяемся к мнению М. И. Хаджинова (1958), считающего, что для успешного решения задачи создания скороспелых и высокопродуктивных форм кукурузы надо иметь новый тип растения.

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ И ФОРМИРОВАНИЯ ЛИСТЬЕВ У КУКУРУЗЫ И ОВСА

Положения В. Ф. Раздорского (1955) об архитектонике растений, основы которой разработали Грю (N. Grew, 1682) и другие исследователи, пока что незаслуженно малопопулярны.

Наши исследования (1955; 1958а; 1959; 1959а; 1960а; 1961; 1964), посвященные биологии злаков, позволили выявить в строении и в ходе формирования листьев кукурузы и овса некоторые особенности, которые влияют на величину продуктивности их

* Вес в воздушно-сухом состоянии.

фотосинтеза, зависящей от рабочей поверхности листьев. У кукурузы листья гораздо крупнее, чем у овса, причем большая площадь листьев образуется главным образом за счет ширины пластинок. Пластинка первого листа кукурузы (рис. 111, *а*) в 2,7 раза шире пластинки соответствующего листа овса (рис. 111, *г*). Площадь пластинки первого листа кукурузы в 1,91 раза больше площади пластинки первого листа овса ($6,3 \text{ см}^2$ против 3,3). С каждым ярусом (вверх по стеблю) площадь листа кукурузы увеличивается. Пластинка пятнадцатого листа кукурузы (рис. 112) в 9,3 раза шире шестого, самого крупного листа овса (11,2 см против 1,2) и в 2 раза длиннее его, а площадь пластинки этого листа кукурузы в 19,2 раза больше площади пластинки соответствующего листа овса (575 см^2 против 30).

Очевидно, благодаря иному, чем у овса, типу жилкования у кукурузы формируются крупные пластинки листьев. Вот как это происходит. В пластинке первого листа овса — растения, не имеющего в листьях анастомозов, формируется 11 параллельных жилок, и все они следуют вдоль влагалища в стебель (рис. 111, *г*). У кукурузы в первой пластинке (рис. 111, *а* и *б*) насчитывается 119 продольных жилок, из которых в начале роста пластинки формируются 11 крупных жилок, потом — 10 средних и, наконец, 98 мелких жилок. Последние формируются во всех промежутках пластинки, начиная от ее середины, между крупными и средними жилками и у краев пластинки (рис. 111, *в*).

Оказалось, что у кукурузы не все жилки пластинки имеют прямую связь с влагалищем листа и стеблем (рис. 113). Из 119 жилок пластинки первого листа во влагалище проходят только крупные, средние и лишь 4 мелкие жилки. Остальные 95 мелких жилок, способствуя разрастанию пластинки в ширину, функционируют в пластинке с участием анастомозов (рис. 111). Анастомозы играют большую роль в развитии у кукурузы пластинки листа в ширину. У кукурузы верхушки жилок в пластинке листа связаны анастомозами, а у овса — обособлены.

Рассматривая строение, размеры и форму листьев злаков, следует обращать внимание на процесс их формирования в связи с жилкованием. Листья занимают определенное положение в пространстве благодаря главным образом росту стебля и наличию каркаса из сосудисто-волокнистых пучков и склеренхимных тяжей. Однако первостепенная роль в этом все-таки принадлежит сосудисто-волокнистым пучкам, так как они не только являются элементами каркаса, но одновременно и проводящей

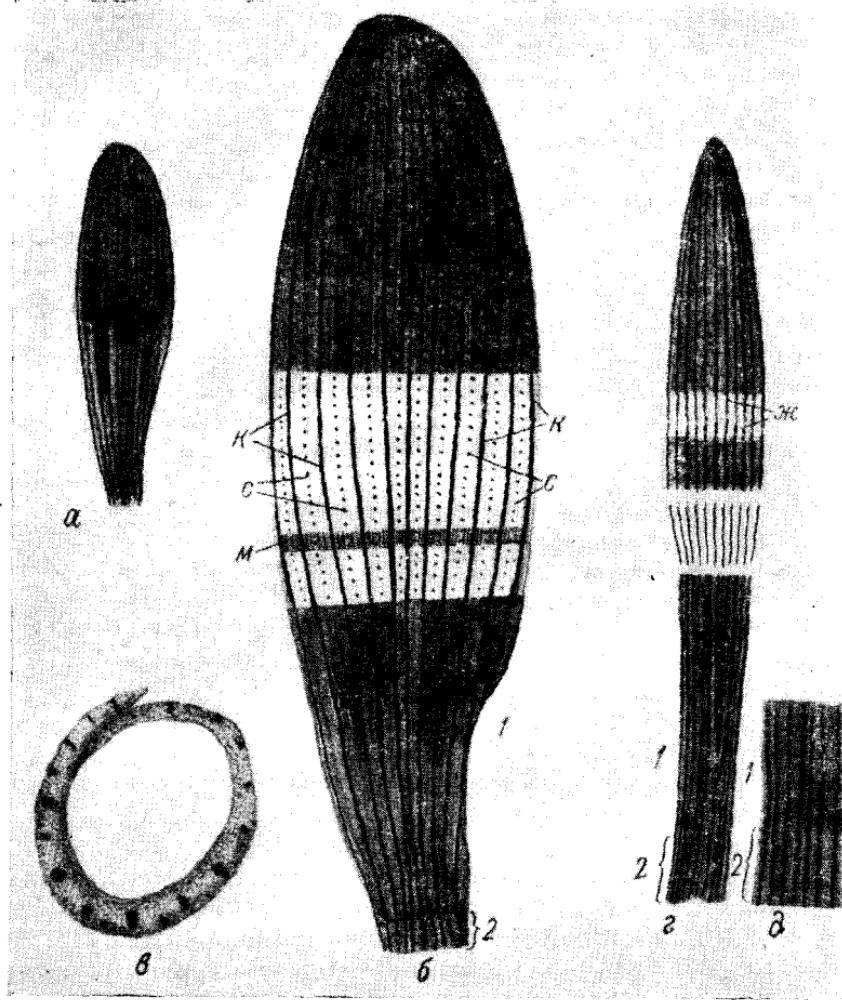


Рис. 111. Рост в ширину пластинок первых листьев кукурузы и овса в связи с их жилкованием.

а — искусственно развернутый первый лист всходов кукурузы (натура, велич.); б — тот же лист, увеличенный в 2,7 раза: 1 — пластинка листа, 2 — влагалище листа; к — 11 крупных жилок, с — 10 средних жилок, м — 98 мелких жилок, в — влагалище первого листа в поперечном разрезе ($\times 13,7$), г — части искусственно развернутого первого листа всходов овса, д — часть сформировавшегося листа овса (вид с брюшной стороны) в зоне язычка, ж — 11 жилок в листе.

системой, призванной обеспечивать в первую очередь нормальные жизненные процессы растения.

Рассмотрим на чертеже пластинки пятнадцатого листа (рис. 112) особенности формирования крупноразмерной пластинки листа кукурузы в связи с его жилкованием. Первые 7 крупных жилок (на половине пластинки) сформировались в верхней (длиной 14 см) части пластинки. Эти жилки по очереди вливаются в главную на 31—62 см ее длины. Поэтому главная жилка пластинки пятнадцатого листа кукурузы, являясь основой каркаса пластинки, значительно мощнее главной жилки пластинки шестого, наиболее крупного, листа овса. Если у кукурузы она имеет ширину до 17 мм, толщину — 2,27 мм и в ней насчитывается до 60 проводящих пучков, то у овса эти показатели соответственно равны 1,22; 0,82; 3. На площади, составляющей около $\frac{2}{3}$ площади пластинки пятнадцатого листа кукурузы, продольные жилки не вливаются в главную. В результате вся пластинка как бы сложена из трех почти равных по площади частей (рис. 112). В середине находится «черешковый лист». Условным черешком этого листа является нижняя, 10-сантиметровая часть главной жилки. По бокам находятся 2 части пластинки, представляющие собой как бы обычные листья, так как каждая из них связана со своей половиной влагалищем листа.

В наиболее широкой части пластинки пятнадцатого листа кукурузы насчитывается 740 жилок, из которых лишь 185 (все 47 крупных, 46 средних и 92 мелких) проходят по влагалищу листа. Остальные 555 жилок (110 средних

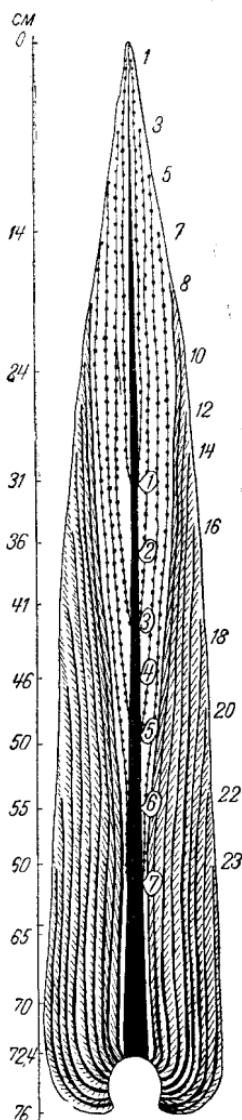


Рис. 112. Схема продольного жилкования пластинки 15-го листа кукурузы.
1—23 — верхушки крупных жилок.

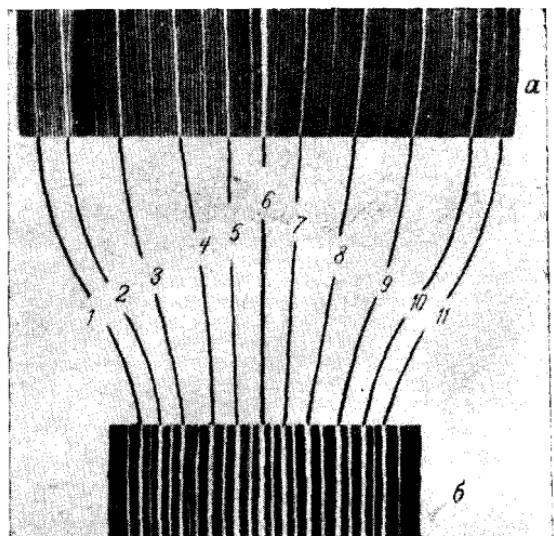


Рис. 113. Продольное жилкование первого сформировавшегося листа кукурузы.

а — в широкой части пластиинки листа, б — во влагалище листа; 1—11 — крупные жилки.

и 445 мелких) прямой связи с влагалищем листа не имеют, кроме некоторых, слившихся в основании пластинки с жилками из числа 185. Отметим, что в пластинке и во влагалище пятого листа овса насчитывалось по 30 жилок, шестого — по 34 жилки.

В связи с этими особенностями жилкования листьев у овса и кукурузы можно предположить следующее. На основании работ ряда авторов (Г. Б. Ермилов, 1959; Н. А. Максимов, 1958; А. А. Ничипорович, 1966 и др.) можно объяснить различную урожайность отдельных растений кукурузы и овса не только разной продуктивностью фотосинтеза благодаря большей площади листьев у кукурузы, но еще и различной плотностью проводящей сети в них. Ширина промежутков между соседними продольными жилками в пластинке первого листа кукурузы (рис. 111, в) составляет в среднем 0,11 мм, а у овса (рис. 111, г) — 0,38 мм. В пластинке пятнадцатого листа кукурузы (рис. 115) средний промежуток между продольными жилками равняется 0,038 мм, а у самого крупного листа овса — 0,22 мм. Следовательно, путь передвижения ассимилята (или встречного тока воды с минеральными веществами) до ближайшего проводящего пучка в пластинке первого листа кукурузы в 3,5, а пятнадцатого листа — в 5,8 раза короче, чем в сравниваемых листьях овса. Ускоренному передвижению веществ в листьях кукурузы способствуют анастомозы, формирующиеся в среднем через каждые 0,5 мм.

НЕКОТОРЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ ЗА ПРОДУКТИВНОСТЬЮ ЗЛАКОВ В СВЯЗИ С ИХ РОСТОМ И ФОРМИРОВАНИЕМ

Особенности раннеспелых сортов. Выше рассмотрен процесс формирования габитуса листа и побега злака. В изложенных закономерностях этого процесса можно найти и объяснение причины, почему сорта злаков с меньшим числом листьев являются раннеспелыми и отличаются низкорослостью и меньшей урожайностью зерна и общей органической массы. Дело в том, что на формирование меньшего числа листьев в тех же условиях среды требуется относительно меньший период времени, и такой побег с ростом вегетативных органов получает возможность раньше начать формирование репродуктивных органов, а также раньше перейти к следующим фазам развития.



Рис. 114. Слияние про-
дольных жилок в осно-
вании пластинки пятнад-
цатого листа кукурузы
($\times 160$).

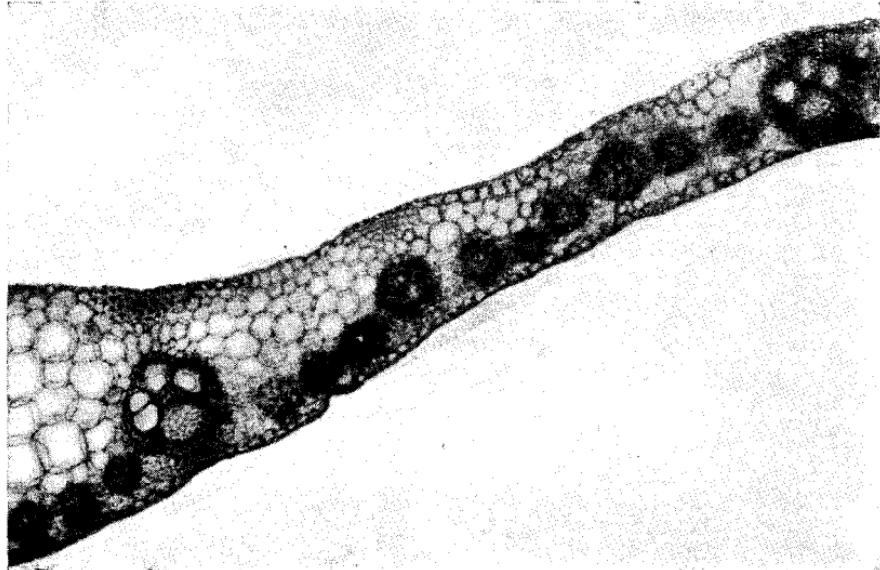


Рис. 115. Расположение жилок в пластиинке пятнадцатого листа кукурузы (поперечный разрез сделан близ середины листа; $\times 45$).

Заметная низкорослость раннеспелых форм объясняется меньшим числом междуузлий на стебле побега.

Есть ли средства, при помощи которых можно изменить габитус листа и побега в интересах человека? Да, есть. В последние годы для этой цели начали применять различные химические вещества (Ю. В. Ракитин, 1963 и др.). Принимая во внимание высказывание В. И. Разумова (1961) о том, что у растений в результате искусственного ускорения роста побегов развитие наступает раньше, можно представить себе 2 побега одного сорта злака, имеющих одинаковый вегетационный период и одинаковое количество листьев на побегах. Однако раннеспелым окажется тот побег злака, у которого в результате ускорения роста листьев побега после обработки гиббереллином или другим стимулятором роста репродуктивные органы будут заложены раньше и раньше поэтому наступят последующие фазы развития. Следовательно, жизненными процессами растения можно управлять с помощью физиологически активных веществ.

Рассмотрим особенности формирования раннеспелых сортов растений по данным 4-летнего изучения 18 сортов и гибридов кукурузы в опытах, проведенных на Горьковской сельскохозяйственной опытной станции (А. М. Луценко, 1958), и данным 3-летнего изучения 5 сортов кукурузы на опытном поле кафедры селекции и семеноводства полевых культур Ленинградского сельскохозяйственного института (В. И. Храброва, 1958).

В опытах на Горьковской сельскохозяйственной опытной станции у раннеспелого сорта Безенчукская 41 на побеге насчитывалось в среднем по 9,1 листа, средняя высота растений была 169 см, урожай зеленой массы 190 ц с 1 га, в том числе початков — 87 ц (рис. 116). В тех же условиях у позднеспелой кукурузы сорта Аджаметская белая на побеге насчитывалось в среднем по 15,9 листа, а средняя высота растений достигала

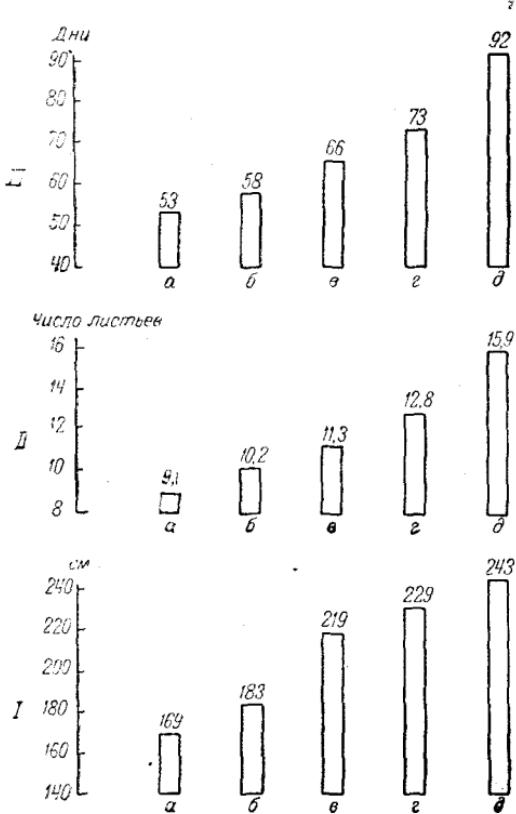


Рис. 116. Зависимость между длиной стебля, числом листьев и продолжительностью периода вегетации у различных сортов кукурузы (данные А. М. Луценко).

I — длина стебля, II — число листьев на побеге, III — период вегетации растений от фазы всходов до фазы выметывания; а — сорт Безенчукская 41, б — сорт Харьковская белая зубовидная, в — гибрид ВИР 25, г — сорт Стерлинг, д — сорт Аджаметская белая.

243 см. Урожай зеленой массы кукурузы этого сорта составил 443 ц с 1 га (в том числе початков лишь 15 ц). Показателем тесной взаимосвязи между высотой (длиной) побегов кукурузы и числом листьев на них могут служить следующие расчеты. Оказалось, что на каждый лист приходится по 18,5 см длины главного побега кукурузы. При этом у 15 (из 18) изучавшихся сортов и гибридов отклонения от этой средней цифры не превышали $\pm 0,1$ —0,9 см, т. е. составили не более 5%.

Если расположить сорта и гибриды по продолжительности их периода вегетации (в днях) от всходов до фазы выметывания и нанести значения длины побегов и числа листьев на них соответственно каждому сорту, получатся диаграммы, представленные на рис. 116.

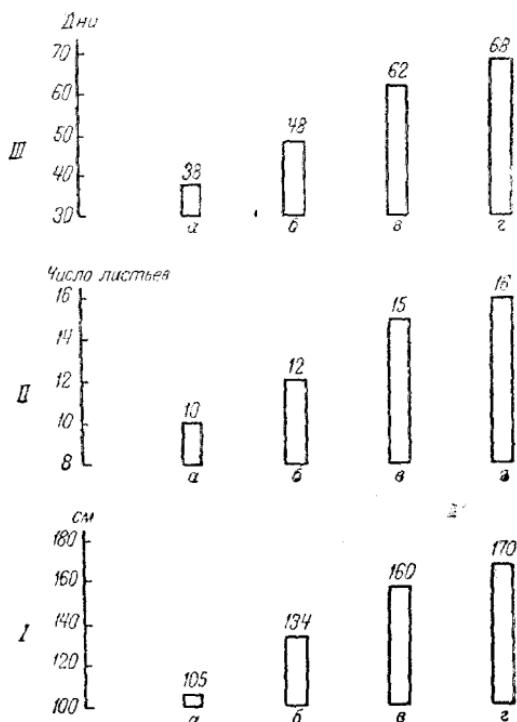
Такую же убедительную взаимосвязь между длиной побегов, числом листьев на них и продолжительностью периода (в днях) от всходов до фазы выметывания можно наблюдать на диаграммах (рис. 117), составленных на основании данных, полученных кафедрой селекции и семеноводства полевых культур Ленинградского сельскохозяйственного института.

По данным наших 2-летних опытов, проведенных под Ленинградом (1960 и 1961 гг.), оказалось, что у кукурузы сорта Стерлинг на каждый лист приходится по 11,2 см длины главного побега (в посевах 1960 г. при 20 листьях на побеге длина стебля равнялась 224 см, а при 19 листьях — 213 см). Следовательно, можно предположить, что в опытах на Горьковской сельскохозяйственной опытной станции не были учтены нижние листья (отмершие к уборке), появившиеся на побеге первыми. Это предположение подтверждается также данными, полученными кафедрой селекции и семеноводства полевых культур Ленинградского сельскохозяйственного института (рис. 117, сорт Стерлинг: листьев на побеге — 16, длина стебля — 170 см).

В последние годы в нашей стране усилия селекционеров направлены на создание более скороспелых и высокоурожайных гибридов и сортов кукурузы (И. Н. Елагин, 1961 и др.). На основании наших 7-летних (1956—1962 гг.) наблюдений за посевами кукурузы (см. также рис. 116 и 117) можно с полным правом присоединиться к тем ученым (В. И. Балюра, И. К. Лисунов, Н. Н. Кулешов и др.), которые признают, что основным критерием скороспелости гибридов кукурузы следует считать число листьев на главном побеге. Надо выводить гибриды с таким числом листьев, которое позволило бы растению раньше зацветать, созревать и давать семена (И. Н. Елагин, 1961).

Рис. 117. Продолжительность периода вегетации у различных сортов кукурузы в зависимости от длины стебля и числа листьев на нем.

I — длина стебля побега, *II* — число листьев на побеге, *III* — период вегетации растений от фазы всходов до фазы выметывания; *а* — сорт Первенец, *б* — сорт Спасовка, *в* — сорт Партизанка, *г* — сорт Стерлинг.



Побеги раннеспелых сортов мягких пшениц отличаются низкорослостью, короткими узкими листьями, коротким колосом и меньшей продуктивностью в сравнении с позднеспелыми сортами (табл. 20). Примером могут служить сводные характеристики сортов, представленные в сборнике «Пшеница в СССР» (1957).

Таблица 20

Краткая характеристика раннеспелых и позднеспелых сортов мягких пшениц СССР

Показатели	Сорта пшеницы	
	раннеспелые	позднеспелые
Длина вегетационного периода (дней)	70	120—130
Длина стебля (см)	45	До 200
Максимальная длина пластинки листа (см)	8	35
Максимальная ширина пластинки листа (см)	0,7	2,5
Длина колоса (см)	5	17
Вес 1000 зерновок (г)	15	70

Значение качества посевного материала. Вопрос о качестве посевного материала имеет большую историю (П. А. Костычев, 1877; «Научные вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела», 1962; «Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений», 1964 и др.).

Давно известно, что только при посеве полновесными семенами можно получить высокий урожай. В опытах Саратовского научно-исследовательского института зернового хозяйства (В. П. Мосолов и др., 1946) мелкие семена пшеницы яровой (вес 1000 зерновок 10,6 г) дали средний урожай зерна 12,6 ц, в то время как более крупные семена (вес 1000 зерновок 27,4 г) — 17,3 ц с 1 га.

Отбирая посевной материал, нельзя забывать о большом (до 50% и более) несоответствии между лабораторной и полевой всхожестью семян. Н. Н. Кулешов (1963, 1964) в связи с разработкой методов прогнозирования полевой всхожести семян считает необходимым в лабораториях оценивать семена не только по их способности давать нормальные ростки, но и по энергии развития проростком зародышевой корневой системы. Обе эти характеристики зависят и от качества семян и от веса зерновок злака.

Немаловажное значение для выращивания мощных и продуктивных растений (Н. Н. Кулешов, 1963) имеет то обстоятельство, что и зародыш, а не только эндосперм у крупной зерновки весит больше, чем у мелкой. У пшеницы, например, вес сухого вещества эндосперма с оболочками у 100 крупных зерновок составил 4,393 г, вес зародыша — 0,1134 г; вес зародыша в общем весе зерновок занимал 2,7%; у 100 мелких зерновок эти показатели соответственно равнялись: 2,245; 0,0524 и 2,28. Кроме того, В. В. Буткевич (1959) нашел в крупных зерновках овса больше фосфора и других элементов минерального питания, чем в мелких.

В наших исследованиях уделялось большое внимание выяснению особенностей, свойственных мелким и крупным полновесным зерновкам, а также растениям, развившимся из них.

Строение зародыша в мелкой и крупной зерновках. Поперечные разрезы зародышей показывают, что щиток зародыша формируется одинаковой ширины как в мелкой, так и в крупной зерновках. Однако впоследствии при недостаточном наливе щиток с боков оказывается загнутым в сторону эндосперма. Поэтому мелкие зерновки тоньше крупных.

Почка зародыши в мелкой и крупной зерновках неодинакова по величине, что сказывается на размерах первого их листа, а также колеоптиле, покрывающего почку (рис. 118, *а* и 118, *б*). Наши измерения показали, что максимальная ширина колеоптиле (внешний его диаметр) в брюшной плоскости крупной зерновки овса 0,96 мм, мелкой — 0,67 мм (82%), а в спинно-брюшной плоскости соответственно 0,78 и 0,53 мм (79%).

Диаметр главного корня зародыши у мелкой зерновки меньше, чем у крупной (0,40 мм против 0,61).

Нами замечено, что в зародыших мелких семян овса с весом 1000 зерновок 16 г (по данным А. И. Носатовского, 1965, пше-

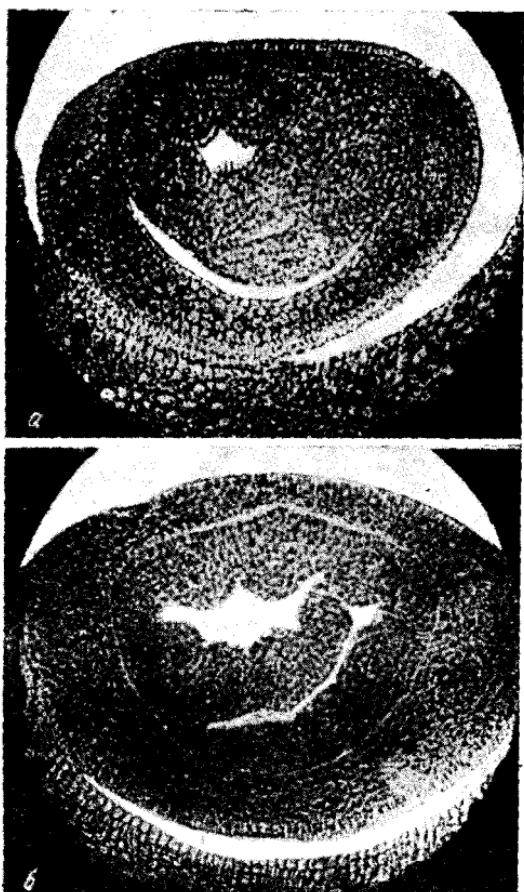


Рис. 118. Первый лист почки и колеоптиле зародыши мелкой (*а*) и крупной (*б*) зерновок овса посевного в попечных разрезах ($\times 80$).

нице свойственна та же закономерность) имеются зачатки главного корня и, как правило, двух зародышевых придаточных корней, в то время как в зародышах самых крупных зерновок овса (абсолютный вес в 3 раза больше) находятся зачатки главного корня и четырех зародышевых придаточных корней (см. рис. 22).

Особенности молодых растений, развившихся из мелкой и крупной зерновок злаков. Выше отмечены различия в числе зачатков корней в зародышах зерновок. Известно, что корни зародышевой системы растения могут развиваться только из тех зачатков, которые сформированы в зародыше. Поэтому вполне закономерно, что в засушливые годы в опытах Саратовского института зернового хозяйства (В. П. Мосолов и др., 1946) при посеве мелких семян урожай снизился более чем на 50%. В иссушенной почве узловые корни у пшеницы были малочисленны или вовсе не развивались. Вследствие этого корневое питание подопытных растений осуществлялось их разнокачественными узловыми корневыми системами.

Преимущество корней молодого злака, развившегося из крупной зерновки, не только в их большем числе, но и в их толщине (рис. 119), что в свою очередь обуславливает увеличение всасывающей поверхности. Наши измерения показали, что в полевых условиях корни зародышевой системы (даже если у каждого растения имеется по 4 корня) из крупной зерновки овса были толще на 0,28 мм (2,08 мм против 1,80), или на 14% (рис. 119). Этим объясняется более активная деятельность корней злаков, развившихся из полновесных зерновок.

Таким образом, дружные всходы и полнота их обеспечиваются не только обильным питанием проростка, а в значительной степени и большим тургором (см. главу II) во всходящем побеге и колеоптиле, развивающихся из полновесных зерновок. Успешной жизнедеятельности проростка и молодого злака, развившегося из крупной зерновки, способствуют не только их более мощная зародышевая корневая система, но после всходов — и более длинные и широкие листья (рис. 120).

Несколько слов о мелких зерновках лугопастбищных злаков (тимофеевка луговая, мятлик луговой и др.). Опытами Н. В. Прикладова (1962) была показана потенциальная маломощность всходов тимофеевки луговой в сравнении со всходами пшеницы, хотя данные не оказались прямо пропорциональными весу их зерновок. Абсолютная сила роста у тимофеевки луговой была ниже, чем у пшеницы, в 22 раза, в то время как по среднему

Рис. 119. Главные корни зародышевой системы, развившиеся из крупной (справа) и мелкой зерновок овса ($\times 40$).



весу зерновок тимофеевка луговая уступала пшенице в 48 раз. Очевидно, что если бы в процессе всходов от энергетической силы эндосперма зерновки тимофеевки луговой зависело формирование размеров зародышевого побега пшеницы, то такой побег неминуемо застрял бы в толще почвы и погиб. Но в процессе эволюции у лугопастбищных злаков возникла способность развивать зародышевые органы в зародыше пропорционально размеру их эндосперма. Всходы таких злаков пробиваются сквозь слой почвы благодаря формированию тонких зародышевых побегов (рис. 121). Здесь, очевидно, наблюдается та же приспособленность, что у комара. Ученые-зоологи считают, что высокое давление (до 100 atm)

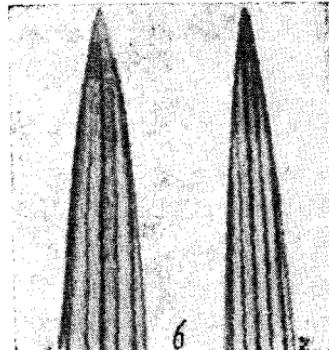
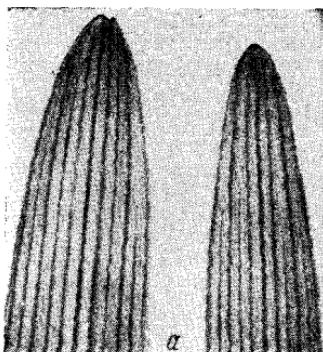
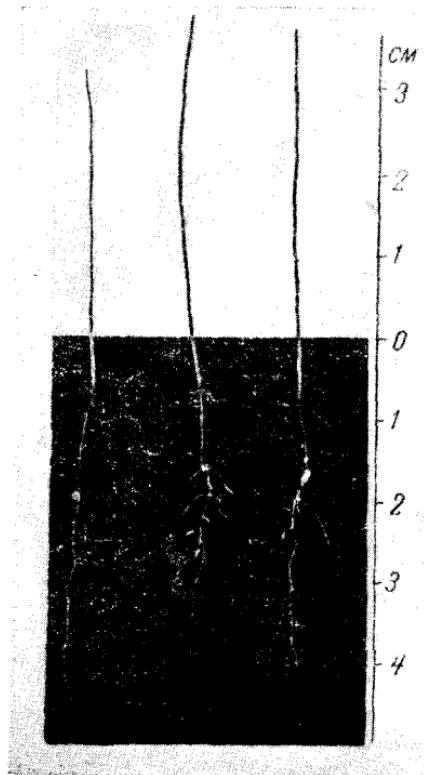


Рис. 120. Верхушки пластинок первых (*а*) и вторых (*б*) листьев, развившихся на побеге из крупной (слева на каждом рисунке) и мелкой зерновок овса.

Рис. 121. Растения тимофеевки луговой в фазе 1-го листа.



хоботок комара может развивать именно благодаря мизерным размерам площади его поперечника.

Глубина заделки зерновок в почву. В связи с проблемой повышения урожайности злаков остановимся на глубине заделки семян. Значительное влияние на полноту всходов, побегообразование и продуктивность злаков оказывает глубина заделки и величина зерновок. Преимущество крупных зерновок особенно ярко проявляется при заглубленной заделке. В опытах А. И. Задонцева и В. И. Бондаренко

(1958) в степных районах Украины посев производился, когда верхний, 5—6-сантиметровый слой почвы был иссущен. В этих условиях пшеница озимая Украинка (вес 1000 зерен 20 г) дала следующее количество всходов в зависимости от глубины заделки семян: 0% — с глубины 3 см; 33,0 — с 6; 79,8 — с 9; 29,8 — с 12 и 15,8% — с глубины 15 см. При посеве же более крупных семян (вес 1000 зерен 42 г) количество всходов соответственно равнялось: 0,8; 35,2; 87,0; 75,0; 60,4%.

В наших опытах 1956—1957 гг. под Ленинградом заделка зерновок на глубину 2—3 см наиболее соответствовала биологической природе овса (см. рис. 37 на стр. 52). В этом случае растения закладывали узел кущения в 1,0—1,5 см от поверхности почвы. При заделке семян на глубину 1,0—1,5 см конус нарастания выносится близко к поверхности почвы, в слой, где из-за

неустойчивой влажности растения кустятся слабо и недружно. Из зерновок же, заглубленных на 6—8 см, развивается меньше всходов и, кроме того, всходящий злак вынужден на пути к поверхности почвы оставлять на зародышевом стебле узлы, к которым прикреплены колеоптиле и первый лист. Но и на этих растениях наибольшее число нормальных боковых побегов формируется из узла кущения, расположенного у поверхности почвы. Таким путем биологическая приспособленность злаков уменьшает вред, вызываемый излишне глубокой заделкой зерновок в почву. Вред, наносимый мелкой заделкой, исправить нельзя.

Полученные урожаи подтверждают изложенное и согласуются с данными других исследователей. Если урожай зерна овса за 2 года с посевов зерновок на глубину 2—3 см принять за 100%, то урожай зерна с посевов на глубину 6—8 см составит 54,8%, а на глубину 1 см — лишь 27,6%.

Уход за посевами. Обычно уход за посевами злаков осуществляется применительно к фазам развития растений. Так, например, подкормка растений озимой пшеницы или ржи в фазу кущения при появлении 1-го и 20-го бокового побега, вероятно, окажет (при прочих равных условиях) различное влияние.

Поэтому вряд ли правильна такая практика, когда указывается только фаза, в которую выполняется данный прием ухода, и не сообщается число листьев на главном побеге, число боковых побегов у одного растения и т. п. Это относится не только к однолетним злакам, но даже и к многолетним, хотя известно, что длительное течение фазы кущения позволяет многолетнему злаку формировать многие десятки боковых побегов.

Целесообразно ли сейчас по предложению Ф. М. Куперман (1961) повсеместно перейти на организацию ухода за посевами на основе биологического контроля, разработанного в лаборатории биологии развития растений кафедры дарвинизма Московского университета? На наш взгляд, для этого пока нет достаточных оснований.

На Всесоюзном совещании по морфогенезу растений в Московском университете (ноябрь, 1959 г.), посвященном 100-летию со дня выхода в свет книги Чарльза Дарвина «Происхождение видов», много говорилось о трудностях работы при проведении биологического контроля за растениями. Однако если приурочивать приемы ухода к появлению определенного числа листьев, развившихся на главных побегах злака, а также к другим, легко наблюдаемым фенологическим фазам (начало кущения, колошения или цветения), то эти приемы будут эффективны.

Б. А. Чижовым (1949) доказана возможность по появлению листьев определять даже фазы развития зачаточного колоса у пшеницы, так как наиболее простой признак, фиксирующий время наступления и продолжительность генеративных фаз,— появление листьев. Это дает возможность весьма точно подойти к установлению сроков их наступления даже мало подготовленному наблюдателю.

Кстати, Ф. М. Куперман (1961) в перспективе отводит листьям растений существенную роль, считая, что недалек тот день, когда растение с помощью тонких физических приборов, подведенных к конусу нарастания либо к его листьям, коррелятивно с ним связанным, автоматически будет «включать» и «выключать» приборы, подающие воду в оросительные каналы, и автоматически «управлять» другими приемами агротехники.

Часть вторая

**КОРНИ ЗЛАКОВ
И ИХ РОЛЬ
В ФОРМИРОВАНИИ
УРОЖАЯ**

КОРНИ И КОРНЕВЫЕ СИСТЕМЫ

ОБРАЗОВАНИЕ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ У ЗЛАКОВ

Вероятно, не было и нет исследователя, который не признавал бы особой роли злаков в жизни человека. Здесь уместно напомнить высказывания А. Н. Бекетова (1858а) о том, что злаки составляют основу наших лугов и нашей культуры: они питают человека и домашних животных, они составляют силу нашего государства...

Между тем, судя по специальной литературе, злакам и особенно их корням ученые уделяли и продолжают уделять недостаточно внимания. В капитальном труде Грю (N. Grew, 1682) имеется около 700 рисунков, из которых только несколько посвящено злакам. В специальном атласе к монографии Дютрюшэ (M. H. Dutrochet, 1837) по анатомии и физиологии вегетативных органов представлены органы различных растений на 284 рисунках, а злаков — лишь на одном.

В наши дни положение мало изменилось. В книге Э. Синнота (1963) помещено 216 рисунков, из них только 5 посвящены злакам. Даже в монографии М. Г. Тарановской (1957) нет рисунков, характеризующих корневые системы не только злаков, но и других растений.

Между тем корень (наряду со стеблем и листом) является одним из основных вегетативных органов злаков. Корень служит для

закрепления злака в почве, а также для поглощения из нее воды и растворенных в ней минеральных и органических веществ.

В литературе широко пользуются термином «корневая система» вместо «корни растения». Это стало обычным не только в популярных изданиях, но и в энциклопедиях, специальных монографиях и учебниках (Сельскохозяйственная энциклопедия, т. 2, 1951; М. Г. Тарановская, 1957; Н. А. Максимов, 1958 и др.). Даже в определениях корни отождествляются с корневой системой. Например, в Большой Советской Энциклопедии (т. 22, 1953) дано такое определение: «Корневой системой называется совокупность корней одного растения»; в монографии Ал. А. Федорова и др. (1962) — такое: «Совокупность подземных корней растения называется корневой системой». Авторы этих определений не указывают, какую «совокупность» они имеют в виду: наименование корней, вес корней, общую длину корней, совокупность разветвления корней или что-нибудь другое.

Давая определение корневой системы, указанные авторы исходили, вероятно, из буквального перевода греческого слова «система» как «целое из составных частей». В таком случае нет надобности в слове «система». Точнее будет сказать: корни растения, вес корней, длина корней растения и т. д.

Следовательно, главный недостаток указанных выше определений корневой системы у растений состоит, пожалуй, в том, что они не отражают сущности корневой системы, образующейся в процессе роста и ветвления отдельных корней, не раскрывают роль различных корней в жизни растения, в создании урожая. А эти обстоятельства, как увидим ниже, очень важны для злаков, резко отличающихся от двудольных растений процессом формирования корневых систем. Всем ясно, например, что совокупность химических элементов и система элементов Д. И. Менделеева — разные понятия. Солнечная система и совокупность планет, входящих в ее состав, также не считаются одинаковыми понятиями. Наконец, совокупность растений, очевидно, не одно и то же, что система растений, разработанная Г. Энглером.

С подобных позиций можно и нужно рассматривать корни растений и их системы. На наш взгляд, равенства между отдельными корнями и образовавшейся из них системой не существует. Это не синонимы. Нельзя сказать, что корневые волоски возникают на корневой системе, ибо в действительности они формируются на корнях и притом в строго определенной их части.

Корень — вегетативный орган растения. В отличие от стебля он лишен листьев и почек. Длительное время корень растет

в длину с помощью клеток, расположенных в верхушечной точке роста под корневым чехликом. Он способен ветвиться, образуя боковые корни. Кроме них, у злака формируются придаточные корни, возникающие из внутренней ткани стебля. Поэтому, говоря о системе корней у растения, следует подразумевать под этим термином определенный порядок в возникновении и ветвлении отдельных корней в течение вегетации растения, возможное объединение (группировку) этих корней не только на основе морфологической связи, но также и по той роли, которую данная группа корней играет в различные периоды жизни растения. Последнее обстоятельство вызывается различной активностью групп корней при распространении их в большом или малом объеме, в неравноценных по плодородию и влажности горизонтах почвы и другими причинами.

Таким образом, под корневой системой растения мы понимаем одну или две системы корней, объединяемых по морфологической общности места возникновения, по типичному характеру роста, ветвлению и расположения в почве, с учетом вероятной роли корневой системы в жизни растения, в создании урожая.

Как известно, И. В. Красовская вместо понятия «узловые корни» часто пользуется термином «стеблевые корни». На наш взгляд, этот термин не вносит окончательной ясности в названия отдельных корней злаков. Ведь придаточные корни в зародышевой корневой системе также стеблевого происхождения.

Вероятно, будет точнее, если узловые придаточные корни называть вторичными, поскольку придаточные корни в составе зародышевой системы являются первичными. Тогда зародышевая корневая система будет называться первичной, а узловая корневая система — вторичной. В дальнейшем мы будем придерживаться названия «вторичный придаточный корень», имея в виду узловой придаточный корень.

Считая, что у злаков корневая система мочковатая, некоторые исследователи не называют главным первый корень, развивающийся из зародыша зерновки. Действительно, у злаков первый корень лишь по толщине немного выделяется среди остальных корней зародышевой системы и, разумеется, это различие не такое резкое, как у двудольных растений.

И все же, на наш взгляд, первый корень злака является главным. Нельзя не учитывать той особой роли, которую выполняет этот корень при прорастании зародыша зерновки (см. стр. 205). Нами ни разу не найдено проростка, формирование которого в почве началось бы не с главного корня, а с одного из

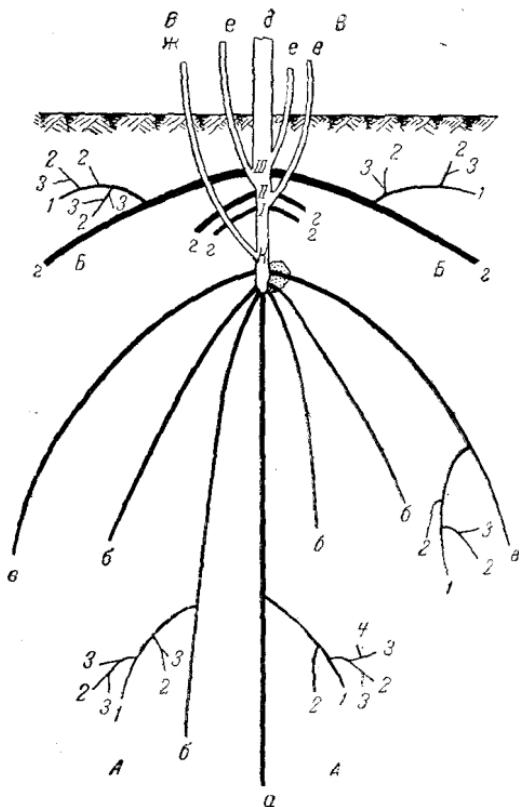


Рис. 122. Схема расположения корней и побегов у растения пшеницы.
 А — корни первичной (зародышевой) корневой системы: а — первый (главный) корень, б — первичные (зародышевые) придаточные корни, в — колеоптильные придаточные корни. Б — корни вторичной (узловой) корневой системы: г — узловые придаточные корни. В — побеги: д — главный, в — боковые, ж — боковой колеоптильный, к — колеоптильный узел; I, II, III — ярусы узлов стебля; 1, 2, 3 — порядок ветвления корней.

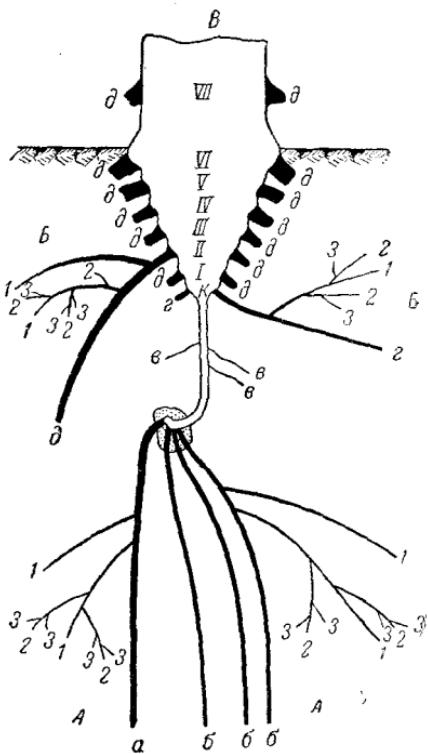


Рис. 123. Схема расположения корней и побегов у растения кукурузы:

А — корни первичной (зародышевой) корневой системы: а — первый (главный) корень, б — первичные (зародышевые) придаточные корни, в — гипокотильные придаточные корни. Б — корни вторичной (узловой) корневой системы: г — колеоптильные придаточные корни; д — узловые придаточные корни. В — главный побег: к — колеоптильный узел: I—VII — ярусы узлов стебля; 1, 2, 3 — порядок ветвления корней.

зародышевых придаточных корней, хотя их зачатки имеются в зародыше зерновок у ряда видов злаков.

По тем же мотивам нельзя считать главным корнем колеоризу, прикрывающую первый корень в зародыше (см. рис. 3 на стр. 8). Между прочим, по представлениям Г. Д. Пашкова (1951),

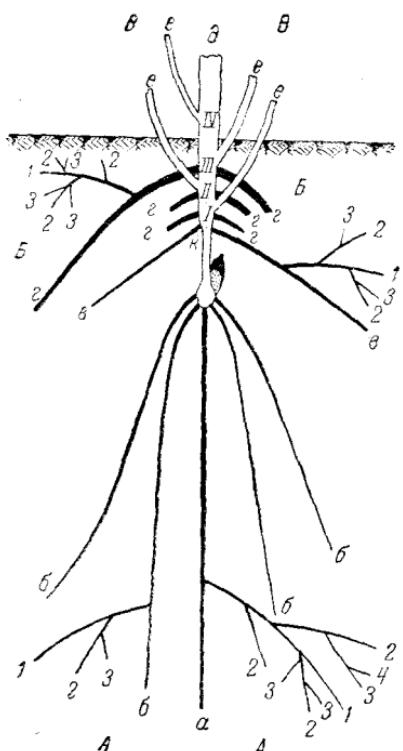


Рис. 124. Схема расположения корней и побегов у растения овса.

А — корни первичной (зародышевой) корневой системы; *а* — первый (главный) корень; *б* — первичные (зародышевые) придаточные корни. *Б* — корни вторичной (узловой) корневой системы: *в* — колеоптильные придаточные корни, *г* — узловые придаточные корни. *В* — побеги; *д* — главный, *е* — боковые, *к* — колеоптильный узел, *І*, *ІІ*, *ІІІ* и *ІV* — ярусы узлов стебля, *І*, *2*, *3* — порядок ветвления корней.

Н. С. Воронина (1964) и других, у некоторых злаков нет главного корня, так как он превратился в колеоризу.

Следовательно, без преувеличения можно сказать, что без главного корня, развивающегося из его зародыша зерновки, растение культурного злака существовать не может.

В целях лучшего понимания роли отдельных корней в жизни злаков в течение вегетации и учета их особенностей в селекционной работе, а также при разработке приемов агротехники для получения высоких урожаев приводим в табл. 21 и на рис. 122, 123 и 124 различные корни злаков, объединенные в корневые системы. Данные таблицы и рисунков показывают, что у всех злаков формируются 2 корневые системы, но состав систем зависит от типа растения.

У пшеницы (рис. 122) зародышевая корневая система объединяет все корни, морфологически связанные с главным, зародышевыми придачными и колеоптильными корнями, а узловая — только узловые корни и их разветвления.

Особенность корневых систем кукурузы (рис. 123), овса (рис. 124) и других им подобных по развитию корней злаков

том, что система колеоптильных состав узловой корневой системы. оры (J. E. Weaver, 1926; T. A. Ki- 1957) нередко пользуются терми- пу которых включают все корни,

кроме узловой системы. Мы не можем разделять подобных взглядов: во-первых, в такой «утяжеленной» группе маскируются составные части корневой системы, во-вторых, как увидим ниже (глава VIII), у ряда многолетних злаков в зародышевой системе развиваются только главный корень и его боковые ответвления. То же наблюдается у некоторых сортов кукурузы.

Таблица 21
Корни злака и объединение их в корневые системы
Пшеница, рожь и подобные им злаки

Зародышевая корневая система			
система главного корня	система зародышевого придаточного корня	система колеоптильного придаточного корня (в системе зародышевых корней)	Узловая корневая система
Главный корень	Зародышевый придаточный корень	Колеоптильный придаточный корень	Узловой придаточный корень
Его боковые корни:	Его боковые корни:	Его боковые корни:	Его боковые корни:
1-го порядка ветвления	1-го порядка ветвления	1-го порядка ветвления	1-го порядка ветвления
2-го »	2-го »	2-го »	2-го »
3-го »	3-го »	3-го »	3-го »
4-го »	4-го »		

Кукуруза, овес и подобные им злаки

Зародышевая корневая система		Узловая корневая система	
система главного корня	система зародышевого придаточного корня	система колеоптильного придаточного корня (в системе узловых корней)	система узлового придаточного корня
Главный корень	Зародышевый придаточный корень	Колеоптильный придаточный корень	Узловой придаточный корень
Его боковые корни:	Его боковые корни:	Его боковые корни:	Его боковые корни:
1-го порядка ветвления	1-го порядка ветвления	1-го порядка ветвления	1-го порядка ветвления
2-го »	2-го »	2-го »	2-го »
3-го »	3-го »	3-го »	3-го »
4-го »	4-го »		

КОРНЕВЫЕ ВОЛОСКИ И ИХ РОЛЬ В ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ

В литературе не указывается, кто и когда впервые обнаружил на корнях растений корневые волоски. Наша попытка ответить на этот вопрос привела к исследованиям Мальпиги (M. Malpighi, 1675), который, рассматривая ход прорастания зерновки яровой пшеницы, заметил развитие волосков на колеоризе (на чехле корешка) и главном (нижнем) корне. «Нижний корень становится длиннее и покрывается волосками», — пишет он.

У М. А. Максимовича (1828) читаем: «Корневые соски (волоски) находятся на концах корня». Эти соски — «суть клеточки особого трубчатого образования, весьма способные к всасыванию влаги, даже покрашенной».

Однако понятие о корневом волоске как о «вытянувшейся клетке эпидермиса» (A. B. Frank, 1882), или как о «выросте клетки эпидермиса» (И. Г. Серебряков, 1952), или как о «выросте клетки поверхностного слоя поглощающей зоны корня растений» (БСЭ, т. 23, 1953), или как о «выросте, не отделяющемся от образовавшей его клетки перегородкой» (В. Г. Александров, 1966) вошло в литературу значительно позднее.

П. Р. Слезкин (1928) писал, что волосками прикрепляются корешки к почвенным частицам и служат, по замечанию Ч. Дарвина, якорями: опервшись на них, корешок концом своим раздвигает частицы почвы.

Физиологическая роль корневых волосков в жизни растений около 100 лет назад выяснена Саксом (J. Sachs, 1865), который впервые доказал борьбу корневого волоска за почвенную воду (Н. А. Максимов, 1958). Сакс изобразил сосущий воду корневой волосок между удерживающими воду частицами почвы (J. Sachs, 1865).

Распространение корневых волосков на корнях злаков. Мальпиги (M. Malpighi, 1786) первым установил, что обильные волоски имеются по всей длине корней, кроме их кончиков.

В сочинениях Алф. Декандоля (сына, 1836) говорится о том, что корневые волоски находятся на молодых корнях. На корнях более старых их нет. Эта вторая точка зрения оказалась в литературе более распространенной, чем первая, изложенная Мальпиги.

Так, Страсбургер и др. (E. Strasburger и др., 1894) считал, что корневые волоски никогда не покрывают собой всей поверхности корней, даже самых молодых, а только сравнительно уз-

кий пояс, лежащий позади нарастающей верхушки корня. По данным БСЭ (т. 23, 1953), эта зона равна 1—2 см. А. Демолон (1961) считает, что корневые волоски недолговечны, они быстро увядают и отделяются. Но по мере того как отмирают более старые волоски, корни удлиняются и образуют новые волоски. И. Г. Серебряков (1952) пишет, что растущие верхушки корешков обнаруживают более или менее ясно выраженную зональность, дающую возможность выделения четырех зон. На верхушке корня располагается зона эмбрионального роста, или точка роста корня, прикрытая корневым чехликом. За ней следует зона растяжения, обусловливающая рост корня в длину. Следующей является зона корневых волосков, составляющая основу рабочей поглощающей поверхности корня. И, наконец, выше располагается зона ветвления корня, выполняющая вместе с тем проводящую функцию.

Корневые волоски в зоне ветвления корней. Выше приведены некоторые определения понятия «корневые волоски», но суть их одна. Корневой волосок — это вырост внешней клетки в определенной зоне корня. Он является самым тонким, самым нежным образованием корня растения. На продольных и поперечных разрезах клетка корневого волоска имеет различный вид (рис. 125 и 126). Это объясняется ростом корня злака только в длину.

И. Г. Серебряков (1952) указывает, что зона корневых волосков не совпадает с зоной ветвления корня. Однако данные наших исследований (1955) не согласуются с этими утверждениями. На наших фотографиях с отмытых слабым раствором перекиси водорода корней различных злаков корневые волоски видны на корнях злаков не только в зоне, расположенной на расстоянии 1—2 см от корневого чехлика, но значительно дальше по длине корня, а также в зоне

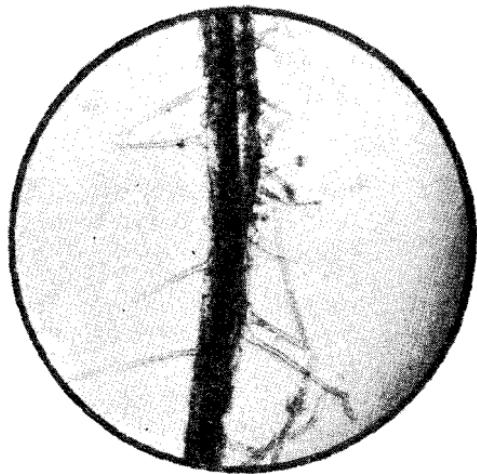


Рис. 125. Корневые волоски на продольном разрезе узлового корня райграса высокого ($\times 60$), 1955 г., г. Пушкин.

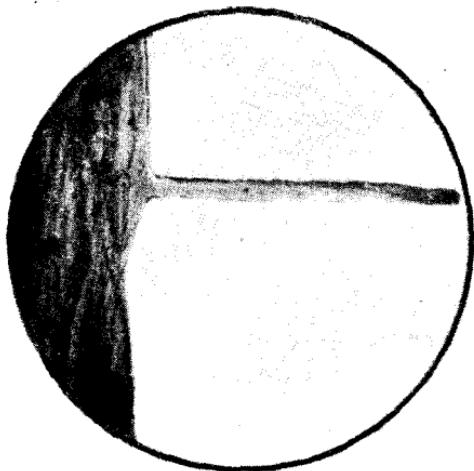


Рис. 126. Корневой волосок ($\times 200$) на продольном разрезе главного корня овса посевного при уборке на зерно 2/IX 1957 г. (г. Пушкин). Длина главного корня равна 51 см. На фотографии корневой волосок, сохранившийся на главном корне на глубине около 40 см.

ветвления корня (рис. 127 и 128).

Что же послужило основой представлений тех авторов, которые признают существование лишь чрезвычайно узкого (не более 2 см) пояса корня, несущего корневые волоски? Скорее всего рисунки двудольного проростка граба обыкновенного — *Carpinus betulus* L., — помещенные в работах Страсбургера и др. (Strasburger u. a., 1894) и П. М. Жуковского (1949).

Однако всем известно, что корни двудольных растений обладают способностью вторичного утолщения. В результате роста корня в толщину на небольшом расстоянии от кончика корня и происходит бес-

прерывное отмирание и сбрасывание покровной ткани, а вместе с ней и корневых волосков. Одновременно корень удлиняется и образует новые корневые волоски.

Корни же однодольных растений (в том числе злаков) в подавляющем большинстве вторично не утолщаются. И эта особенность позволяет корневым волоскам злаков длительный период существовать на корнях (рис. 126).

Приводились ли в литературе данные наблюдений (кроме данных Мальпиги), говорящие о длительности жизни корневых волосков на корнях злаков? Да, приводились. Более 100 лет тому назад опубликованы исследования Сакса (J. Sachs, 1865) и более 40 лет назад — Витакера (E. S. Whitaker, 1923). Если рассматривать рисунки Сакса (J. Sachs, 1865) с морфологической точки зрения, то можно обнаружить следующее. На одном из рисунков представлено растение пшеницы яровой в фазе всходов. Каждый корень этого растения по всей длине (кроме кончиков) покрыт тонким чехлом из почвы, который удерживается корневыми волосками. Заметим, что обычная длина глав-

Рис. 127. Корневые волоски в зоне ветвления узлового придаточного корня райграса высокого ($\times 18$).



ного корня пшеницы яровой в фазе всходов около 15 см (см. рис. 42 на стр. 57). На другом рисунке Сакса изображена корневая система пшеницы яровой в 4-недельном возрасте, где вероятная длина главного корня не менее 40 см, а длина каждого зародышевого придаточного корня не менее 30 см. Наши измерения по рисунку показали, что приблизительно около 13 см длины главного корня и около 15 см длины каждого зародышевого придаточного корня покрыты почвенным чехлом.

Таким образом, пояс обильно развившихся и функционирующих корневых волосков на главном и зародышевых придаточных корнях яровой пшеницы (по рисункам Сакса) составляет на каждом не менее 13—15 см.

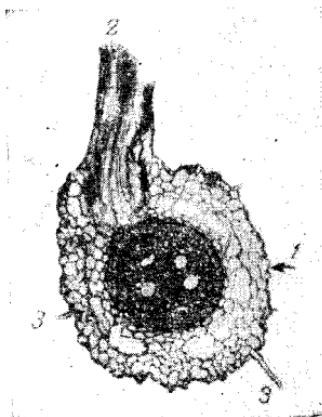


Рис. 128. Корни и корневые волоски райграса высокого ($\times 40$).

1 — узловой придаточный корень в поперечном разрезе, 2 — боковой корень первого порядка ветвления в продольном разрезе, 3 — корневые волоски.

Исследованиями Витакера (E. S. Whitaker, 1923) было доказано, что корневые волоски могут существовать до трех лет, но только на корнях, не имеющих вторичного утолщения.

В связи с изучением корневых волосков нельзя не обратить внимания на один рисунок, помещенный в книге К. А. Тимирязева «Жизнь растения».

Часто авторы заимствуют рисунки из сочинений К. А. Тимирязева, но при этом искажают их смысл. В первом издании труда (1878 г.) на стр. 89 помещен рис. 20, которым К. А. Тимирязев пользовался на публичных лекциях. Этот рисунок зародышевой корневой системы пшеницы яровой К. А. Тимирязев заимствовал у Сакса (J. Sachs, 1865).

Начиная с третьего издания (1894 г.), К. А. Тимирязев помещает объединенный рисунок, составленный из трех рисунков Сакса и одного рисунка Чирха (A. Tschirch, O. Oesterle). Два рисунка были сделаны с проростков белой горчицы (*Sinapis alba* L.), на третьем показан поперечный разрез корня рапса (*Brassica oleracea* Moench), а в центре — по-прежнему рисунок зародышевой корневой системы пшеницы яровой (*Triticum aestivum* L.) в возрасте 4 недель. К. А. Тимирязев в этом издании не перечислял видов в подписи под рисунком, а говорил лишь в тексте о сути рисунков — о корневых волосках на корнях растений.

В 1935 г. вышел из печати курс ботаники Б. А. Келлера. В нем автор помещает рисунок корневых волосков, взятый из книги К. А. Тимирязева. Но, вероятно, под влиянием Шварца (F. Schwarz, 1892) Б. А. Келлер проростки горчицы назвал проростками рапса. Однако главная составная часть рисунка Сакса — К. А. Тимирязева (корни пшеницы яровой) названа правильно. Тем досаднее, что в наше время этот рисунок, на котором изображены растения трех видов, включается в издания и называется «корни рапса». Уместно напомнить, что рапс — двудольное растение, а корень у рапса — стержневой, не похожий на корни пшеницы.

Кроме того, уже много лет назад доказано (M. Malpighi, 1675; J. Sachs, 1865; E. S. Whitaker, 1928), что по наблюдениям за корневыми волосками на корнях двудольных растений нельзя судить о корневых волосках корней злаков.

В силу своеобразия корней злаков (а также многих других однодольных растений), естественно, возникает вопрос о необходимости различать пояс (общую длину) корня с корневыми волосками и пояс активно всасывающих кор-

невых волосков, расположенных на молодой части корня, ближе к корневому чехлику, и составляющий часть общей длины пояса. Иначе говоря, будет точнее, если различать в жизни волосков период активного функционирования и период существования. Согласно нашему морфологическому анализу корней на фотографиях Сакса и данным нашего исследования (рис. 126) длина общего пояса корневых волосков, вероятно, раз в 8—10 больше, чем признано в литературе.

Физиологические исследования Н. З. Станкова (1963) подтвердили эти наши выводы. Н. З. Станков считает, что у злаков вся поверхность корней потенциально способна к поглощению, но старая часть корня поглощает минеральные соли в меньшем количестве, чем молодая. Кроме того, в полевых условиях отдельные участки корня растения, попадая в неблагоприятную среду, ведут поглощение с разной интенсивностью.

Размер корневых волосков. Ссылаясь на исследования Сакса, К. А. Тимирязев в книге «Жизнь растения» (1878) принимает среднюю длину корневого волоска пшеницы равной 2 мм.

По другим данным (Энциклопедический Словарь, т. 16, 1895; БСЭ, т. 23, 1953), длина корневых волосков у всех растений колеблется от 0,06 (яблоня) до 10 мм (сахарная свекла).

Нами исследовались корневые волоски на корнях злаков, выращенных в поле. Почва от корней растений отмывалась слабым водным раствором перекиси водорода (методику см. на стр. 199).

В задачу нашего исследования входило не только измерение корневых волосков, но и показ их размеров на фотографиях.

Корневые волоски на боковых корнях 1-го порядка ветвлений узловых корней перезимовавших растений имеют следующие размеры (в мм): диаметр 0,010—0,012, наибольшая длина — 2,0 (рис. 129). Для сравнения укажем размеры корневых волосков у райграса высокого (в мм): диаметр 0,005—0,018, длина — 0,4—1,5. Если принять, что зону ризосфера данного корня составляет почва в форме воображаемого цилиндра, по центру которого тянется корень, а его корневые волоски, расходясь по радиусам, пронизывают почву этого цилиндра, то у озимой ржи попечечник его достигал 4 мм, а у райграса высокого — 3 мм, т. е. составлял двойную (2 радиуса) максимальную длину корневых волосков.

«Срастание» корневых волосков с частицами почвы. По рисункам, показывающим «срастание» корневых волосков с части-



Рис. 129. Корневые волоски на корне узловой корневой системы озимой ржи после перезимовки ($\times 28$).

цами почвы, удалось установить, что авторами их, вероятно, были Сакс (J. Sachs, 1865) и Страсбургер (E. Strasburgger и. а., 1894). Их рисунки были использованы Новацки (A. Nowacki, 1886), Штреккером (W. Strecker, 1927), а также другими зарубежными и русскими авторами (И. Ф. Шмальгаузен, 1899; А. П. Модестов, 1932) и продолжают жить на страницах монографий и учебников в наши дни (А. Р. Жебрак, 1959).

Правда, неверное представление о так называемом «срастании» в некоторых изданиях последних лет несколько смягчено, однако авторы по-прежнему считают, что отмыть их от почвы невозможно. Например, Н. А. Максимов (1958) утверждает, что корневые волоски обычно тесно слипаются с частицами почвы и их совершенно не удается без повреждения начисто отмыть от приклеившихся к ним песчинок. Между тем нами в 1955 г. была опубликована статья, в которой на фотографиях показаны тончайшие разветвления корней и корневые волоски, отмытые от почвы по новой методике.

В заключение рассмотрения вопроса о «срастании» корневых волосков с частицами почвы небезынтересно отметить точку зрения Мальпиги. Оказывается, Мальпиги наблюдал, что корневые волоски лишь прилегают к частицам почвы, а не срастаются с ними: «Эти волоски... обвивают солевые частички и земляные комочки и сами, наподобие плюща, извиваются» (M. Malpighi, 1675).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ КОРНЕЙ И КОРНЕВЫХ СИСТЕМ

Более 10 лет назад появились монография М. Г. Тарановской (1957), посвященная изучению корневых систем, и монография Трутона (A. Troughton, 1957) — о подземных органах травянистых злаков. В 1964 г. издана книга Н. З. Станкова «Корневая система полевых культур». Мы считаем уместным сделать дополнения и рассказать о поисках новых методов изучения корней растений одновременно с их надземными органами.

В 1952—1965 гг. под руководством акад. ВАСХНИЛ И. В. Ларина был проведен ряд исследований подземных частей растений (А. Г. Бабич и др., 1962; Л. А. Манохина и др., 1956; В. Я. Метелев и др., 1958; Н. И. Козлова, 1965 и др.). Эти исследования выполнены с помощью различных методов (зарисовка надземных частей растения, зарисовка корней на стенке разреза почвы, определение веса корней по горизонтам почвы, объема корней, измерения длины корней) на 12 однолетних и многолетних культурных видах, а также на растениях в природных травостоях.

М. Г. Тарановская (1957) не дает описания еще двух отечественных методов, предложенных В. М. Арциховским (1911) и С. И. Воробьевым (1916). Между тем эти авторы уже более 50 лет тому назад указывали на непригодность метода водных культур для изучения корневых систем растений. Погружая корни сухопутных растений в питательный раствор, мы ставим их в неестественные, ненормальные условия. Растения, правда, приспособляются к таким условиям, но достигается это лишь при более или менее глубоких изменениях свойств корневой системы: обычные корни и корни, выращенные в водной культуре, далеко не тождественны по своим свойствам. В связи с этим В. М. Арциховский предложил свой метод выращивания растений во влажном воздухе, который исключает недостатки метода водных культур. Добавим к мнению В. М. Арциховского еще

один существенный факт. По данным Н. З. Станкова, Т. П. Ладониной, А. А. Тимофеевой (1963), корни кукурузы в водной среде не образуют корневых волосков.

С. И. Воробьев (1916) одним из первых в России изучал, как корни растений эксплуатируют окружающую почву во времени и пространстве, для того чтобы построить более рациональную систему искусственного подкармливания растений и ухода за ними, т. е. осветить некоторые вопросы удобрения, орошения и обработки почвы, основываясь на жизнедеятельности корневой системы.

Несомненной заслугой С. И. Воробьева является то, что он уже в 1915 г. задался целью научиться выращивать растения так, чтобы одновременно иметь возможность наблюдать за всей корневой системой в любое время. Для осуществления своего замысла он предложил оригинальный прибор, главная часть которого состоит из двух стеклянных колпаков, надетых один на другой. Внутренний колпак имеет в высоту 75 см, диаметр 30 см, а внешний 76,5 и 31,5 см. Корни выращиваемых растений развиваются в пространстве между колпаками прибора.

Прибор С. И. Воробьева является основой многих современных подобных приборов. Между тем Трутон (A. Troughton, 1957) пишет, что Поллок, Гудвин и Грин (B. M. Pollock and others, 1954) изобрели и применили сосуд со стеклянными стенками для измерения роста зародышевых корней в питательном растворе. В 1959 г. в печати появилась статья Вильямса (R. D. Williams, 1959) с описанием метода выращивания травянистых злаков с разделением зародышевых и узловых корней, в которой не упоминается о приборе и исследованиях С. И. Воробьева.

Нас заинтересовали два зарубежных метода, позволяющих быстро получать отмытые корни. О них Трутоном сказано лишь несколько слов. Поэтому даем описание этих методов в переводе с подлинных статей.

1. По методу Ференбахера и Александера (J. B. Fehrenbacher, J. D. Alexander, 1955) пробы почвы с корнями берутся специальным цилиндром диаметром 10 см, длиной 180 см. Для характеристики распространения в почве корней и определения их массы авторы рекомендуют брать 10 проб, располагая их вокруг гнезда кукурузы концентрическими окружностями с радиусами 10; 20; 30; 40; 50 см по 2 пробы в каждой.

На взятие образцов по почвенным горизонтам (общая глубина 180 см), их упаковку и подготовку машины для взятия

образцов у следующего гнезда кукурузы 2 рабочих расходуют около часа. Почвенные агрегаты раздавливают руками. Затем почву от корней отмывают водой на специальной (с сетчатым дном) качалке, разделенной на 8 гнезд (для 8 образцов). Качалка работает от электродвигателя и делает около 22 10-сантиметровых возвратно-поступательных качаний в минуту. Отмывка продолжается от 0,5 до 1,0 часа.

2. По методу Фрибурга (Н. А. Friberg, 1953) образцы почвы с корнями бобовых трав, выращенных на зеленое удобрение, берут с глубины 30 см на площадках размером 90×45 см.

Сначала образцы намачивают в водном растворе кальгона (Calgon)* — 0,45 кг кальгона на 190 л воды. Для этого пачку из 14 образцов, скрепленных вместе металлическими пластина-ми, 4 раза (с интервалом в 30 минут) погружают в бочку с указанным водным раствором.

Вслед за намачиванием, которое несколько размягчает поч-ву, производят ее отмывку водопроводной водой через 14 душевых насадок, которые устанавливают на высоте 25 см по одной над каждым образцом (гнездом).

Авторы указывают, что при ручной отмывке без предвари-тельного намачивания на каждый образец расходовалось около 30 человеко-минут. При отмывке с предварительным намачива-нием 14 образцов одновременно на один образец понадобилось около 3,2 человеко-минуты.

Наше внимание, как сказано выше, было направлено на изу-чение корней растений одновременно с их надземными органами и сосредоточивалось на следующем: 1) поисках новых способов изучения корней злаков; 2) разработке методики отмывки кор-ней от почвы; 3) извлечении корней злаков из почвы с сохра-нением их фактического расположения; 4) доращивании растений после отмывки их корней.

Поиски новых способов отмывки корней. Значение корней в формировании надземной части и урожая растений трудно переоценить. Однако и в настоящее время, несмотря на более чем 200-летнюю историю изучения корней, их биологии уделяет-ся недостаточное внимание. Располагаясь в почве, корни недо-ступны непосредственному постоянному наблюдению. Каждый раз их необходимо освобождать от плотно прилегающих части-чек земли.

* Calgon — гексаметафосфат натрия — Na_2PO_4 (по справке кафедры не-органической химии Ленинградского сельскохозяйственного института).

К настоящему времени предложено, как это указывается в монографиях М. Г. Тарановской, 1957; А. Troughton, 1957, до 30 методов исследования корневых систем. К сожалению, ни один из них не дал нам возможности осуществить задуманные исследования, потому что в рекомендованных методиках почва от корней растений отмывается водой, а отмывка водой, как известно, не позволяет сохранить не только корни с корневыми волосками, но часто и мелкие разветвления корней. Необходимо было найти свой метод освобождения корней от почвы.

Заманчивой была идея об использовании рентгеновских и других лучей для фиксации на пленках корней растения в их естественном расположении в монолите почвы. Опыты не оправдали ожиданий, так как частички почвы менее проницаемы для всех типов лучей, чем корни растений.

В медицине при изготовлении наглядных пособий препарата легкого сосуды легких наполняют специальным составом, а затем сжигают азотной кислотой органическую ткань. В результате все мельчайшие разветвления сосудов в бывшем легком становятся легко доступными человеческому глазу. Но и эта методика оказалась непригодной для корней растений, поскольку они сплошь состоят из клеток. Все попытки заполнить корни специальными веществами, вплоть до металла, не дали удовлетворительных результатов.

Поиски способов отделения почвенных частичек от корней растений также были разнообразны. Многие опыты основывались на принципах сепарирования и вибрирования. Несмотря на большую скорость вращения (до 2—5 тыс. об/мин), не удалось преодолеть сил, удерживающих мелкие частички почвы на корнях растений.

Та же неудача постигла нас при использовании вибраторов. Сконструированная в учебно-производственных мастерских бывш. Ленинградского института механизации сельского хозяйства специальная модель механического вибратора работала от электродвигателя. С помощью передач частоту вибрирования в вертикальной плоскости доводили до 10 тыс. колебаний в минуту. Струи воды под давлением до 15 атм значительно ускоряли отмывку корней, но одновременно ухудшали качество препаратов.

К помощи химии мы обращались неоднократно. Нужно было найти такое вещество, которое отделяло бы частички почвы и одновременно сохраняло бы все морфологические элементы корня. Таким веществом оказался 3%-ный водный раствор пе-

рекиси водорода (H_2O_2). На корнях, отмытых этим реагентом, сохраняются все тончайшие разветвления и корневые волоски (рис. 130). Это была наша первая удача на пути улучшения методов изучения биологии корней растений.

Отмывка корней от почвы перекисью водорода. Таким образом удалось найти химический реагент, позволяющий преодолеть главную трудность в изучении корней — отмывку их от почвы.

Пробы (монолиты) почвы с растениями для отмывки корней берутся металлическими цилиндрами высотой до 50 см, диаметром от 10 до 30 см, в фазу всходов — при начале появления второго, третьего и последующих листьев на главном побеге, а также в фазу кущения — при появлении 1-го, 2-го и т. д. боковых побегов и при наступлении последующих фаз развития растения. При извлечении пробы из цилиндра, а также при последующей отмывке необходимо соблюдать осторожность и охранять корни от повреждений. С этой целью на цилиндр надевают мешочек, сшитый из рыболовной сетки по размерам цилиндра (ячейки сетки 1—2 см²). Затем цилиндр снимают (лучше в воде) так,

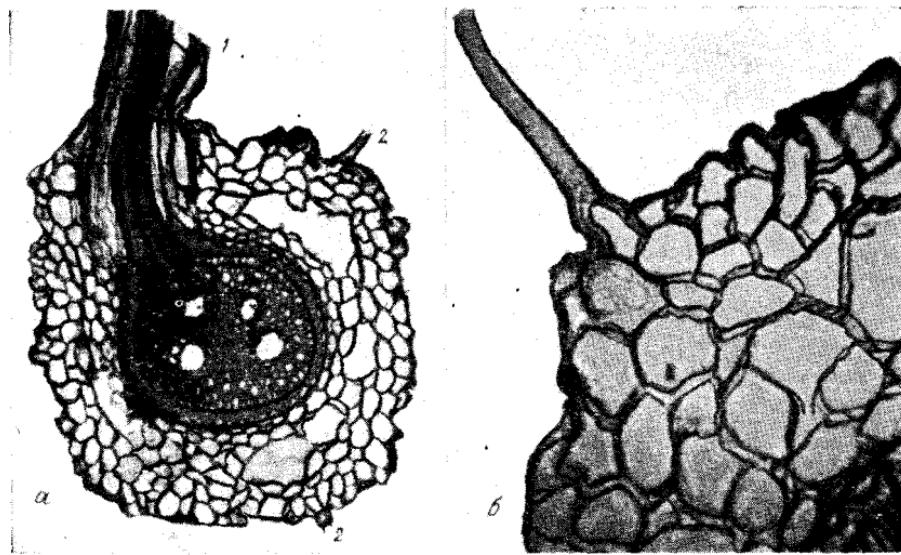


Рис. 130. Отмытые перекисью водорода корни райграса высокого.
а — корень в поперечном разрезе; 1 — боковой корень в продольном разрезе ($\times 82$), 2 — корневые волоски; б — часть поперечно разрезанного корня с корневым волоском ($\times 265$).

чтобы монолит остался в мешочке целым. Для отмычки корней раствором перекиси водорода монолит в мешочке помещают в ведро или какой-либо другой металлический, стеклянный или деревянный сосуд достаточного размера, так как 3%-ный раствор перекиси водорода наливается вровень с высотой монолита. Спустя 2—3 часа отмывку корней продолжают водой в течение 5—10 минут (можно из лейки, но лучше под краном водопровода, пользуясь душевой насадкой). Вслед за отмывкой водой монолит вновь заливают раствором перекиси водорода.

Хорошо отмытые корни удается получить обычно в результате 2—3-разовой отмычки перекисью водорода и водой, чередуя их для экономии реактива и ускорения отмычки. Кроме того, время на отмывку сокращается, если применять вибрацию и добавку в раствор перекиси водорода 0,01 (по объему) моющего средства ОП-7.

После отмычки одни растения гербариизируют для измерений и сравнения их с растениями последующих проб, другие используют для определения веса надземной и подземной частей, а также приготовления анатомических препаратов. Гербариизируя растение, лучше его надземную часть располагать на белой бумаге, а подземную на черной (рис. 134). Корни удобнее расправлять на листах черной бумаги в тонком слое воды, в низких, плоскодонных кюветах.

Извлечение корней растений с сохранением их фактического расположения. Рассмотренная методика рекомендуется для изучения анатомии и морфологии корней и корневых систем одновременно с надземными органами растения. Но эта методика не позволяет извлекать корни растений из почвы с соблюдением их фактического расположения в ней.

Чтобы извлечь из почвы подземные части растений, не нарушая взаимного расположения корней, при их отмывке применяют не 3—4%-ную, а 10—15%-ную перекись водорода. Сильная концентрация сжигает первичную кору корней, а центральные цилиндры благодаря одревесневшим стенкам клеток, покрывающим их поверхность, сохраняются; при этом более или менее сохраняется взаимное расположение корней в почве.

Затем необходимо преодолеть 3 технические трудности: предотвратить всплытие корней во время отмывки; устранить поверхностное натяжение жидкости при переносе корневой системы растения в воздушную среду; исключить деформацию корней при последующей их сушке.

Для иллюстрации первых опытов по извлечению из почвы подземной части растения может служить рис. 131, на котором видны корневища и корни костра безостого вплоть до самых мелких разветвлений. Зерновки костра были высеяны 19 апреля 1954 г. Монолит взят 30 декабря 1954 г. После отмычки в 4%-ном водном растворе корни дополнительно обрабатывались 11%-ным водным раствором перекиси водорода. Всплытие корней было в значительной степени устранено путем подвязывания к металлической сетке концов нескольких корней, выступающих из стенок монолита. С целью придания корням большей упругости и уменьшения влияния сил поверхностного напряжения жидкости корни в течение 12 часов обрабатывались серной кислотой (H_2SO_4) в пропорции 20:1 (на каждые 20 час-



Рис. 131. Подземная часть костра безостого в монолите
10×10×10 см.

тей жидкости в сосуд с корнями добавлялась 1 часть стандартной аккумуляторной серной кислоты).

Многочисленные опыты убедили нас в том, что усовершенствование технической стороны метода в значительной мере облегчит изучение корневых систем и корни растений перестанут быть «пасынками науки», как назвал их акад. В. Г. Ротмистров.

В дальнейшем необходимо с помощью химиков разработать способ, при использовании которого корням в почве придавалась бы твердость и упругость металлической проволоки, чтобы после очистки их от частичек почвы с помощью вибраторов исследователь получал прочный каркас, точно воспроизводящий все разветвления, которые были образованы в почве корнями растений в полевых условиях.

Нам представляется в будущем возможным окрашивать в различные цвета не только корни отдельных культур, но и их разветвления, выросшие в различные периоды вегетации.

Самым совершенным (но наиболее трудным) является создание специальных телевизоров для наблюдения за растущими в почве корнями растений и фиксация на кинопленке разветвлений их подземных органов.

ДОРАЩИВАНИЕ РАСТЕНИЙ ПОСЛЕ ОТМЫВКИ ИХ КОРНЕЙ

В процессе работы у раствора перекиси водорода было выявлено еще одно очень ценное свойство. Оказалось, что при слабой концентрации (3—4%) он не убивает корни растения (1955, 1968). Это проверено нами на растениях пшеницы, ржи, овса, клевера, тимофеевки и райграса высокого. Растения, высаженные в почву после отмычки их корней, продолжают расти и развиваться*. В результате открылась возможность не только осматривать корни растения, но и формировать корневую систему, ставя те или иные опыты для повышения урожая растений (1968).

Напомним, что разнообразная тематика поисковых исследований представлена в Программе исследований по изучению корневого питания растений и условий жизнедеятельности корневой системы полевых культур (1966). Приведем лишь 3 темы,

* Корни обладают высокой жизнеспособностью. Отрезанные от растений, в специально созданных лабораторных условиях они способны расти в течение неограниченного периода времени. Есть наблюдения такого роста корней в продолжение 30 лет (А. М. Смирнов, 1967).

в решении задач которых поможет метод доращивания растений после отмычки их корней.

Во-первых, изучение влияния на урожай растений очагового внесения удобрений. Для этого целесообразно, на наш взгляд, в вегетационных опытах размещать различные виды и формы удобрений точно в те места почвы, которые будут окружать подлежащий изучению корень того или другого порядка ветвлений. В результате можно будет обосновать эффективное использование удобрений в производственных условиях.

Во-вторых, выяснение влияния растений друг на друга через корни для научно обоснованного подбора видов в травосмеси культурных пастбищ и сенокосов.

В-третьих, на основе исследования взаимовлияния корней покровного растения и подпокровных видов трав возможно успешное решение производственных вопросов, связанных с выбором лучшей покровной культуры, и обоснование приемов агротехники возделывания трав.

Для посадки растений после отмычки их корней нами сконструирована, а в учебно-производственных мастерских бывш. Ленинградского института механизации сельского хозяйства (ныне инженерный факультет Ленинградского сельскохозяйственного института) сделана специальная посадочная разборная коробка (рис. 132) из оцинкованного железа.

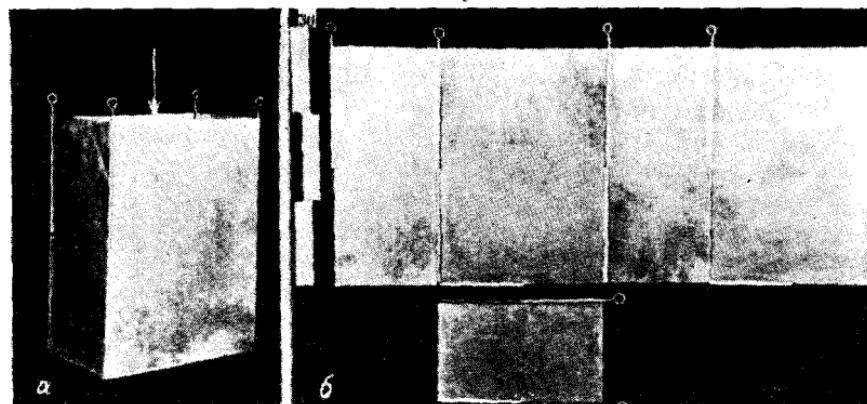


Рис. 132. Посадочная разборная коробка.

а — общий вид, б — части коробки (четыре стенки скреплены прямыми штырями, внизу — днище коробки).

Посадочная коробка представляет собой 4-гранную прямоугольную призму ($13 \times 18 \times 28$ см). Скрепляются стенки и днище между собой шарнирно, с помощью стальных штырей (присообрелены велосипедные спицы), пропущенных в круглые проушины. Эти проушины загнуты только на половине длины стенок и днища коробки, но так, чтобы при соединении соответствующих стенок эти проушины образовали бы собой полую сквозную трубку для скрепляющего ее штыря.

Методика посадки растений с предварительно отмытыми от почвы корнями состоит в следующем. Посадочная разборная коробка, частично собранная согласно рис. 132, б с присоединенным днищем, закладывается в горизонтальном положении в футлярную (жесткую) коробку из фанеры. Затем в посадочную коробку приблизительно до половины объема (слой 6—7 см) насыпается почва. Отмытые корни растения сначала расправляются в нужных направлениях на влажном листе плотной бумаги. При желании часть корней можно удалить или же на корни первого растения наложить (максимально сблизив их друг с другом) корни другого растения того же или другого вида (сорта). Затем лист бумаги с растениями быстро опрокидывается на слой почвы в разборной посадочной коробке так, чтобы надземная часть растения оказалась обязательно выше поверхности почвы. Лист бумаги осторожно удаляется, а корни засыпаются почвой до полного объема коробки. Лишь теперь окончательно присоединяется к посадочной коробке боковая стенка.

Подготовленные описанным способом растения в посадочной коробке переносятся к месту посадки. Для этого на поле вырывается специальная траншейка, в которую осторожно ставится разборная посадочная коробка (дном вниз). Затем почвой заделываются (засыпаются) все щели, оказавшиеся между стенками посадочной коробки и стенками траншейки.

Удаление коробки из почвы начинается с ее днища. Сначала вытаскиваются 2 скрепляющих горизонтальных штыря, затем днище коробки. Потом по очереди вытаскиваются вверх 4 вертикальных штыря и 4 боковые стенки коробки.

В результате растения вновь оказываются в естественных полевых условиях, где они продолжают расти и развиваться.

Дораживать злаки после отмычки их корней можно также по методу водных культур на усовершенствованном приборе Вильямса (R. D. Williams, 1959), используя их в дальнейшем для физиологических опытов с корнями зародышевой или узловой корневых систем.

РОСТ ЗАРОДЫШЕВЫХ КОРНЕЙ И ФОРМИРОВАНИЕ ИЗ НИХ ПЕРВИЧНОЙ (ЗАРОДЫШЕВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ЗЛАКА

ФОРМИРОВАНИЕ ПЕРВИЧНОЙ (ЗАРОДЫШЕВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У КУКУРУЗЫ

Еще в середине XIX столетия Либих указывал, что знание корневой системы есть основа разумного земледелия. Учитывая это, рассмотрим рост корней и формирование из них первичной (зародышевой) корневой системы злаков на примере кукурузы сорта Миннесота 13 экстра, посаженной 26 мая 1956 г. под Ленинградом. В зародыше зерновки кукурузы, кроме зачатка главного корня, имеются зачатки первичных (зародышевых) придаточных корней (рис. 133).

Как известно из трудов Мальпиги (M. Malpighi, 1675), при прорастании зерновки первым из зачаточных корней трогается в рост главный корешок, из которого развивается главный корень. По мере роста последний углубляется в почву и ветвится, образуя боковые корни (рис. 134). В результате формируется система главного корня. Все боковые корни этой системы морфологически или биологически связаны с главным корнем.

Вслед за главным корнем из зачатков на стебельке зародыша развиваются по очереди 3—6 зародышевых придаточных корней. Эти корни растут и тоже ветвятся, образуя боковые корни.

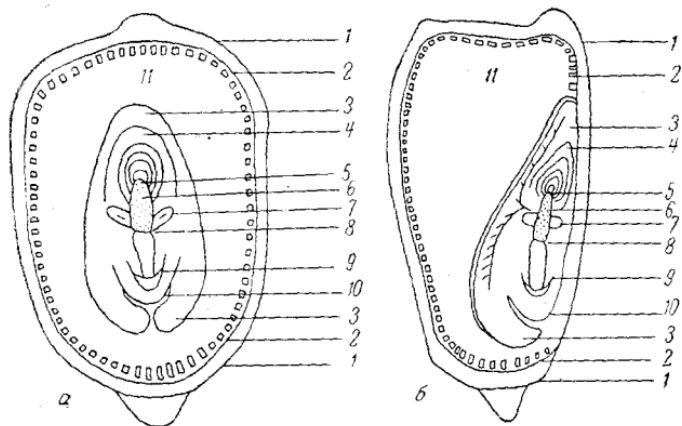


Рис. 133. Зерновка кукурузы при продольном разрезе в брюшной (а) и в спинно-брюшной плоскости (б) с рисунков Т. А. Киссельбаха.

1 — оболочки, 2 — алейроновый слой, 3 — щиток, 4 — колеоптиле, 5 — почка зародыша с верхушкой стебля и листьями, 6 — первое междоузлие, 7 — зародышевые придаточные корни, 8 — узел щитка, 9 — главный корень, 10 — колеориза, 11 — эндосперм.

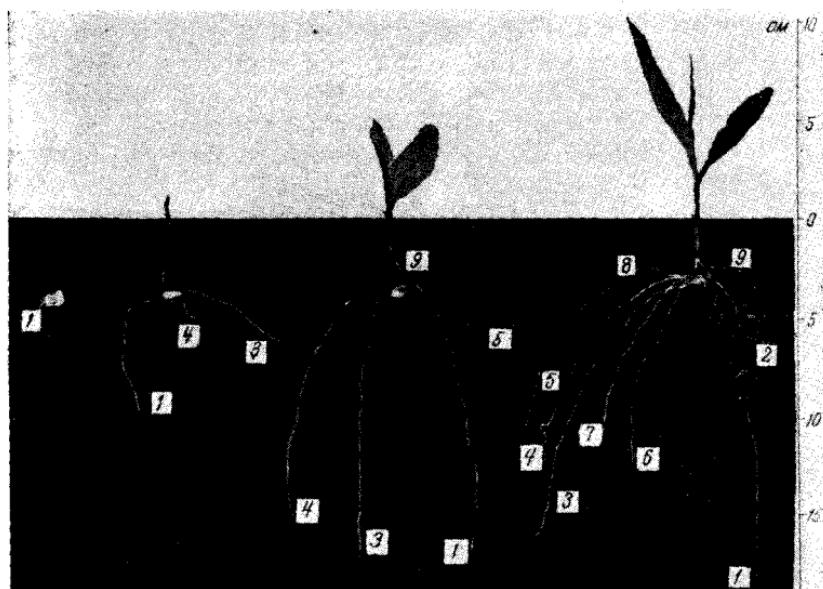


Рис. 134. Формирование зародышевой корневой системы у кукурузы.

1 — главный корень, 2 — его боковые корни, 3—7 — зародышевые придаточные корни, 8 — их боковые корни, 9 — первый узловый придаточный корень.

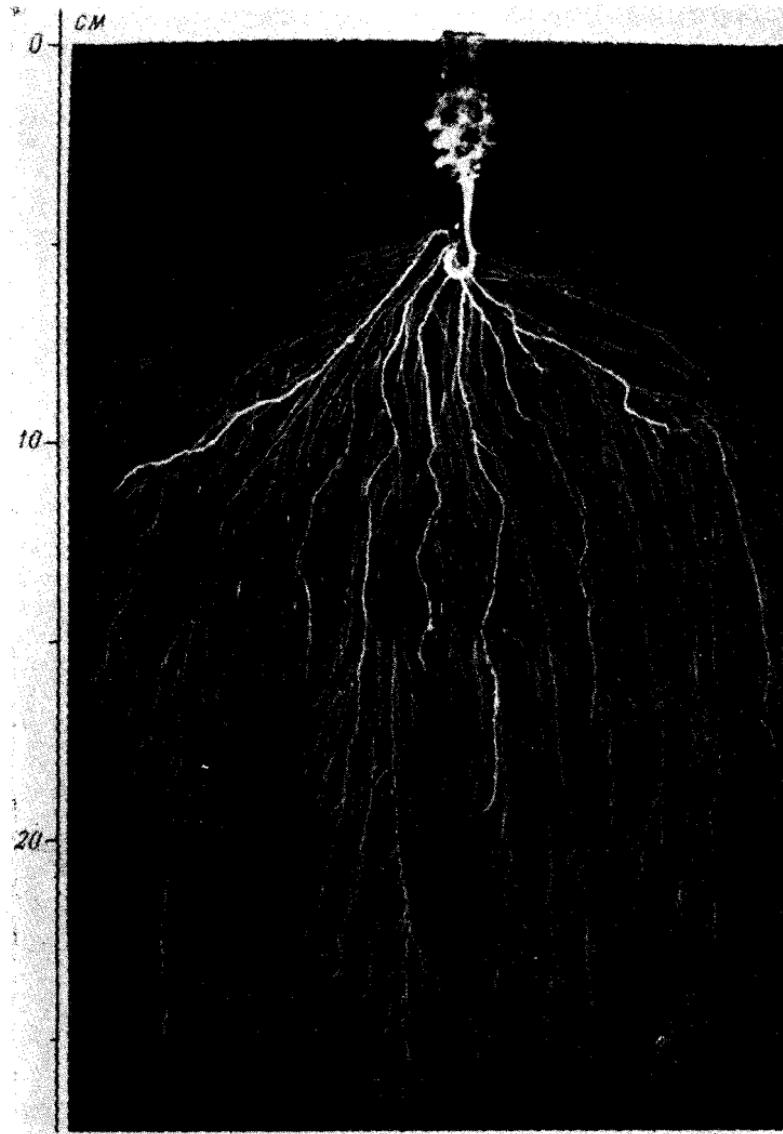


Рис. 135. Часть зародышевой корневой системы кукурузы в фазе 12 листьев (30 июня 1956 г.).

В результате ветвления образуется система отдельного зародышевого придаточного корня.

Таким образом, формируется первичная (зародышевая) корневая система, объединяющая в себе все корни, развившиеся как из зародышевых зерновок зародыша зерновки, так и в результате роста и последующего их ветвления (рис. 135).

Но следует отметить, что подобным образом, типичным для других однолетних злаков, зародышевая корневая система формируется лишь у сортов группы зубовидной кукурузы (Стерлинг, Харьковская 23, Днепропетровская и др.), которым обычно свойственна позднеспелость. Растения сортов группы кремнистой кукурузы (Белоярское пшено, Грушевская местная, Дакотская, Воронежская 76, Воронежская 80 и др.), отличающиеся раннеспелостью, обычно не имеют зародышевых придаточных корней (рис. 136).

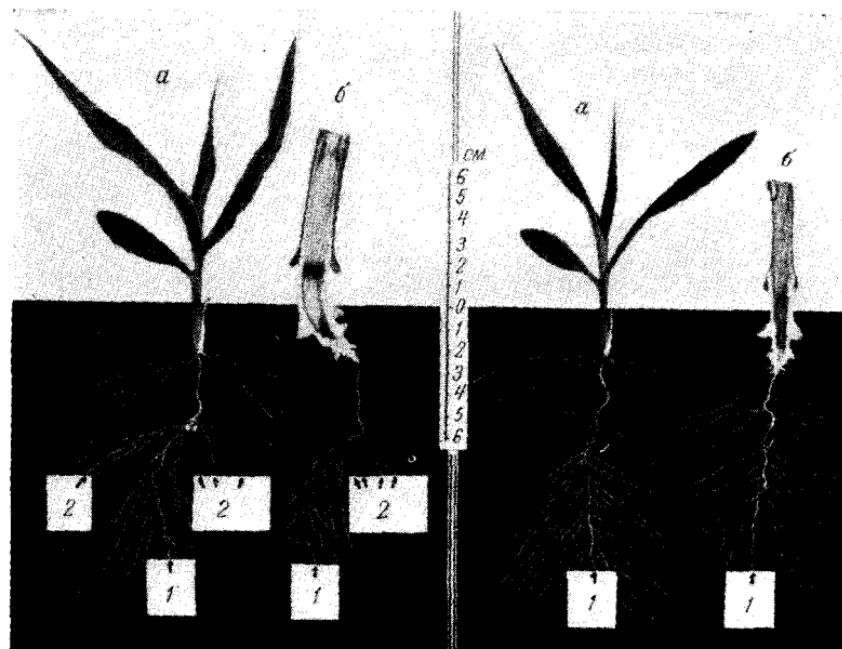


Рис. 136. Особенности зародышевых корневых систем у зубовидной кукурузы сорта Стерлинг (слева) и кремнистой сорта Белоярое пшено.
а — в фазе 4-го листа, б — стебель в продольном разрезе в фазе выметывания;
1 — главный корень, 2 — зародышевые придаточные корни.

ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ ГЛАВНЫХ КОРНЕЙ У ЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ И НЕЗАСУХОУСТОЙЧИВЫХ МНОГОЛЕТНИХ ЗЛАКОВ

Вегетационные периоды 1955 и 1956 гг. были необычными для Ленинградской области. Холодная засушливая весна оказала свое влияние на все сельскохозяйственные культуры. Высеванные многолетние травы вели себя по-разному. Недостаток влаги в почве вызвал сильное угнетение и значительную гибель тимофеевки луговой и овсяницы луговой. В тех же условиях райграс высокий и костер безостый чувствовали себя превосходно. Бобовые (клевер красный и люцерна посевная) в меньшей степени пострадали от засухи, так как с момента прорастания их главный корень быстро углубляется в почву, одновременно формируя боковые корни. В результате потребность растения в воде обеспечивается корнями, проникающими в более глубокие (неиссущенные) почвенные горизонты. У злаков корни и корневые системы формируются иначе, чем у бобовых.

Изучение корней тех и других растений помогло выявить ряд особенностей засухоустойчивых культур.

Наиболее чувствительна к засухе тимофеевка луговая (рис. 137). При измерении длина ее главного корня оказалась не более 2,5 см, и хотя те зерновки, которые были заделаны в почву приблизительно на 2 см, дали всходы, но их главные корни углубились лишь на 3,0—4,5 см (от поверхности почвы). Не могли спасти растения от гибели и их боковые корни, а тем более узловые, так как последние развились на глубине около 1 см (рис. 137), где, естественно, недостаток доступной для корней растений влаги наступает раньше. Кстати, отметим, что формирование короткого главного корня — биологическая особенность тимофеевки. Даже в благоприятных условиях (рис. 138, справа) главный корень достигает всего 4,7 см длины.

Иная картина наблюдалась у райграса высокого. У этого засухоустойчивого злака даже в условиях иссущенной почвы главный корень быстро углубляется на 12—13 см (т. е. в горизонт увлажненной почвы) и продолжает расти в глубину и ветвиться (рис. 138, слева).

Таким образом, сравнение тимофеевки луговой и райграса высокого показало, что у засухоустойчивого райграса высокого главный корень значительно быстрее и глубже проникает в почву, чем у незасухоустойчивой тимофеевки луговой.

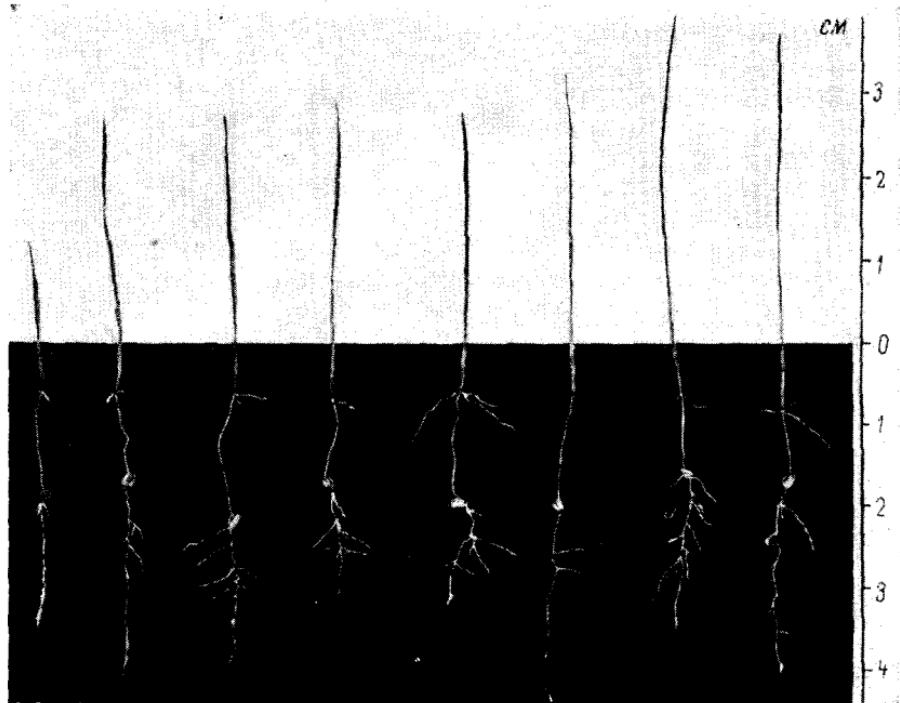


Рис. 137. Растения тимофеевки луговой в фазе 1-го листа.

ДИНАМИКА КОРНЕЙ ПЕРВИЧНОЙ (ЗАРОДЫШЕВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ В ТЕЧЕНИЕ ВЕГЕТАЦИИ ЗЛАКА

Прежде чем говорить о росте корней зародышевой системы, необходимо выяснить вопрос о длительности жизни этих корней, так как этот вопрос является спорным. Свыше 100 лет в учебниках, монографиях и энциклопедиях бытует утверждение о том, что главный корень злака из зародыша зерновки или вовсе не развивается, или если и развивается, то вскоре отмирает. Приведем некоторые типичные мнения ученых.

Одни из них (M. J. Schleiden, 1846; Н. М. Верзилин, 1953 и др.) считают, что главный корешок зародыша у злаков «или вовсе не развивается, или вскоре отмирает». Другие (О. Шмейль, 1916; Ф. М. Куперман, Ф. А. Дворянкин и др., 1955

и др.) признают начальный рост главного корня при прорастании зерновки злака, но соглашаются с первыми в отношении раннего его отмирания. Третий (БСЭ, т. 22, 1953) считают, что главный корень у однодольных (в том числе и у злаков) или очень рано отмирает, или недоразвивается. По представлениям четвертой группы ученых у злаков главный корень рано отмирает и заменяется обыкновенно недолговечными зародышевыми придаточными корнями, на смену которым из стебля постоянно образуются все новые и новые корни (E. Strasburger и др., 1894). Наконец, пятая группа (Ф. М. Куперман, 1950; Л. И. Курсанов и др., 1966 и др.) придерживаются мнения, что первичные зародышевые корни злаков не отмирают.

В литературе нет фактических данных, подтверждающих приведенные выше точки зрения, так как, очевидно, трудно объяснить биологически «неразвитие или быстрое отмирание первого (главного) корня», ведущее к уменьшению жизнеспо-

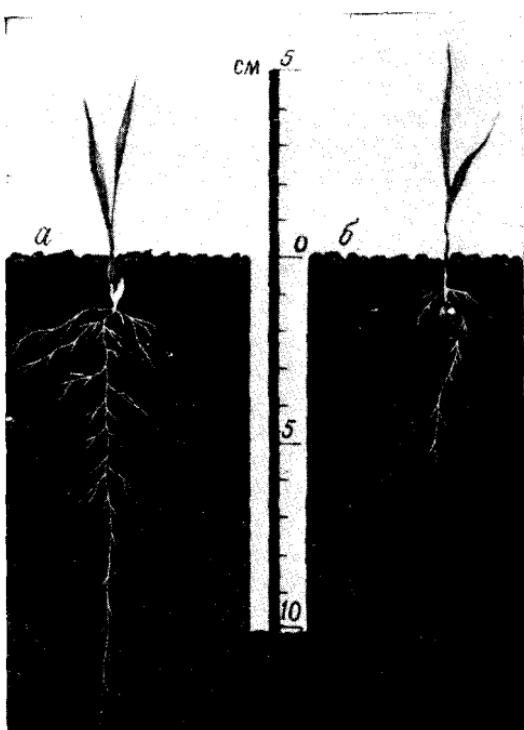


Рис. 138. Длина главных корней у незасухоустойчивых и засухоустойчивых многолетних злаков в фазе 2-го листа.

a — растение райграса высокого, *б* — растение тимофеевки луговой.

собности злака. Ведь речь идет об основном вегетативном органе — главном корне, который первым вступает в рост при прорастании зародыша зерновки. Еще К. А. Тимирязев (1948, т. I) писал, что распространенность какого-нибудь органа или свойства прямо наводит на мысль, что они имеют какое-нибудь полезное значение для обладающего ими организма.

Согласно учению Ч. Дарвина и К. А. Тимирязева, скорее можно было бы предположить обязательное развитие зародышевого корня, частично (а у многолетних злаков и ряда групп кукурузы и др.— целиком) обеспечивающего своей физиологической деятельностью нормальные всходы.

В действительности так оно и оказалось. В. Г. Ротмистров, изучая развитие ряда однолетних злаков, в 1907 г. нашел, что зародышевые корни существуют в течение всего вегетационного периода. Позднее ряд исследователей (И. В. Красовская, 1925; Л. И. Казакевич, 1925; А. П. Модестов, 1932 и др.) подтвердили, что зародышевые корни сохраняют свою жизнедеятельность до конца вегетации.

Рассмотренные точки зрения некоторых авторов говорят об отсутствии единого представления о продолжительности жизни корней, входящих в зародышевую корневую систему.

Данные наших исследований позволяют ответить на эти вопросы. При изучении биологии ржи озимой в 1955 г. были получены новые данные, показывающие, что зародышевые корни продолжают жить и функционировать и у перезимовавших растений (1956). Даже у злака с погибшим главным побегом зародышевые корни продолжают функционировать, хотя морфологически (начиная с зародыша) связаны с главным побегом.

Рассмотрим подробнее вопрос о зародышевых корнях злака с погибшим главным побегом.

Рост корней первичной (зародышевой) корневой системы кукурузы и овса в течение вегетации. Наши данные (1958 и 1958б) вопреки распространенным представлениям о крайне кратковременной жизни главного корня показали, что зародышевые (а также и узловые) корни, образованные главным побегом, не отмирают вместе с его надземной частью, а продолжают жить и функционировать наряду с узловыми придаточными корнями, постепенно формирующими на боковом побеге кукурузы (см. рис. 69).

Кроме фотографии зародышевых корней у растения кукурузы в первой половине вегетации, приводим также фотографию (см. рис. 70) овса, убранного зерно.

Из имеющихся данных можно сделать вывод, что корни зародышевой системы злаков живут и функционируют не только на нормально развивающемся растении, но и в случае отмирания надземной части его главного побега.

Здесь уместно напомнить высказывание Инге и Лумиса (F. D. Inge and W. E. Loomis, 1937) о том, что вскоре после появления всходов у кукурузы наблюдается отмирание эпикотиля (зародышевого стебелька), а с ним вместе и зародышевых корней.

Однако достаточно проследить за формированием кукурузы (рис. 134), чтобы убедиться в необоснованности такого утверждения. Нетрудно понять, что в подобном случае неминуема гибель молодого растения, так как в это время развивается лишь первый узловый корень, длина которого составляет около 3 см. Конечно же, такой зачаточный корень не способен обеспечить жизнь побега кукурузы в фазе 3-го листа. По рис. 134 легко убедиться также в том, что надземную часть кукурузы ожидала бы гибель вследствие потери устойчивой опоры в почве, если бы действительно отмирали эпикотиль и зародышевые корни кукурузы.

В течение вегетации зародышевые корни кукурузы продолжают расти, ветвиться, функционировать. Из данных табл. 22 видно, что в составе зародышевой корневой системы кукурузы господствуют боковые корни 2-го порядка ветвления: по числу корней они занимают 68% всех боковых ответвлений, а по длине 72% (81 из 112 м).

Таблица 22

Характеристика корней зародышевой системы кукурузы сорта Миннесота 13 экстра в конце вегетации 1956 г.

(высота растения 165 см; высота цилиндрического почвенного монолита 35 см, его диаметр 30 см)

Наименование корней	Число корней	Длина корней (м)
Главный корень	1	0,2
Первичные (зародышевые) придаточные корни	6	1,0
Боковые главного и первичных (зародышевых) придаточных корней	11 204	112,0
В том числе: 1-го порядка ветвления	626	19,0
2-го » » »	7 653	81,0
3-го » » »	2 940	12,0

Динамика корней первичной (зародышевой) корневой системы овса приводится по данным 1957 г. (табл. 23 и 25). Исследовать на участке корни растений в 1956 г. в почве на глубину до 50 см нам не позволял подпахотный слой тяжелой глины с валунами, начинающийся с глубины 18—20 см от поверхности почвы. В этот слой невозможно было даже загнать металлический цилиндр. Поэтому под посевы 1957 г. выбрали делянки, пахотный слой которых в предыдущую весну был искусственно углублен в 3 раза. Почва участка дерново-карбонатно-глееватая, выщелоченная, среднесуглинистая, почти нейтральная (рН солевой вытяжки 6,5—6,9).

Таблица 23

Характеристика надземной части растений овса по фазам развития растений (1957 г.)

Дата взятия пробы	Фаза развития растения
23/V	Начало фазы 2-го листа (видимая часть пластинки второго листа равняется 4 см)
2/VI	Кущение (растение состоит из главного и двух боковых побегов. На главном побеге пластинка шестого листа 10,5 см. У 1-го бокового побега растет третий лист, у 2-го — второй лист)
17/VII	Выметывание (выметывание метелки главным побегом)
14/VIII	Восковая спелость (растение состоит из главного и двух боковых побегов. Урожай зерна получен с главного — 1,94 г — и первого бокового — 1,16 г — побегов)

Зерновки овса были высеяны 10 мая на глубину 3 см. Всходы появились 16 мая. Пробы (монолиты) почвы с корнями брались металлическими цилиндрами (диаметр 30 см, высота 50 см) по фазам вегетации. Почва от корней отмывалась по методике, изложенной в главе VII (стр. 199).

Влажность почвы по горизонтам определялась в день посева (10 мая) по обычно принятой методике, а также в дни взятия монолитов с корнями растений (табл. 24).

Данные табл. 24 показывают, что снижение влажности поверхностного 2-сантиметрового слоя почвы отмечено 23 мая, а в последующий период (проба 12 июня, в фазу кущения) снижение влажности почвы отмечено до глубины 30 см, но особенно сильное — в поверхностном 10-сантиметровом слое. Наибольшее иссушение почвы наблюдалось в пробах 17 июля и 14 августа (в фазе выметывания и восковой спелости).

Таблица 24
Влажность почвы (в %)

Глубина (см)	10/V	23/V	12/VI	17/VII	14/VIII	29/IX
0—2	21,1	18,5	14,0	5,5	6,9	24,7
4—6	24,0	22,0	19,1	11,1	10,6	25,3
9—10	25,1	23,5	21,5	11,8	11,8	24,7
19—20	25,3	24,9	23,0	11,8	11,6	27,7
29—30	25,6	24,9	23,7	13,1	11,7	17,6
39—40	25,6	25,0	24,1	13,2	11,7	14,7
49—50	26,1	26,0	26,0	13,6	11,7	15,0

Для получения сравнимых данных необходимы типичные растения. Отбор таких растений из 12—15, оказавшихся в пробе, производился после отмычки почвы с их корней. При отборе типичных растений и измерении их корней соблюдалось 3 условия: 1) главный корень в начале фазы 2-го листа должен был иметь в длину 27 см, в последующих фазах — 30 см; 2) отбирались растения с 3 зародышевыми придаточными корнями, а растения с 4 и 2 выбраковывались; общая длина отобранных растений в начале фазы 2-го листа 27 см, а в последующие фазы — 70 см (т. е. средняя длина одного зародышевого придаточного корня равнялась 23—24 см из-за того, что они углубляются не отвесно вниз, а под некоторым углом); 3) на отобранных растениях учитывался и измерялся каждый корень, как бы мал он ни был.

Данные табл. 25 показывают ясную закономерность очередности появления в течение вегетации боковых корней в зародышевой корневой системе.

Кроме того, эти данные говорят о том, что в формировании зародышевой корневой системы наблюдаются 2 противоположных процесса: рост и ветвление корней происходят одновременно с их отмиранием. Последнее обстоятельство вызывается постепенным иссушением почвы, начиная с поверхности ее (табл. 24), а также в результате поражения корней болезнями и вредителями.

Засуха, вероятно, главная причина отмирания корней злаков в течение вегетации. Об этом можно судить по числу боковых корней первого порядка ветвления главного корня. В начале фазы 2-го листа (табл. 25) их было 63, на рис. 139 уже видим начало отмирания тех из них, которые появились первыми

Таблица 25

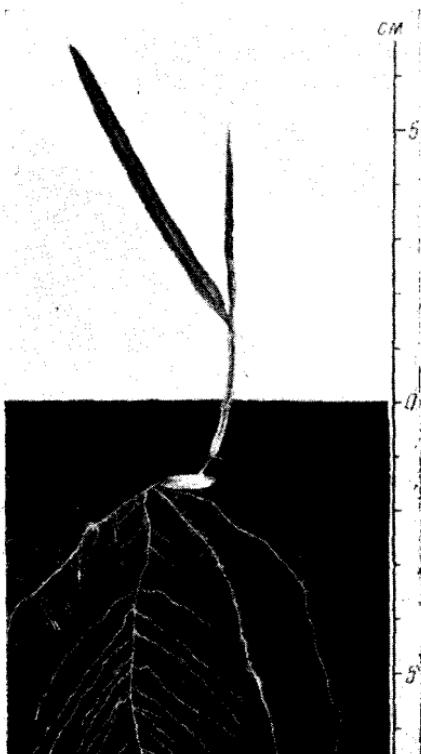
Динамика корней зародышевой системы у одного растения овса посевного по фазам развития (1957 г.)

Наименование корней	Начало фазы второго листа (23/V)		Кущение (12/VI)		Выметывание (17/VII)		Восковая спелость (14/VIII)	
	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
Главный корень . . .	1	0,27	1	0,30	1	0,30	1	0,30
Его боковые (всего)	63	0,92	191	2,22	305	2,90	262	2,57
В том числе:								
1-го порядка ветвления . . .	63	0,92	68	1,80	52	2,01	40	1,77
2-го » . . .	—	—	123	0,42	248	0,88	210	0,78
3-го » . . .	—	—	—	—	5	0,005	12	0,02
Зародышевые придаточные корни . . .	3	0,49	3	0,70	3	0,70	3	0,70
Их боковые (всего) . .	40	0,19	291	3,57	747	7,98	477	3,60
В том числе:								
1-го порядка ветвления . . .	40	0,19	153	3,04	173	4,73	168	2,28
2-го » . . .	—	—	138	0,53	536	3,20	255	1,25
3-го » . . .	—	—	—	—	38	0,05	54	0,07
Всего по зародышевой корневой системе	107	1,87	486	6,79	1056	11,88	743	7,17

(т. е. тех, что ближе к зерновке). Поэтому через 3 недели (12 июня) в фазу кущения число боковых корней 1-го порядка ветвления возросло только на 5 (их стало 68), хотя общая длина увеличилась в 2 раза. В последующий период от фазы к фазе их число уменьшается: 52 (17 июля), 40 (14 августа).

Максимальное число (784) боковых корней 2-го порядка ветвления и максимальная длина (6,74 м) боковых корней 1-го порядка ветвления в зародышевой корневой системе наблюдаются в фазе выметывания (17 июля). Однако несомненным показателем жизнедеятельности систем главного корня и систем первичных (зародышевых) придаточных корней в первую очередь являются боковые корни 3-го порядка ветвления. Их число и длина увеличиваются вместе с ходом созревания урожая (фаза выметывания — восковой спелости).

Рис. 139. Овес посевной в начале фазы 2-го листа (третий зародышевый придаточный корень не начал ветвиться).



С целью большей наглядности приведем в табл. 26 длину боковых корней 1-го и 2-го порядка ветвления в составе первичной (зародышевой) корневой системы.

Как видим из данных табл. 26, средняя длина одного бокового корня 1-го порядка ветвления увеличивается от фазы к фазе, вплоть до уборки урожая (14 августа). Дополнительно укажем, что средняя длина (в см) трех наиболее длинных боковых корней 1-го порядка ветвления изменялась по фазам следующим образом: начало появления 2-го листа — 3,1, кущение — 10,7, выметывание — 12,2, восковая спелость — 15,2, т. е. была больше в 5 раз, в то время как средняя длина всех боковых корней 1-го порядка (табл. 25) увеличилась в 3 раза (с 1,46 до 4,42 см). Этим непрерывным ростом боковых корней 1-го порядка ветвления, так же как и боковыми корнями 3-го порядка ветвления, мы склонны объяснить жизнеспособность главного корня.

Здесь уместно окончательно внести ясность в вопрос об «отмирании» зародышевых корней злаков. Только что рассмотренные наши наблюдения тоже говорят об отмирании части корней, но оно происходит в результате роста корней и жизни растений в целом. Это отмирание корней очень похоже на отмирание первых (нижних) листьев на побеге злака, о чем говорилось в главе V.

Таблица 26

Средняя длина (в см) одного бокового корня 1-го и 2-го порядков ветвления в зародышевой корневой системе овса посевного по фазам развития (1957 г.)

Системы корней	Порядок ветвления корней	Начало фазы второго листа (23/V)	Кущение (12/VI)	Выметывание (17/VII)	Восковая спелость (14/VIII)
Система главного корня	1-й	1,46	2,95	3,86	4,42
	2-й	—	0,34	0,36	0,37
Система зародышевого придаточного корня	1-й	0,48	1,99	2,73	1,36
	2-й	—	0,39	0,60	0,49

Следовательно, процесс отмирания корней в связи с условиями среды нельзя принимать за процесс отмирания главного корня и целиком корней первичной (зародышевой) системы.

Отмирание корней однолетних злаков после уборки урожая.
Учитывая неясность вопроса о длительности жизни корней, проследим за ходом отмирания корней после уборки урожая на зерно у однолетнего злака (табл. 27).

Таблица 27

Характеристика первичной корневой системы после уборки овса на зерно (проба 29/IX 1957 г.)

Наименование корней	Корни, оставшиеся после отмирания (29/IX 1957 г.)		% к данным учета корней 14/VIII 1957 г. (день уборки урожая)	
	число	длина (м)	число	длина
Главный корень	1	0,14	109	47
Его боковые (всего)	66	1,36	25	53
В том числе:				
1-го порядка ветвления	31	1,23	77	70
2-го » » » »	35	0,13	16	17
3-го » » » »	—	—	—	—
Зародышевые придаточные корни	3	0,38	100	54
Их боковые (всего)	64	0,45	14	12
В том числе:				
1-го порядка ветвления	55	0,42	33	18
2-го » » » »	9	0,03	4	2
3-го » » » »	—	—	—	—
Итого по первичной корневой системе	134	2,33	18	33

Данные табл. 27 позволяют сделать вывод о том, что у овса после уборки урожая его на зерно продолжалось отмирание корней первичной (зародышевой) системы, но часть ее (18% по числу корней и 33% от бывшей их длины при уборке урожая) сохраняется до наступления осенних заморозков (29 сентября 1957). Сравнивая соотношение оставшихся боковых корней, можно заметить, что в первую очередь отмирают самые тонкие корни (корни 3-го, а затем 2-го порядка ветвления). При этом наблюдается любопытная закономерность: система главного корня, развиваясь на растении первой, отмирает последней. Спустя 45 дней после уборки овса на зерно в системе главного корня сохранилось 25% боковых корней, длина которых составляет больше половины (53%) бывшей их длины (табл. 27).

В системе первичных (зародышевых) придаточных корней в тех же условиях осталось лишь 14% по числу корней, а их длина уменьшилась еще сильнее (до 12%).

РОСТ ПРИДАТОЧНЫХ КОРНЕЙ И ФОРМИРОВАНИЕ ВТОРИЧНОЙ (УЗЛОВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

ПРИЧИНЫ ОБРАЗОВАНИЯ ВТОРИЧНОЙ (УЗЛОВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

В главе VIII рассмотрен рост зародышевых корней и формирование из них зародышевой корневой системы. Биологической особенностью злаков является рост новых придаточных корней и формирование из них еще вторичной (узловой) корневой системы. Наши наблюдения позволяют считать наиболее вероятной основой этой особенности отсутствие у злаков вторичного роста в толщину как у корней, так и у стеблей.

Предположим, что у злаков развивается только первичная (зародышевая) корневая система. Но как бы ее корни ни ветвились и ни увеличивали общую длину, их деятельность будет ограничена пропускной способностью сосудов ксилемы зародышевого стебелька. Толщина последнего остается постоянной как в фазе всходов (см. рис. 34), так и в течение всей последующей жизни злака (см. рис. 64). Следовательно, увеличение подачи воды из почвы в надземные органы растений для удовлетворения их быстро растущих потребностей возможно только за счетроста скорости водного тока, но последняя, как известно (В. А. Новиков, 1961), имеет невысокие пределы (около 3 см в минуту).

На основании фактических размеров поперечного разреза зародышевого стебелька, представленного на рис. 39, можно измерить площадь центрального цилиндра зародышевого стебелька (около $0,13 \text{ мм}^2$) и площадь всех сосудов ксилемы в нем (около $0,006 \text{ мм}^2$). Эти сосуды при максимальной скорости водного тока (3 см в минуту) смогут пропустить за сутки не более $0,26 \text{ см}^3$ воды.

Для ориентировочного сравнения укажем, что в 1957 г. нормальная суточная потребность в воде для обеспечения среднесуточного прироста надземных органов овса — $0,156 \text{ г}$ сухого вещества — в период с 12 июня (кущение) до 17 июля (фаза выметывания) составила около 47 см^3 .

Вторая важная причина, заставляющая злаки формировать вторичную корневую систему, — это возможность гибели растения в результате поражения вредителями или болезнями стебелька зародышевого побега. По нему проходит единственный путь, связывающий корни зародышевой корневой системы с надземными органами растения.

Третья причина — возможность гибели растения из-за полегания или поломки стебля побега. Без узловых придаточных корней, подпирающих с боков образовавший их стебель, побег был бы неустойчив в вертикальном положении, что особенно опасно в завершающих фазах развития кукурузы и других высокорослых злаков.

Все эти опасности устраняются при формировании у злаков вторичных (узловых) придаточных корней. У овса, например, образуется 24 вторичных (узловых) придаточных корня, каждый из которых служит крупным каналом для подачи воды и питательных веществ из почвы непосредственно в стебли растения, в его узел кущения.

ПРОЦЕСС ФОРМИРОВАНИЯ ВТОРИЧНОЙ (УЗЛОВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ЗЛАКА

Появлением первых придаточных корней у злаков кладется начало формированию вторичной (узловой) корневой системы.

Часто в агрономической литературе встречается утверждение, что придаточные узловые корни, например у овса посевного, закладываются одновременно с появлением на поверхности почвы второго и третьего листа. Между тем появление прида-

точных корней вторичной (узловой) корневой системы, как мы отмечали (1955, 1956), происходит у ряда злаков в более раннем периоде развития растений. У овса сорта Золотой дождь придаточные узловые корни появляются в фазе 1-го листа; то же — у тимофеевки луговой (рис. 140); у кукурузы — в фазе 2-го листа (рис. 134).

Рассмотрим процесс роста вторичных придаточных корней у кукурузы, на примере которой в главе VIII был показан рост зародышевых корней.

В фазе 2-го листа появляется первый вторичный придаточный корень. По мере роста последний углубляется в почву и ветвится, образуя боковые корни. В результате формируется система вторичного (узлового) придаточного корня.

У кукурузы вторичная (узловая) корневая система состоит из придаточных корней, развивающихся из нижней части стебля в зоне подземных и надземных узлов и междуузлий у поверхности почвы (рис. 141), а также из сформировавшихся в результате их роста и последующего ветвления боковых корней. Начиная с фазы 2-го листа (рис. 134), узловая корневая система формируется растением одновременно с зародышевой, и так продолжается до конца вегетации (рис. 141 и 142).

Корни злаков не обладают способностью вторично утолщаться. Однако, по нашим наблюдениям, по мере утолщения стебля растения (рис. 141) они образуют придаточные узловые корни возрастающей толщины (рис. 142). В результате узел кущения принимает форму, похожую на конус вершиной вниз, а корни на нем образуются ярусами.

Рассмотрим подробнее формирование узла кущения и узловой корневой системы кукурузы. В фазу 2-го листа (спустя 2 дня после всходов) появляется вторичный придаточный корень (рис. 134). К 19 июня (через 15 дней после всходов) у кукурузы в фазе 6-го листа начинали появляться узловые корни 2-го яруса (рис. 141). В фазу 12-го листа (30 июля, т. е. на 56-й день после всходов кукурузы) в 5 ярусах узла кущения образовался уже 31 вторичный придаточный корень. К концу вегетации (пробы 11 октября) их количество возросло до 45, а узел кущения насчитывал 8 ярусов. Наименование узлов корней по ярусам узла кущения позволяет лучше понять их значение для кукурузы (табл. 28).

Данные табл. 28 и 29 показывают, что к концу вегетации наибольшее количество боковых корней образовалось на узловых корнях 4-го яруса узла кущения (49,3%).

Рис. 140. Появление двух первых узловых корней у тимофеевки луговой в начале фазы всходов (г. Пушкин, 1955 г.).

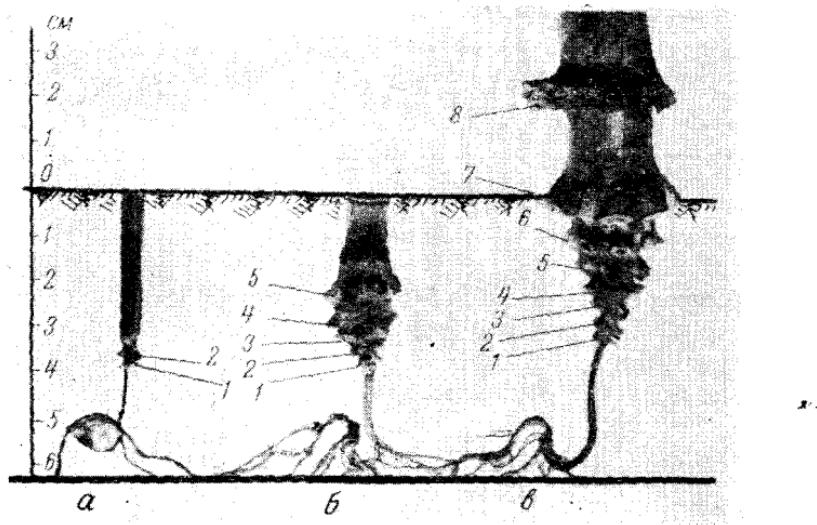


Рис. 141. Образование у кукурузы узла кущения и узловых корней в течение вегетации (узловые корни отрезаны от узлов кущения растений).

а — 19 июня, *б* — 30 июля, *в* — 11 октября; 1—8 — ярусы корней на узле кущения.

Таблица 28

Характеристика вторичных (узловых) придаточных корней кукурузы в конце вегетации — 11/X 1956 г.
 (высота растения 165 см)

Номер яруса корней в узле кущения	Узловые корни			Боковые корни трех порядков ветвления		
	число корней	средний диаметр корня у стебля (м.м.)	средний вес одного воздушно-сухого корня (г.)	число корней	длина (м.)	% к их общей длине
8-й	10	5,30	0,730	Нет	Нет	Нет
7-й	7	5,13	0,410	1 134	17	2,5
6-й	6	4,40	0,230	9 675	108	15,7
5-й	5	3,25	0,130	12 918	169	24,7
4-й	4	2,74	0,062	27 934	341	49,3
3-й	3	1,53	0,042	2 670	44	6,3
2-й	4	1,10	0,038	580	6	0,8
1-й	6	0,70	0,023	720	5	0,7

Таблица 29

Характеристика вторичной корневой системы кукурузы в конце вегетации — 11/X 1956 г.
 (высота цилиндрических монолитов 35 см, диаметр — 30 см, объем — 24 772 см³)

Наименование корней	Число корней	Длина корней (м.)
Узловые придаточные корни	45	11
Их боковые корни (всего)	58 689	690
В том числе: 1-го порядка ветвления	3 659	114
2-го » » 	36 078	503
3-го » » 	18 952	73
Всего	58 734	701

Обращает на себя внимание изменение среднего веса одного воздушно-сухого корня с 0,023 г (1-й ярус) до 0,730 (8-й ярус), т. е. более чем в 30 раз. Но роль корней 8-го яруса в поглощении воды и питательных веществ из почвы незначительна, так как они не начали ветвиться (табл. 28 и рис. 142).

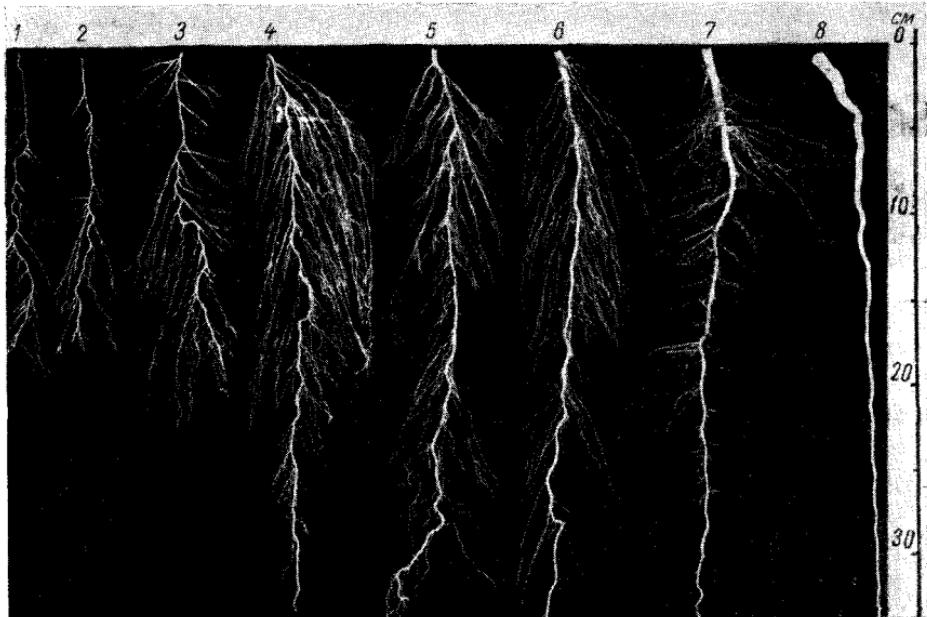


Рис. 142. Часть узловой корневой системы кукурузы в конце вегетации (из 45 корней всей узловой системы на рисунке представлено лишь 8 — по одному корню с каждого яруса узла кущения). Цифрами обозначены ярусы корней на узле кущения.

На этих наших данных легко понять ошибочность взглядов ряда авторов (см. Н. З. Станков, 1964), пытающихся характеризовать биологическую роль корней с помощью их веса. Средний вес одного воздушно-сухого корня 4-го яруса в сравнении со средним весом корня 8-го яруса меньше почти в 12 раз (0,062 г против 0,730). Однако, как отмечено выше, несмотря на свой высокий вес, корни 8-го яруса в жизни растения, очевидно, играют наименьшую роль, уступая корням 4-го яруса.

Стебель кукурузы способен образовывать корни выше поверхности почвы (см. рис. 110 и 141). По мнению некоторых авторов (Р. Ю. Рожевиц, 1937; М. С. Калинин, 1956 и др.), эти воздушные корни служат исключительно для придания большей устойчивости высоким стеблям кукурузы (отсюда и название «опорные» корни).

Между тем нашими исследованиями (1958) доказано, что появление вторичных придаточных корней из стебля выше поверхности почвы есть продолжение естественного процесса формирования этих корней снизу вверх — сначала ярусами на узле кущения стебля в почве (рис. 141), а затем также ярусами — выше ее. Воздушные корни выполняют все свойственные корням функции. На активную способность воздушных корней поглощать из почвы воду и питательные вещества указывают, например, корневые волоски, обильно покрывающие поверхность корня в почве. Дополнительную же опору для устойчивости стебля кукурузы, на наш взгляд, создают узловые придаточные корни уже с 4-го яруса формирования благодаря своему количеству, толщине и расположению в почве (узловые корни 4—6-го ярусов образовались ниже поверхности почвы).

ДИНАМИКА КОРНЕЙ ВТОРИЧНОЙ (УЗЛОВОЙ) КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ ОВСА ПОСЕВНОГО

В главе VIII была рассмотрена динамика корней зародышевой корневой системы овса посевного в течение вегетации 1957 г. По тем же фазам развития растений, в тех же почвенных монолитах (пробах) с корнями, по той же методике мы подсчитали и измерили все корни вторичной корневой системы. В указанную методику внесем одно уточнение. В начале фаз 2-го листа, кущения и выметывания учтены и измерены все фактически развившиеся корни на типичных растениях в соответствующей пробе. В последней фазе — восковой спелости — выбрано растение с 24 узловыми корнями, общая длина которых типична для растения в фазе выметывания (4 м).

Как у кукурузы (рис. 142) и других злаков, так и у овса посевного вторичные (узловые) придаточные корни из стебля узла кущения по мере роста побега тоже появляются ярусами снизу вверх (см. рис. 64). Данные наших исследований роста и ветвления корней вторичной (узловой) корневой системы сведены в табл. 30.

У овса посевного вторичные (узловые) корни появляются в фазе всхода побега. Но и в фазу кущения (согласно данным табл. 30) число и длина узловых корней увеличиваются незначительно (4 и 0,86 м соответственно). Наиболее интенсивный рост узловых корней наблюдается в период между фазами кущения (12 июня) и выметывания (17 июля). Однако максимальное количество всех боковых корней во вторичной корневой си-

стеме оказалось в фазе восковой спелости (2362 корня общей протяженностью 21,25 м).

При рассмотрении динамики корней зародышевой корневой системы уже отмечалось течение двух противоположных процессов: рост корней и одновременное их отмирание. В результате сочетания того и другого процесса в итоге выявляется изменение числа корней и их длины.

Не следует забывать также о ярусности появления узловых корней. В то время как первый узловый придаточный корень давно ветвится, в составе вторичной (узловой) корневой системы есть корни, которые только что начинают развиваться из верхних ярусов узла кущения, и, конечно, им еще далеко до ветвления. Из 24 узловых корней в двух последних фазах — выметывания и восковой спелости (табл. 30) — имели боковые ветвления 1-го порядка — 22 узловых корня; в фазу выметывания 2-й порядок ветвления отмечен у 8 узловых корней, 3-й — у 2 узловых корней; в фазу восковой спелости соответственно у 12 и 3. Это доказывает наличие существенных индивидуальных различий в группе узловых корней. В средних цифрах табл. 30 эти

Таблица 30

Динамика числа и длины корней вторичной (узловой) корневой системы овса посевного по фазам развития растений в 1957 г. под Ленинградом

Наименование корней	Начало фазы второго листа (23/V)		Кущение (12/VII)		Выметывание (17/VII)		Восковая спелость (14/VIII)	
	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
Вторичные узловые корни	2	0,003	4	0,86	24	4,00	24	4,00
Их боковые (всего)	—	—	64	0,30	2161	18,27	2362	21,25
В том числе:								
1-го порядка ветвления	—	—	64	0,30	1344	13,73	1061	16,27
2-го » 	—	—	—	—	809	4,53	1269	4,88
3-го » 	—	—	—	—	3	0,01	32	0,10
Всего во вторичной (узловой) корневой системе	2	0,003	68	1,16	2185	22,27	2386	25,25

особенности затушеваны. Поэтому попытаемся показать в табл. 31 изменения числа и длины боковых корней, развившихся на первом узловом корне овса в течение вегетации (рис. 143).

Для выяснения причин, вызывающих такие изменения, необходимо из данных табл. 30 и 31 определить долю боковых корней, развившихся в системе первого узлового придаточного корня, в составе всех боковых корней, образовавшихся во вторичной (узловой) корневой системе.

Данные табл. 32 показывают, что в фазу кущения ветвление узловых корней лишь началось. Боковые корни представлены только корнями 1-го порядка ветвления, и все они являются разветвлениями первого узлового корня, хотя в это время уже имеется 4 узловых корня.

По мере роста растения одновременно идет не только быстрое появление и рост новых узловых корней, но и их ветвление. В результате (учет в фазу выметывания) доля боковых корней первого узлового корня снижается (по числу корней до 10,5—19,0%, а по длине — до 16,5—11,0%). В фазу восковой спелости

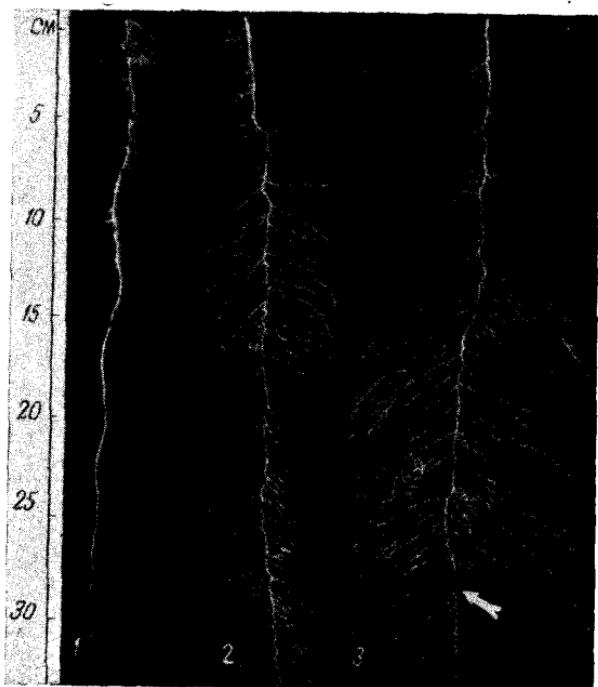


Рис. 143. Изменение числа и длины боковых корней первого узлового корня овса посевного по фазам развития растения (1957 г.).

1 — кущение (12 июня), 2 — выметывание (17 июля), 3 — восковая спелость, стрелкой отмечено место корня, пораженное болезнью.

Таблица 31

Изменение числа и длины боковых корней первого узлового придаточного корня овса посевного по фазам развития растения в 1957 г.

Наименование корней	Начало фазы второго листа (23/V)		Кущение (12/VI)		Выметывание (17/VII)		Восковая спелость (14/VIII)	
	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
Первый из вторичных (узловых) корней . . .	1	0,002	1	0,34	1	0,34	1	0,34
Его боковые (всего)	Нет	Нет	64	0,3	296	2,78	683	6,43
В том числе:								
1-го порядка ветвления . . .	»	»	64	0,3	141	2,28	174	4,03
2-го » . . .	»	»	Нет	Нет	155	0,50	499	2,37
3-го » . . .	»	»	»	»	Нет	Нет	10	0,03

Таблица 32

Доля (в %) боковых корней первого узлового придаточного корня в составе всех боковых корней, образовавшихся во вторичной корневой системе овса посевного по фазам развития в 1957 г.

Порядок ветвления корней	Кущение (12/VI)		Выметывание (17/VII)		Восковая спелость (14/VIII)	
	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
1-й . . .	100	100	10,5	16,5	16,4	24,8
2-й . . .	Нет	Нет	19,0	11,0	39,4	48,5

доля боковых корней первого узлового корня возросла от общей протяженности до 24,8% (длина корней 1-го порядка ветвления) и 48,5% (2-го порядка ветвления).

Почему так сильно увеличилась доля боковых корней первого узлового корня? Дело, вероятно, в том, что, как показали наши многочисленные наблюдения, первый (один или два корня) придаточный корень вторичной корневой системы растет главным образом в глубину. Другие же узловые корни преимущественно растут под большим углом к оси растения, не уходя

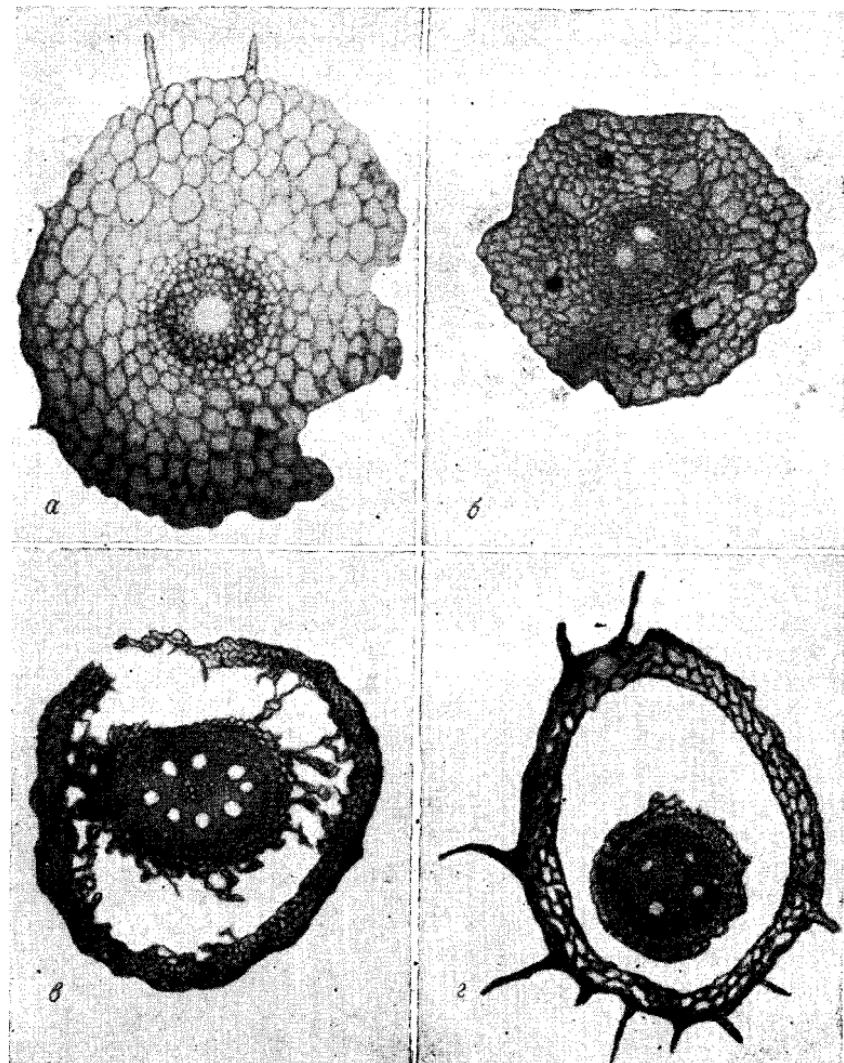


Рис. 144. Поперечные срезы молодых и отмирающих узловых корней тимофеевки луговой.
 а — в первый год жизни ($\times 120$), б — на четвертый год жизни ($\times 120$),
 в, г — пятый и шестой год жизни растения ($\times 75$).

далеко от поверхности почвы. Такое расположение их в почве отражается как на увеличении числа корней, так и на их длине из-за различного влияния наступающего иссушения почвы.

Рис. 143 позволяет убедиться в течении двух процессов, определяющих собой изменение числа и длины корней, а именно в росте корней и их отмирании. Рассмотрим на фотографии лишь две детали.

Согласно данным табл. 31 в фазу выметывания длина боковых корней 1-го порядка ветвления составляла 2,28 м, а в фазу восковой спелости — 4,03 м. Рис. 143 показывает, что это увеличение длины является результатом преобладания процесса роста корней над их отмиранием. В фазу выметывания отмирали те боковые корни, которые ответвлялись на 7-сантиметровом участке узлового корня, расположенного в верхнем горизонте почвы. В фазу восковой спелости отмиранием охвачен уже 12-сантиметровый участок.

Стрелкой отмечен участок первого узлового корня длиной 1,5 см, пораженный болезнью. На этом участке не только уже целиком сброшены все боковые корни, но вот-вот отпадет отрезок (6 см) первого узлового корня со всеми разветвлениями боковых корней.

Небезынтересно отметить, что эти результаты наших наблюдений по существу аналогичны представлениям, к которым пришел А. С. Кащенко (1959). Мы шли путем морфологического анализа корней по фазам развития растений. А. С. Кащенко исследовал сезонную динамику гумусообразования в дерново-подзолистых суглинистых почвах Ленинградской области.

Наша попытка выяснить некоторые изменения в анатомической структуре корней, подвергшихся процессу отмирания (1955), показала общую картину, наблюдавшую на поперечных срезах корней как тимофеевки, так и овсяницы луговой, райграса высокого и других многолетних злаков.

На рис. 144 видно, что внутри многослойной первичной коры имеются увеличенные клетки, образующие кольцо недалеко от центрального цилиндра. Старые корни многолетних злаков с поверхности становятся рыхлыми, а окраска их постепенно изменяется до темно-коричневой. Возможно, что стенки увеличенных клеток первичной коры разрушаются первыми, а по этому слову (рис. 114, б и в) идет сбрасывание части первичной коры. Разумеется, это только примеры фактов, требующие дальнейших исследований. Неясен ход дальнейшего отмирания оставшейся части корня.

РОЛЬ КОРНЕЙ РАЗЛИЧНЫХ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ В ЖИЗНИ ЗЛАКОВ И В СОЗДАНИИ УРОЖАЯ

РОЛЬ КОРНЕЙ В ЖИЗНИ РАЗЛИЧНЫХ ЗЛАКОВ

Можно назвать ряд отечественных исследований, положивших начало выяснению роли корней в жизни злаков (И. В. Красовская, 1925; А. П. Модестов, 1915; В. Г. Ротмистров, 1907; Ю. Ю. Соколовский, 1898 и др.). Но в них обычно корни растений характеризовались весом их сухой массы в определенном объеме или по генетическим горизонтам почвы. Реже делались попытки выяснить роль корней, составляющих первичную или вторичную корневые системы злаков. Как правило, корни исследовались вне связи с биологией надземных органов растения.

Из зарубежных авторов в указанном плане исследований наиболее известны труды Уивера (J. E. Weaver, 1926), Павличенко (T. K. Pavlychenko, 1937) и Дитмера (H. I. Dittmer, 1937).

Необходимо особо остановиться на исследованиях Дитмера (1937), поскольку они широко известны в Советском Союзе. Его результаты подсчета корней и корневых волосков в фазу колошения у озимой ржи, выращенной по одному растению в деревянном ящике размером $30 \times 30 \times 56$ см, не были достаточно полными. Ряд вопросов остался нерешенным. В работе не представлена раздельная характеристика корней первичной

(зародышевой) и вторичной (узловой) корневых систем (кстати, о корнях первичной корневой системы в работе не сказано ни одного слова); кроме того, не представлено ни одной фотографии, иллюстрирующей данные автора.

В труде Уивера (J. E. Weaver, 1926) помещен ряд рисунков, на которых представлен лишь общий вид растения.

Только работы, появившиеся в последние годы, лишены отмеченных недостатков (Х. Коеджиков, 1962, 1966). В исследованиях Коеджикова (1962) есть ряд интересных данных об отношении веса корней к весу надземной части овса, а также характеристика анатомических структур поперечника различных корней, описания отдельных корней первичной корневой системы, развивающейся при выращивании растений в условиях различной влажности почвы.

Еще содержательнее данные его пятилетних исследований (1966), посвященных корням и корневым системам (зародышевой и узловой) у нескольких сортов твердой и мягкой пшеницы. При этом определялись число, длина и вес корней, а также их разветвленность и угол, под которым корни различных ярусов располагаются в почве. Измерения выяснили зависимость этих показателей от разных предшественников и от различной влажности и плодородия почвы. Коеджиковым выявлена твердая пшеница (сорт № 13), у которой наблюдается бесплодие при выращивании ее на стерильной почве, тогда как другие сорта твердой пшеницы не реагировали на отсутствие микроорганизмов в почве.

В заключение с удовлетворением отметим ряд исследований В. А. Корчагиной (1958), Х. В. Пеева (1958), Н. А. Кочергиной (1959), Н. З. Станкова (1964), Г. И. Синицына (1966) и других, в которых дается морфологическая характеристика корней злаков. Эти работы выгодно отличаются и тем, что в них авторы изучали корни одновременно с надземной частью растений. В наших исследованиях непременным условием было детальное изучение морфологии корней с одновременным изучением процесса роста и формирования надземных органов злака.

Кукуруза. Сравним характеристики корней обеих корневых систем у кукурузы в конце вегетации — 11 октября 1956 г. (табл. 33).

Учитывая ход формирования первичной и вторичной корневых систем и сравнивая длину их корней у взрослого растения, можно заметить, что в первые фазы роста и развития кукурузы основную роль в ее питании и обеспечении водой играют корни

Таблица 33

Характеристика корней кукурузы (сорт Миннесота 13 экстра) в конце вегетации (размеры цилиндрических монолитов: высота — 35 см, диаметр — 30 см, объем — 24 772 см³)

Наименование корней	Первичная (зародышевая) корневая система		Вторичная (узловая) корневая система		Всего	
	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
Главный корень	1	0,2	—	—	1	0,2
Первичные (зародышевые) придаточные корни	6	1	—	—	6	1
Вторичные (узловые) придаточные корни	—	—	45	11	45	11
Боковые главного, зародышевых и узловых придаточных корней (всего)	11 204	112	58 689	690	69 893	802
В том числе:						
1-го порядка ветвления	626	19	3 659	114	4 285	133
2-го » » » »	7 658	81	36 078	503	43 736	584
3-го » » »	2 920	12	18 952	73	21 872	85
Всего	11 211	113,2	58 734	701	69 945	814,2

первичной (зародышевой) корневой системы, а в последующие фазы — корни вторичной системы, общая длина которых в 6 раз превышает длину корней первичной корневой системы (701 против 113 м).

Наблюдение за формированием корней кукурузы позволило нам высказать некоторые соображения по вопросам агротехники этой культуры (1958).

Кукуруза различного возраста имеет разнокачественные вторичные (узловые) придаточные корни, сформированные растением ярусами на узле кущения (см. рис. 141 и 142). Корни по этим ярусам различаются по толщине, степени ветвления, протяженности и расположению их в почве. Совершенно очевидна неодинаковая их роль в обеспечении жизнедеятельности растения. Данные опыта, проведенного в 1956 г., показывают, что к концу вегетации наибольшее количество боковых придаточных корней и наибольшая их протяженность наблюдались у ку-

курузы на вторичных придаточных корнях 4-го яруса узла кущения. В сравнении с ним вторичным придаточным корням 5-го, 6-го и особенно 7-го и 8-го ярусов формирования не удалось достичь такого сильного ветвления и развернуть свою деятельность в полную силу, вероятно, из-за короткого лета Ленинградской области. Так, на вторичных придаточных корнях 6-го яруса насчитывалось следующее количество боковых корней: ветвления 1-го порядка — 528, 2-го — 12 762 и 3-го — 14 784. На вторичных придаточных корнях 6-го яруса их соответственно было 900, 8100 и 675. На вторичных придаточных корнях 7-го яруса оказались корни лишь 1-го порядка ветвления. Правда, в сумме их насчитывалось наибольшее количество — 1134, но эти корни в дальнейшем не ветвились. Всё не начали ветвиться вторичные (узловые) придаточные корни 8-го яруса.

В поисках приемов выращивания ранних полноценных всходов кукурузы, а также создания условий, способствующих образованию мощной, наиболее деятельной в течение короткого лета узловой корневой системы, можно воспользоваться выявленными биологическими особенностями кукурузы в связи с глубиной заделки зерновок в почву.

При глубокой заделке зерновок наблюдается следующее отрицательное явление. Молодой побег кукурузы из проросшей зерновки, заделанной глубоко в почву, вынужден терять, кроме излишней энергии, драгоценное время на преодоление толщи почвы до ее поверхности. При нормальных условиях прорастания такие всходы запаздывали, по нашим данным, на 3—5 дней и более, что отражалось на последующем росте кукурузы и в конечном счете при коротком вегетационном периоде приводило к недобору урожая. На легких песчаных почвах мелкая заделка опасна из-за недостатка влаги для прорастания семян кукурузы.

Показателен опыт совхоза «Детскосельский» под Ленинградом. Здесь на временно избыточно увлажненных суглинистых почвах применяли возможно более ранние сроки сева в сочетании с мелкой заделкой зерновок кукурузы в почву и последующим окучиванием растений. Мысль практиков шла по верному пути. Оптимальная для прорастания зерновок кукурузы температура наступит весной раньше в верхних слоях почвы. Заглубленные же посевы в сырьих, медленно прогреваемых почвах в холодную весну дают изреженные всходы вследствие загнивания зерновок или гибели проростков в толще почвы.

Для предотвращения этого можно воспользоваться способностью кукурузы закладывать узел кущения на различной глубине.

бине и формировать при этом неодинаковые вторичные корневые системы. В производственных условиях можно применить 2 способа: первый — увеличение глубины заделки зерновок и второй — окучивание растений, развившихся из мелко заделанных зерновок. Оба способа применимы в увлажненной (лесной) зоне. На супесчаных легких почвах — первый способ, на легких и средних окультуренных суглинках — второй. Опыты показали, что при заделке зерновок кукурузы на различную глубину (от 2 до 10 см) вторичные придаточные корни из их зародышевых стеблей побегов появляются на глубине 1,2—5,5 см. Применение второго способа основано на формировании корней из узла кущения кукурузы ярусами снизу вверх. Этот процесс образования вторичных придаточных корней, начавшийся раньше у всходов из мелко заделанных зерновок, продолжается быстрее после окучивания. И хотя в результате зерновки кукурузы оказываются на равной глубине с зерновками, заделанными при высеве на другом участке сразу на эту же глубину, количество вторичных придаточных корней и дальнейшая жизнедеятельность растений оказываются неодинаковыми.

При окучивании растения в фазу 4 листьев — 11 июня 1956 г. (рис. 145, а) — узел кущения начал формироваться на глубине 4,5 см, а в оставшемся до ее поверхности слое почвы в 7 ярусах

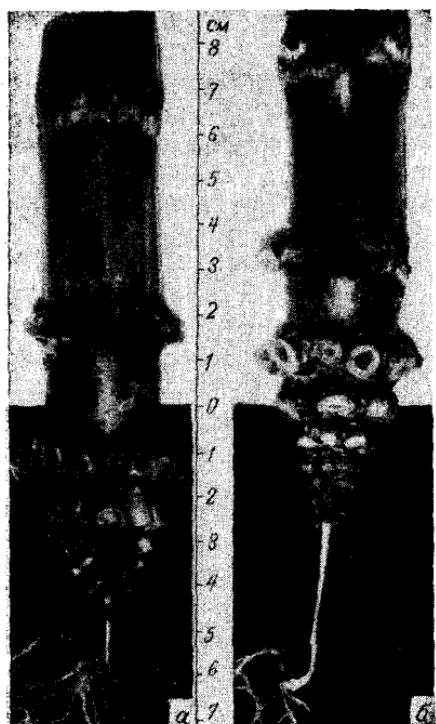


Рис. 145. Формирование узла кущения и узловых придаточных корней у кукурузы в зависимости от глубины заделки зерновок в почву и последующего окучивания растений.
а — зерновки посевы на глубину 2 см, растения окучены, б — на глубину 6 см, растения не окучены.

образовалось 45 вторичных придаточных корней. В то же время из зерновки, заделанной при посеве на 6 см (рис. 145, б) всходы появились на 2 дня позже и 1-й ярус вторичных придаточных корней сформировался на глубине 2,5 см, а в остальном слое почвы уместились лишь 6 ярусов с 29 вторичными придаточными корнями. Семь вторичных придаточных корней 7-го яруса оказались на уровне поверхности почвы. А 10 вторичных придаточных корней, сформировавшихся в 8-м ярусе, были уже над поверхностью почвы и к концу вегетации углубились в нее на 8—33 см, но ни один из них ветвиться не начал.

На быстро уплотняющихся суглинистых почвах окучиванием значительно улучшается водный и воздушный режим почвы, что также способствует росту и деятельности корней. Окучивать молодую кукурузу (до фазы 4 листьев) надо осторожно, не засыпая почвой листья растений.

Окучивание (повторное или в первый раз) кукурузы в фазе 9—10 листьев также предохраняет стебель от полегания и поломки. Одновременно оно ускоряет образование вторичных придаточных корней из стебля выше поверхности почвы и создает условия для более активной их деятельности.

Рожь озимая. Опыты с рожью озимой (1956) позволили выявить другие особенности в формировании корневых систем этого злака. Осенью у ржи озимой образуются главным образом корни первичной корневой системы. Так, в пробах, взятых перед уходом ржи под зиму (31 октября 1955 г.), у большинства растений вторичная корневая система была лишь в начале формирования (рис. 146). Жизнедеятельность растений озимой ржи в этот период почти полностью обеспечивалась через корни первичной (зародышевой) системы. Общее их число к 26 октября достигло 175 при общей длине 334 см. В фазе же 3 листьев (15 октября) насчитывалось 128 корней, а их длина была 137 см.

Исходя из изложенного, можно по-новому объяснить положительное влияние на растения ранневесеннего боронования озимой ржи и подкормки ее удобрениями. Корни первичной (зародышевой) корневой системы при бороновании почти не повреждаются, так как они (при нормальной глубине заделки семян) недосягаемы для зубьев борон; корней же вторичной (узловой) корневой системы в это время у поверхности почвы еще очень мало. Они развиваются позднее, используя питательные вещества весенней подкормки.

Овес посевной. Ясно, что определение числа корней и их длины один раз в течение вегетации растения недостаточно ха-

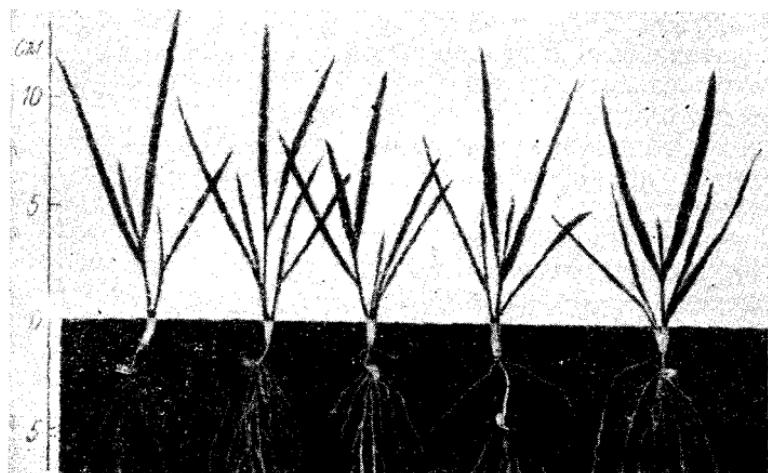


Рис. 146. Растения ржи озимой перед уходом под зиму.

рактеризует роль корней в жизни злака. Необходимо изучить динамику корней. Проследить же изменения в составах корневых систем можно лишь по растениям в пробах, взятых несколько раз в течение их жизни. Только таким путем можно выявить число и длину отдельных корней, участвующих в строении корневой системы.

Подробные исследования пока исключительно трудоемки. Однако необходимость их проведения диктуется не только тем, что подобных данных крайне мало, а главным образом тем, что по мере их накопления можно увереннее применять агроприемы с учетом расположения в почве корней злака.

Выше нами рассмотрены процессы роста и отмирания корней различных систем овса по четырем фазам развития злака.

Данные показывают, что в первых двух фазах (появление второго листа и кущение) преимущество принадлежит первичной (зародышевой) корневой системе; в фазе выметывания доля ее корней составляла 33—35%, а в восковой спелости еще меньше (23—22%). Еще более убедительными будут данные в пользу первичной (зародышевой) корневой системы, если долю боковых корней выразить по порядкам ветвления (табл. 34).

В данных табл. 34 видим, что в двух первых фазах длина боковых корней первичной корневой системы составляет 100—94% от общей длины корней. В фазу выметывания доля (по

Доля (в %) боковых корней первичной (зародышевой) корневой системы в составе всех боковых корней одного растения овса посевного по фазам развития (1957 г.)

Порядок ветвления боковых корней	Начало фазы второго листа (23/V)		Кущение (12/VI)		Выметывание (17/VII)		Восковая спелость (14/VIII)	
	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
			число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)	число корней	длина корней (м)
1-й	100	100	78	94	14	33	22	20
2-й	Нет	Нет	100	100	49	47	27	30
3-й	»	»	Нет	Нет	84	86	67	47

длине) боковых корней 1-го порядка ветвления первичной корневой системы равна 33%, зато корни 2-го порядка ветвления занимают почти половину (47%), а 3-го порядка — 86%. Значит, роль боковых зародышевых корней в течение жизни овса в фазах роста первых листьев побега, его кущения и выметывания очень существенна.

Лишь позднее (в фазу восковой спелости) главную роль начинают играть боковые корни вторичной (узловой) корневой системы.

В табл. 35 сведены данные одновременного подсчета и измерения корней по фазам развития. Заметно нарастание массы корней от фазы к фазе, достигающее максимума в фазу восковой спелости, тогда как максимальное число корней и их длина (табл. 25 и 30) наблюдаются в фазе выметывания. Доля корней (табл. 35) в весе всего растения с 57% (в фазе 2-го листа) быстро снижается и в последние фазы составляет всего 7 и 6% (при этом нужно помнить, что корни учтены в пределах объема пробы). Здесь необходимо также подчеркнуть, что в данных табл. 35 представлен вес не всей подземной части растения, а только корней. Кстати укажем, что вес (в г) в воздушно-сухом состоянии остатков зерновки и стебля (стебелек зародышевого побега и стебель в узле кущения) у растений в фазе 2-го листа составлял 0,021, в фазе кущения — 0,042, выметывания — 0,40 и в фазе восковой спелости — 1,455.

Если за 100% принять вес указанных остатков зерновки и подземную часть стебля одного растения овса, то сумма веса

всех корней по фазам развития составит: 67%, 290, 141, 36%. Из этих данных видно, как существенно можно исказить картину, если учитывать корни вместе с другими подземными частями растения, тем более, когда в вес подземных органов растения включаются все так называемые поживные остатки убранных злаков.

Таблица 35

Динамика веса одного растения овса посевного по фазам развития в 1957 г.
(вес в воздушно-сухом состоянии; размер цилиндрического почвенного монолита: высота — 50 см, диаметр — 30 см)

Показатели	Начало фазы второго листа (23/V)	Кущение (12/VI)	Выметывание (17/VII)	Восковая спелость (14/VIII)	Отмирание (29/IX)
Вес корней первичной (зародышевой) корневой системы (г)	0,0140	0,0894	0,0330	0,0194	—
Вес корней вторичной (узловой) корневой системы (г)	Следы 0,0140	0,0318 0,1212	0,3929 0,4259	0,5036 0,5230	0,1687 *
Вес всех корней (г)					
В % к весу корней в фазу восковой спелости	2,7	23,2	81,5	100,0	32,3
Доля первичной корневой системы в массе всех корней (%)	100	75	8	4	—
Вес надземной части растения (г)	0,0104	0,2420	5,7000	8,0780	—
Общий вес подземной и надземной части растения (г)	0,243	0,3632	6,1260	8,6010	—
Доля корней в весе всего растения (%)	57	34	7	6	—
Динамика веса одного растения (% к максимуму)	0,03	4,2	71,0	100,0	—

Из данных табл. 35 видно, что в фазе кущения вес корней первичной (зародышевой) корневой системы оказался наибольшим (0,0894 г)—общая масса их увеличилась по сравнению с фазой 2-го листа (0,0140 г) в 6,4 раза.

* Осенний остаток корней овса 1957 г. минерализовался почти целиком в течение весны 1958 г. (последняя проба была взята 19/VI 1958 г.).

Таблица 36

Изменение веса корней в составе первичной (зародышевой) корневой системы овса посевного по фазам развития в 1957 г.

Система корней	Фаза развития растений				Отношение веса корней в фазу кущения к весу их в фазу 2-го листа	
	второго листа		кущения			
	г	%	г	%		
Главного корня	0,0066	47	0,0328	37	5,0	
Зародышевых придаточных корней:						
1-го	0,0039	28	0,0280	32	7,2	
2-го	0,0022	16	0,0180	20	8,2	
3-го	0,0013	9	0,0106	11	8,2	

Данные табл. 36 показывают, что система главного корня, которая формируется раньше других, в фазе 2-го листа составляет почти половину веса корней первичной корневой системы (47%). Но постепенно у растения ускоряется формирование систем зародышевых придаточных корней, начиная с первого. В фазу кущения каждый первичный придаточный корень имеет вес, по-прежнему уступающий весу корней системы главного корня, но по темпу нарастания массы уже опережающий систему главного корня (7,2 и 8,2 г против 5,0).

Насколько сложны изменения в составах корневых систем, можно судить по среднему весу одного корня овса посевного по фазам развития злака (табл. 37).

Этот показатель отражает влияние изменения у растения нарастания и ветвления корней, а также влияние их частичного отмирания.

Согласно данным табл. 37 средний вес одного корня зародышевой корневой системы является наибольшим (0,18 мг) в фазу кущения. В последующие фазы средний вес корня быстро уменьшается, так как число корней у растения увеличивается за счет боковых ответвлений 2-го и 3-го порядков (табл. 34).

Подобная закономерность наблюдается также у вторичной корневой системы. Но средний вес одного корня в ней значительно больше (в фазу кущения в 2,6 раза, в фазу выметывания — в 5,6, в фазу восковой спелости — в 8,1 раза) за счет свойственной этим корням большей толщины.

Таблица 37

Средний вес одного воздушно-сухого корня овса посевного по фазам развития растения в 1957 г.

Показатели	Начало фазы второго листа (28/V)	Кущение (12/VI)	Выметывание (17/VII)	Восковая спелость (14/VIII)
<i>Первичная (зародышевая) корневая система</i>				
Число корней (всего)	107,0	486,0	1056,0	743,0
Вес всех корней (мг)	14,0	89,4	33,0	19,4
Средний вес одного корня (мг) . . .	0,13	0,18	0,032	0,026
<i>Вторичная (узловая) корневая система</i>				
Число корней (всего)	2	68,0	2185,0	2386,0
Вес всех корней (мг)	Следы	31,8	392,9	503,6
Средний вес одного корня (мг) . . .	»	0,47	0,18	0,21

Данные табл. 37 вновь показывают, что при сравнении корней по их среднему весу нельзя делать необоснованные выводы. В фазу кущения (табл. 37) в первичной системе средний вес корня составлял только 0,18 мг, в то время как средний вес корня вторичной системы равнялся 0,47 мг. Но разве главную роль в жизни злака играют 68 этих более толстых корней вторичной системы, а не 486 тонких корней первичной системы?

Тимофеевка луговая. Формирование корневых систем у тимофеевки луговой отличается своеобразием. Как уже отмечалось выше (глава IX), у этого злака вторичная корневая система начинает формироваться в фазе первого листа. Дальнейшие наблюдения за ростом и ветвлением корней показали, что вскоре общая длина корней вторичной корневой системы становится равной первичной, к началу же фазы кущения она увеличивается более чем в 20 раз. Первичная (зародышевая) корневая система (рис. 147) в эту фазу состоит из 20 корней (главного, 11 боковых корней 1-го порядка и 8 корней 2-го порядка ветвления) общей длиной 19,9 см, а вторичная (узловая) — из 376 корней (18 узловых придаточных корней и 358 их боковых корней 1-го порядка ветвления) общей длиной 399,1 см.

Необходимо отметить также различия в толщине и строении узловых (вторичных) придаточных корней тимофеевки. Узловые придаточные корни, появившиеся на растении первыми (на рис. 147 они после обрезки с узла кущения расположены справа

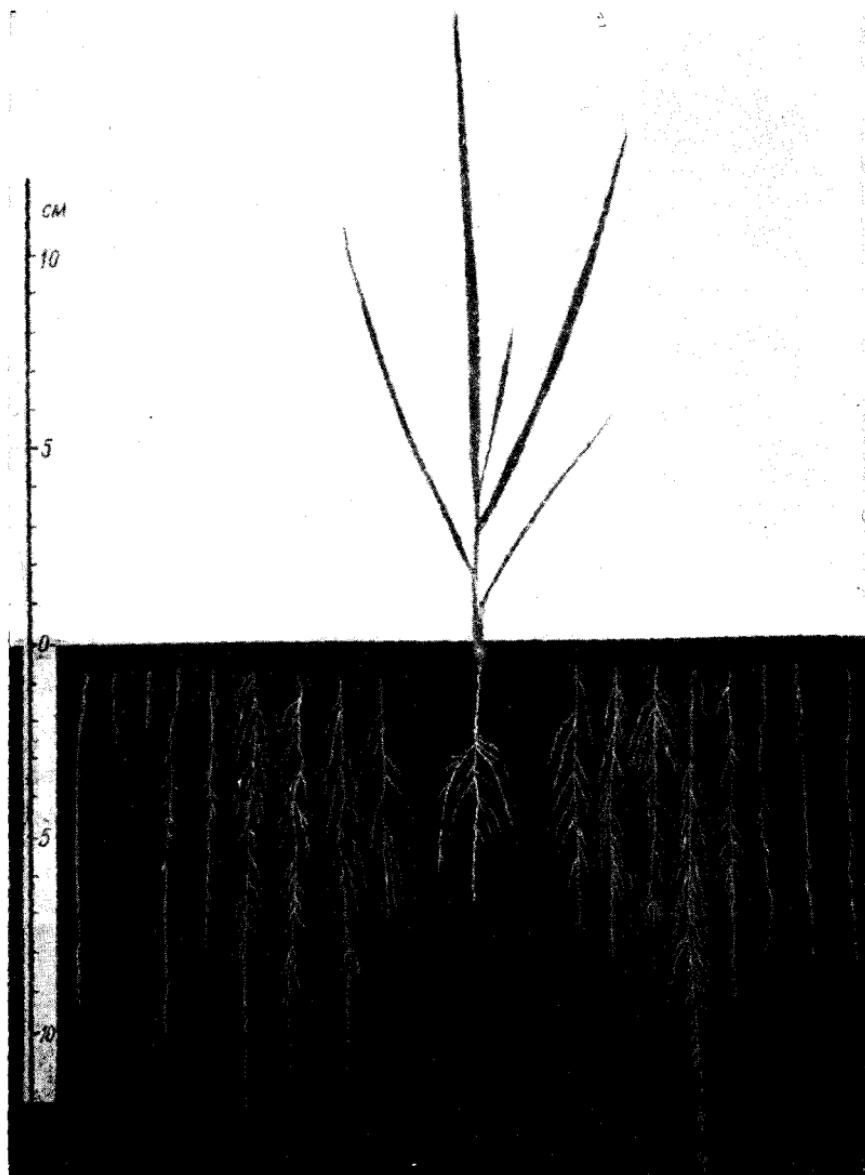


Рис. 147. Растение тимофеевки луговой в начале фазы кущения (узловые корни отрезаны от узла кущения растения и расположены справа и слева).

и слева, ближе к зародышевой корневой системе), имеют средний диаметр 0,23 *мм*, причем их центральный цилиндр занимает около 0,1 *мм*. Узловые же придаточные корни, появившиеся на том же растении в фазе 4—5-го листа, имеют средний диаметр 0,65 *мм*, а центральные цилиндры — 0,23 *мм* (см. рис. 144, *а*).

Обычно в литературе не указывается число вторичных придаточных корней, которое приходится в среднем на один надземный побег злака, а также число порядков ветвления корней.

А каковы эти показатели у многолетних злаков? Для выяснения этого вопроса тимофеевка луговая была высеяна 14 мая 1957 г. В первый год ее жизни 17 октября 1957 г. были выбраны и закартированы типичные растения. Затем их надземная часть была срезана на высоте 5 *см* над почвой с каждого выбранного для опыта растения. Усиленному кущению тимофеевки луговой, как видим из данных табл. 38, способствовало, вероятно, высокое плодородие почвы участка и несколько разреженное размещение растений (ширина между рядами 15 *см*, в рядах около 3 *см*). Во второй год жизни тимофеевки 26 августа 1958 г. были вновь взяты типичные растения, у каждого из которых после отмычки почвы от корней оказалось около 668 вторичных придаточных корней, т. е. в среднем на один побег приходилось по 2,75 корня. Если учесть, что у большинства (из 157) молодых побегов растения своих корней пока не сформировалось (или они в зачаточном состоянии), то можно в расчет брать только генеративные и удлиненные вегетативные побеги (71 и 15). При этом оказывается, что в среднем на один побег приходится почти по 7,8 вторичного придаточного корня.

Не имея возможности сосчитать и измерить все корни у тимофеевки второго года жизни, как это было сделано по другим растениям, представляем данные лишь по системе одного вторичного придаточного корня, по которому можно судить приблизительно о 300 других вторичных придаточных корнях (около 370 вторичных придаточных корней растения или еще не ветвятся, или ветвление только началось).

Как показывают данные табл. 39 и рис. 148, у корней тимофеевки луговой в 4 порядка ветвления. Наибольшее число и наибольшая их длина в конце лета второго года жизни оказались у корней 2-го порядка ветвления (1297 корней длиной 7,60 *м*). Средняя длина бокового корня равна 0,58 *см*, а наибольшая — 2,7 *см* у боковых корней 1-го порядка ветвления.

Небезынтересно сравнить данные табл. 39 и табл. 30. У тимофеевки луговой один вторичный придаточный корень имел

Таблица 38

Число побегов у тимофеевки луговой в первый и второй год ее жизни

Показатели	Первый год (17/X 1957 г.)	Второй год (26/VIII 1958 г.)
Число генеративных побегов	9	71
Число удлиненных вегетативных побегов	Нет	15
Число остальных побегов	81	157
Всего	90	243

Таблица 39

Характеристика системы одного вторичного (узлового) придаточного корня тимофеевки луговой во второй год ее жизни (26/VIII 1958 г.)

Наименование корней	Число корней	Длина корней (м)	Средняя длина одного бокового корня (см)
Вторичный (узловой) придаточный корень	1	0,19	—
Его боковые корни (всего)	2032	11,76	0,58
В том числе:			
1-го порядка ветвления	98	2,65	2,70
2-го » » » »	1297	7,60	0,59
3-го » » » »	586	1,40	0,24
4-го » » » »	51	0,11	0,22
Всего	2033	11,95	0,58

длину боковых ответвлений 11,76 м, что составляет больше половины (55 %) длины боковых корней всех 24 вторичных придаточных корней овса посевного (21,25 м). Еще ярче это преимущество тимофеевки луговой перед овсом посевным выражается при сравнении числа боковых корней (2032 и 2362 м) — 86 %.

Райграс высокий. Райграс высокий — многолетний злак, который хорошо переносит засуху. Листья его хорошо отрастают после стравливания или скашивания. Опыты с райграсом проводились в г. Пушкине Ленинградской области и в г. Кропоткине Краснодарского края. Учитывая особенности весны 1956 г. под

Ленинградом, зерновки райграса высокого были высеваны 30 мая на глубину 2,0—2,5 см (I опыт) во влажный слой и на 1,0—1,5 см в сухой слой почвы (II опыт). Этого оказалось достаточно для получения разновременных всходов. Зерновки, заделанные во влажную почву, дали всходы 10 июня, а всходы зерновок из слоя сухой почвы запоздали на 35 дней (всходы 15 июля). При этом следует отметить, что почва с поверхности была настолько иссушена, что и после выпадения 8 июня осадков (15 мм) мелко заделанные зерновки не проросли. Зерновки не проросли и по-

сле незначительных осадков (в сумме 12,6 мм), отмеченных в период с 9 июня по 6 июля. Не способствовали прорастанию смян и росту трав в июне также высокие температуры воздуха (среднемесячная температура 17,6°, в том числе в I декаде 17,9°, а во II — 18°).

В результате сложившихся погодных условий влажность почвы с посевами трав во второй половине июня в слое 0—2 см была около 4%, в слое 2—10 см — 10% и в слое 10—20 см — 11,8%.

Только выпавшие 7 июля осадки (28 мм) и последующее снижение среднесуточной температуры воздуха до 16,0—11,4° оказали действенное

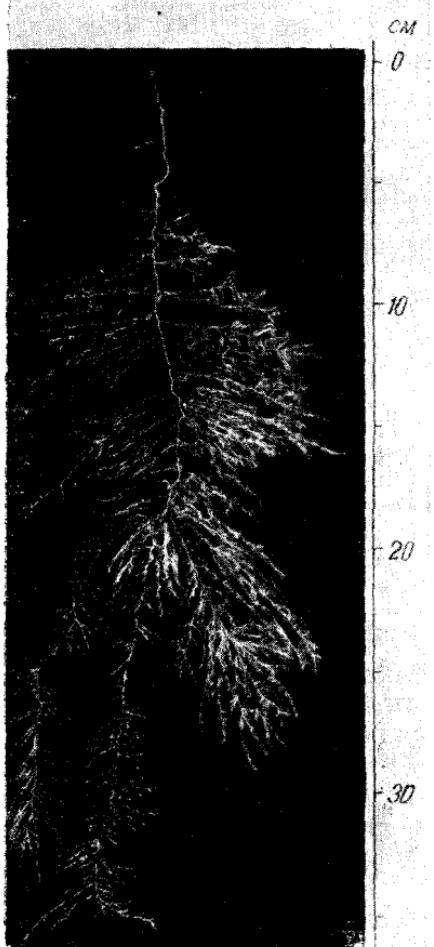


Рис. 148. Ветвление узлового прида-
точного корня тимофеевки луговой
на второй год жизни (26 августа
1958 г., г. Пушкин).

влияние. Зерновки райграса, заделанные при посеве в сухую почву, наконец, проросли, и 15 июля появились их всходы.

В обоих опытах часть растений срезалась в фазе второго листа. Надземная часть срезалась на уровне поверхности почвы. Остальные растения продолжали расти (контроль).

После всходов растения в опытах вновь оказались в резко различных условиях. Теперь под засуху попали растения I опыта, взошедшие 10 июня. В результате подземная часть срезанных растений оказалась почти не способной к росту побегов и корней. Контрольные (несрезанные) растения тоже страдали от недостатка влаги, но рост и развитие надземной части, да и то главным образом на корнях зародышевой корневой системы (табл. 40) продолжались, хотя и замедленно.

Как показывают данные табл. 40, растения II опыта оказались в более благоприятных условиях. Этому способствовали частые осадки (за 24 дня опыта отмечено 17 дней с осадками) и снижение температуры воздуха (средняя температура за период опыта была 13°), хотя влажность почвы не достигла оптимальных размеров. Влажность начала возрастать с 17 июля по разным слоям почвы до глубины 20 см от поверхности и достигла 12—14%; 27 июля она еще более увеличилась, в особенности в поверхностных слоях, а именно: в слое 0—2 см влажность почвы была 20,5%, 2—10 см — 18,9% и в слое 10—20 см — 13,5%.

В результате сложившихся природных условий срезанные растения отросли. Кроме того, у всех растений значительно развились корни узловой корневой системы (табл. 40). Вместе с тем и во II опыте вновь наблюдается явное отставание в росте и развитии срезанных растений в сравнении с контролем. Данные табл. 41 показывают, что вес как надземной, так и подземной частей райграса высокого почти одинаков. Рассматривая состав подземной части растения, можно видеть, что более 70% веса подземной части занимают корни вторичной корневой системы. Узловые корни неодинаковы и по длине, и по толщине, и по степени ветвления. Поэтому их средний вес колеблется от 16 до 36%. Но наибольшую по весу долю (37,9%) составляют толстые узловые корни, которые пока еще не разветвились. Как видим, наблюдается та же закономерность, которая отмечалась нами у кукурузы.

Нет надобности здесь характеризовать условия выращивания райграса высокого в г. Кропоткине (на черноземе) и тем более сравнивать составы корневых систем растений в г. Кро-

Влияние срезки листьев на развитие растений райграса высокого

Место выращивания	Вариант опыта	Первичная (зародышевая) корневая система		Вторичная (узловая) корневая система		Длина (см) одного бокового корня по рядкам ветвления	Длина корней (см)
		Боковая пачка (шт)	Длина корней (см)	Боковая пачка (шт)	Длина корней (см)		
Под Ленинградом	Листья срезаны 14/VI 1956 г.	23	—	Нет	29	26	0,52
г. Кролоткин Краснодарского края	Контроль	23	10,5	3	546	634	7,15

Заделка зерновок на глубину 2,5 см (I опыт)

Под Ленинградом	Листья срезаны 14/VI 1956 г.	23	—	Нет	29	26	0,52	Нет	1	0,4	Нет	Нет
г. Кролоткин Краснодарского края	Листья срезаны 19/IV 1956 г.	28	4,0	Нет	61	83	1,26	0,25	82	81,0	0,62	»

Заделка зерновок на глубину 1,0—1,5 см (II опыт)

Под Ленинградом	Листья срезаны 20/VII 1956 г.	24	11,7	2	70	70	1,03	0,22	Нет	75	71,0	0,45	Нет
г. Кролоткин Краснодарского края	Контроль	24	20,7	5	296	273	2,30	0,57	0,25	569	864,0	1,58	0,19

Таблица 41

Вес типичного контрольного растения райграса высокого
в воздушно-сухом состоянии

(II опыт, учет 8/VIII 1956 г., размер цилиндрической почвенной пробы:
длина—20 см, диаметр—20 см)

Часть растения	Вес	
	мг	% от веса всего расте- ния
Надземная (главный побег с пятью боковыми) . . .	110,2	50,6
Подземная часть	107,6	49,4
Всего . . .	217,8	100,0
Корни зародышевой корневой системы	18,5	17,2
Остатки зерновки со стебельком до узла кущения	0,3	0,3
Узел кущения	12,8	11,9
Корни вторичной корневой системы (15 узловых корней)	76,0	70,6
Всего . . .	107,6	100,0

Таблица 42

Состав вторичной (узловой) корневой системы

Узловые корни	Число корней	Вес		Средний вес одного корня	
		мг	%	мг	%
Тонкие, но сильно разветвившиеся	2	9,0	11,8	4,5	19
Средней толщины, тоже сильно разветвив- шиеся	3	21,0	27,7	7,0	30
Средней толщины, но в начале ветвления	2	17,2	22,6	8,6	36
Толстые, но еще не начавшие ветвиться	8	28,8	37,9	3,6	15
Всего	15	76,0	100,0	5,07	100

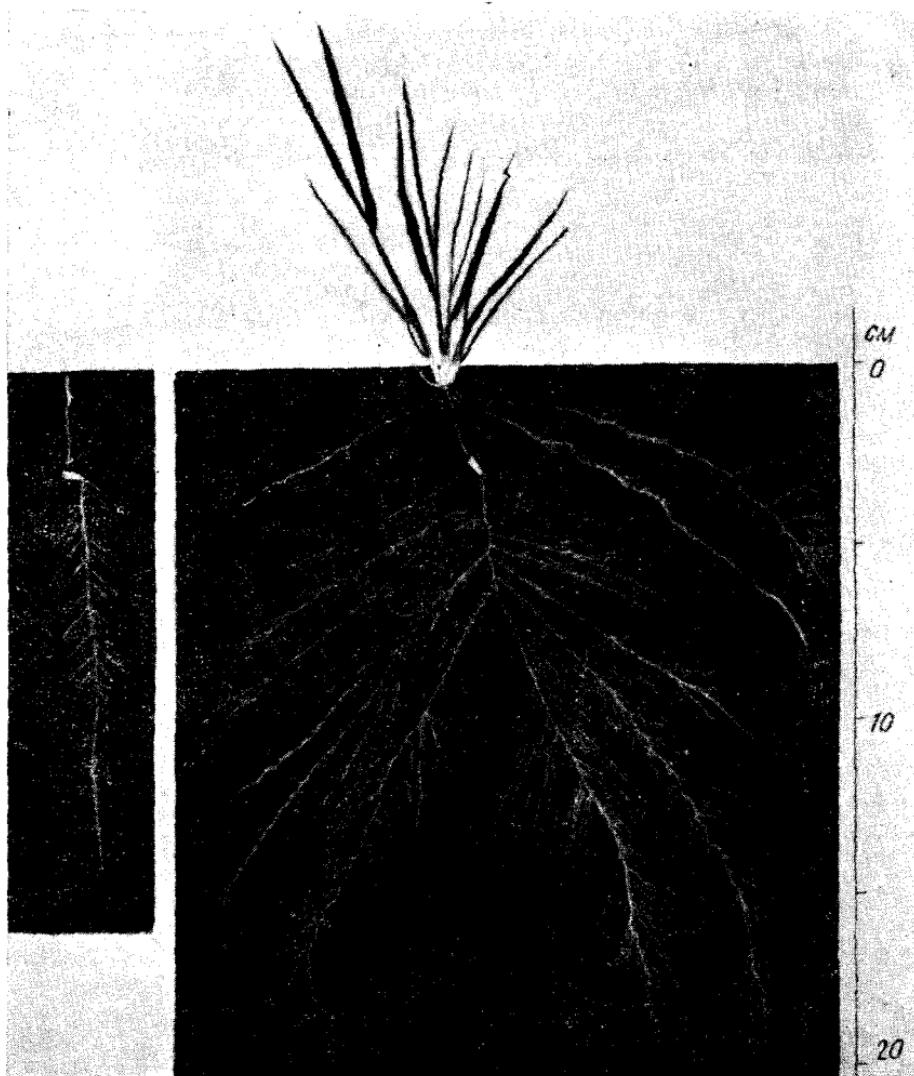


Рис. 149. Растения райграса высокого, выращенные в г. Пушкине.
Слева — растение, у которого листья были срезаны в фазе 2-го листа; справа — контрольное растение.

поткине и под Ленинградом в г. Пушкине. Дело в том, как указывалось выше, что на рост райграса высокого в г. Пушкине, кроме удаления листьев, сильное влияние оказала засуха (табл. 40, опыт I, рис. 149 и 150).

Опыт в г. Кропоткине, как показывают данные табл. 42, позволяет сделать вывод, что можно изучать корни одних и тех же видов и сортов злаков, выращивая их по одной методике в различных почвенно-климатических зонах. Поэтому, на наш взгляд, Программу исследований (1966) не следует ограничивать полевыми культурами, а включить в нее изучение видов и сортов многолетних трав для сенокосов и пастбищ. Но эти исследования должны вестись одновременно до надземным и подземным органам растения.

КОРНИ КАК ПРИЗНАК ПРИ СЕЛЕКЦИИ ЗЛАКОВ

Вопрос селекции растений по корням не является новым. Однако мы вновь касаемся его, чтобы изложить свою точку зрения.

В главе VII был описан наш новый метод исследования растений путем доращивания их после отмычки корней. Растения, высаженные в почву после отмычки их корней, продолжают расти и развиваться. Следовательно, открывается новая возможность не только осматривать корни злаков, но и доращивать растения, отобранные по корням. В главе VIII рассмотрены особенности системы главного корня у засухоустойчивых и незасухоустойчивых многолетних злаков. Было отмечено, что тимофеевка луговая незасухоустойчива потому, что у нее развивается короткий главный корень. Между тем, у тимофеевки луговой (сорт Ленинградская 204) встречаются экземпляры, у которых главные корни имеют различную длину. Может быть, из подобных растений, обладающих морфологически различными корнями, селекционеры выведут новые засухоустойчивые сорта злаков, применив отмывку их корней и последующее доращивание отобранных растений.

Вполне вероятно ожидать наступления в ближайшие годы такого положения, когда селекция новых сортов будет немыслима без оценки корней и корневых систем злаков как одного из основных признаков у исходного материала и у полученного потомства. К такому же выводу пришла в своих исследованиях Н. А. Кочергина (1959).

РОЛЬ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ В ФОРМИРОВАНИИ УРОЖАЯ ПШЕНИЦЫ ЯРОВОЙ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ

В результате исследований Н. А. Кочергиной было установлено, что изучение корневой системы пшеницы необходимо проводить с обязательным расчленением ее на зародышевую и узловую системы. Только в этом случае улавливаются особенности различных сортов, учитывается влияние погодных условий по годам и выявляется их роль в формировании урожая.

С первых фаз роста растения более мощная корневая система развивается у тех сортов, которые формировались в условиях недостатка влаги. Так, сорт Гордеиформе 10, происходящий из засушливых районов, формирует уже в ранние фазы значительно более мощную корневую систему, чем другие сорта (табл. 43).

Интенсивность роста корней в течение индивидуального развития растений неодинакова. Наиболее интенсивный рост зародышевых корней наблюдается в период кущения — выхода в трубку.

Интенсивность роста узловых корней зависит от сорта и условий года. Так, в 1957 г. у сортов Гордеиформе 10, Мильтурум 321 и Цезиум 111 наибольший прирост узловых корней был в период колошения — молочной спелости. В том же году у сортов Сибирка 1818 и Диамант наибольший прирост узловых корней наблюдался в период выхода в трубку — колошения. В 1958 г. период наибольшего прироста узловых корней несколько сдвинулся на более раннюю фазу. У сортов Сибирка 1818 и Мильтурум 321 самый большой рост корней наблюдался в период кущения — выхода в трубку, а у сортов Диамант, Цезиум 111 и Гордеиформе 10 позднее — в период выхода в трубку — колошения. У сорта Гордеиформе 10 прирост зародышевой корневой системы идет только до конца фазы выхода в трубку. В дальнейшем зародышевая корневая система даже уменьшается за счет отмирания части корней. У остальных сортов зародышевая корневая система растет более продолжительный период, почти до созревания зерна.

Прирост узловых корней у всех сортов, за исключением сорта Сибирка 1818, идет до фазы полной спелости. У сорта Сибирка 1818, как у наиболее скороспелого, прирост узловых корней заканчивается раньше — к фазе молочной спелости. В основном такая же закономерность роста корней наблюдается и на супесчаной почве.

Длина (в м) корней зародышевой и узловой корневых систем всех порядков и ярусов у растений различных сортов пшеницы яровой на почвах разного механического состава (г. Пушкин, 1958 г.)

Сорт	Зародышевая корневая система в различные фазы развития			Узловая корневая система в различные фазы развития		
	Бесхвостая	Многохвостая	Бесхвостая	Многохвостая	Бесхвостая	Многохвостая
<i>Тяжелосуглинистая почва</i>						
Сибирка 1818	0,45 2,02 0,30 2,11	14,76 10,80 11,99 12,44	14,59 16,00 13,67 10,94	0,05 2,35 0,07 0,58	2,78 2,64 2,70 2,70	2,03 1,99 2,32 2,32
Диамант *	0,28 2,54 0,28 2,65	10,57 11,47 11,25 10,40	13,43 11,41 11,95 10,40	0,09 0,09 — 0,06	2,42 2,42 2,65 2,12	4,58 3,09 4,03 3,09
Цезиум 111	0,34 3,19	14,79 13,39	13,31 12,61	10,20 1,27	3,28 3,46 3,46 5,28	4,78 4,78
Мильтурум 321	—	—	—	—	—	—
Горденформе 10 **	—	—	—	—	—	—
<i>Супесчаная почва</i>						
Сибирка 1818	0,21 3,75 0,24 3,23	14,96 14,27 12,47 11,87	14,83 12,49 9,75 11,11	—	0,26 3,46 0,12 2,50	6,90 7,48 6,57 4,33
Диамант *	0,17 5,12 0,20 5,23	12,46 11,72 12,26 11,89	14,46 10,52 18,07 12,62	—	0,12 3,00 0,22 2,32	5,04 3,31 3,64 3,31
Цезиум 111	0,28 5,27 0,28 5,27	18,43 12,62 19,44 12,93	—	—	0,23 4,91 6,76 6,31	— 5,32
Мильтурум 321	—	—	—	—	—	—
Горденформе 10 **	—	—	—	—	—	—

* Сорт районирован в основном для северо-западных областей СССР.

** Сорт относится к твердым пшеницам.

Исследования показали, что в 1957—1958 гг., различных по погодным условиям, во все фазы развития растения яровой пшеницы зародышевая корневая система по общей длине корней значительно превосходила узловую. Если суммарную длину корней зародышевой корневой системы в фазу молочной спелости принять за 100%, то узловая корневая система в зависимости от сорта составляет на тяжелосуглинистой почве от 19,1 до 26,0%, а на супесчаной — от 25,2 до 50,4%. Из этого следует, что в Ленинградской области в формировании урожая яровой пшеницы основную роль играют корни зародышевой корневой системы.

Наибольшей мощности достигают корневые системы как на тяжелосуглинистой, так и супесчаной почве у пшеницы сортов Гордеiformе 10, Мильтурум 321 и Сибирке 1818. У указанных сортов на тяжелосуглинистой почве длина корней обеих корневых систем достигает 18,0 м, на супесчаной — 25,75 м, тогда как у сорта Диамант на тяжелосуглинистой почве она составляет 17,0 м, а на супесчаной — 18,44 м. Общая длина корней на супесчаной почве в зависимости от сорта была на 1,45—6,86 м больше, чем на почве тяжелосуглинистой. Таким образом, на почвах, различающихся по механическому составу, объемному весу и другим показателям, мощность корневых систем различна.

Иные условия создаются в зоне недостаточного увлажнения (Саратовская область). В этой зоне высокие урожаи пшеницы обеспечиваются корнями узловой системы. В 1945 г. узловые корни у растений пшеницы развились нормально, и урожай зерна ее составил по 21 ц с 1 га. В 1946 г. засуха не позволила яровой пшенице развить узловые корни и в результате урожай зерна оказался по 6 ц с 1 га (А. М. Бялый, 1965).

Изучение засухоустойчивости сортов хлебных злаков в различные фазы их развития помогает вести успешную борьбу с засухой (Г. В. Заблуда, 1948; И. А. Стефановский, 1950 и др.). Исключить же влияние засухи, создать нормальные условия для роста и развития растений можно, как известно, орошением. В настоящее время для выращивания зерновых культур отводятся значительные площади орошаемых земель. Необходимо настойчиво отрабатывать технологию этого производства, осваивать агротехнику орошаемого земледелия, которая также немыслима без знаний закономерностей и особенностей формирования корней злаков.

ЛИТЕРАТУРА

Директивы XXIII съезда КПСС по пятилетнему плану развития народного хозяйства СССР на 1966—1970 гг. Политиздат, 1966.

А в д о н и н И. С. Подкормка сельскохозяйственных растений. Сельхозгиз, 1960.

А к с е н т ѿ в Б. Н. О росте надземных органов пшеницы. Ботанический журнал, т. 21, № 2, 1936.

А л е к с а н д р о в В. Г. Фотосинтез различных листьев на стебле одного и того же растения. Записки Тифлисского ботанического сада, вып. 3, 1923.

А л е к с а н д р о в В. Г. Морфогенез цветковых растений и перспективы его изучения. В кн.: «Морфогенез растений», изд. МГУ, 1961.

А л е к с а н д р о в В. Г. Анатомия растений. «Высшая школа», 1966.

А л е х и н Н. В. Теория и технология выделения биологически наиболее ценных семян пшеницы и овса. Автореферат диссертации, М., 1963.

А л т у х о в а Л. А. Морфологические изменения точек роста в связи со стадийным развитием и аминокислотный состав пластидных белков яровой пшеницы. Диамант. В кн.: «Морфогенез растений», т. 1, изд. МГУ, 1961.

А н д р е е в Н. Г. Луговодство. «Колос», 1966.

А н д р е е н к о С. С., К у п е р м а н Ф. М. Физиология кукурузы. Изд. МГУ, 1959.

А н т р о п о в а В. И., А н т р о п о в а В. Ф. Рожь. В кн.: «Культурная флора СССР», т. 2, Госиздат, 1936.

А п р е л е в а М. С. Биологические и хозяйствственные пределы глубины заделки семян кукурузы. Записки Харьковского сельскохозяйственного ин-та, т. 11 (48), 1955.

А р ц и х о в с к и й В. М. О «воздушных культурах» растений. Журнал опытной агрономии, т. 12, кн. 1, СПб., 1911.

Б а б и ч А. Г., Г о р д е е в а Т. К., К а м е н е ц - к а я И. В., Л а р и н И. В. Некоторые пути разрешения кормовой проблемы в районе Волгоградского канала. Ботанический журнал, т. 37, № 3, 1962.

Б а л ю р а В. И. Площадь листьев и густота стояния растений. «Кукуруза», № 6, 1960.

Б а л ю р а В. И. Происхождение и эволюция кукурузы. «Кукуруза», № 3, 1961.

Б а л ю р а З. Ф. Происхождение кукурузы и ее ботаническая характеристика. В кн.: «Кукуруза в новых условиях», Сельхозгиз, 1955.

Барулиса Е. И. К вопросу о перезимовке озимой. Изв. агрономического фак-та Саратовского ун-та, вып. 1, 1921.

Барышников В. Г. О закономерностях роста листа злака. Бюлл. Московского об-ва испытателей природы, отдел биологический, т. 54, вып. 3, 1949.

Барышников В. Г. О природе побегов у злаков корневищного и рыхлокустового типа. Сб. статей по вопросам кормопроизводства, Сельхозгиз, 1951.

Бассарская М. А. Качественные изменения в конусе роста растений пшеницы в процессе стадийного развития. Изд. Одесского государственного ун-та, 1956.

Баталин А. Ф. Влияние света на развитие листьев. Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей, т. 2, вып. 1, 1871.

Баталин А. Ф. О влиянии света на образование формы растения. СПб., 1872.

Бекетов А. Н. О морфологических отношениях листовых частей между собой и со стеблем. Журнал министерства народного просвещения, отд. 2, 1858.

Бекетов А. Н. Злаки. Вестник естественных наук, изд. Московского об-ва испытателей природы, т. 5, № 21, 1858а.

Бекетов А. Н. Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? «Натуралист», т. 2, № 14—16, СПб., 1865.

Беляев А. А. Первоначальные стадии в развитии злаков. Изв. Московского сельскохозяйственного ин-та, кн. 2, 1912.

Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. «Наука», 1964.

Благовещенский В. А. К вопросу о соотношениях между появлением отдельных листьев по кривой Сакса. ГИЗ, 1924.

Богданов П. И. Корневая система и урожай яровой пшеницы. «Социалистическое зерновое хозяйство», № 3, Саратов, 1946.

Большая Советская Энциклопедия, т. 8 и 9, 1951; т. 16, 1952; т. 22, 23 и 24, 1953; т. 25, 1954; т. 35, 1955; т. 49, 1957.

Бородин И. П. Краткий учебник ботаники. СПб., 1888.

Бригинец Н. Л. Повышение зимостойкости озимой пшеницы углублением узла кущения. «Социалистическая реконструкция сельского хозяйства», № 7, 1937.

Бригинец Н. Л. Углубление узла кущения озимой и яровой пшеницы методом предпосевной обработки семян. Доклады Всесоюзного совещания по физиологии растений, т. 4, вып. 1, 1946.

Броун Р. Р. Современные проблемы цитологии (механизм роста растительных клеток). Изд-во иностранной литературы, 1955.

Бутенко Р. Г. Культура изолированных тканей и физиология морфогенеза растений. «Наука», 1964.

Буткевич В. В. Приемы и условия улучшения посевного материала. Сельхозгиз, 1959.

Бялый А. М. Водный режим и влагооборот черноземных почв Юго-Востока. Автореферат диссертации, ЛСХИ, 1965.

Ван дер Вин Р., Мейер Г. Свет и рост растений. Сельхозгиз, 1962.

Вареница Е. Т. Глубина заложения узла кущения у сортов озимой пшеницы и ржи как признак зимостойкости. «Селекция и семеноводство», № 1, 1948.

Варминг Е. Основы ботаники. Ч. I, М., 1897.

- Варминг Е. Растение и его жизнь. М., 1904.
- Варминг Е. Растение и его жизнь. М., 1911.
- Вернер Г. Руководство по возделыванию кормовых растений. Спб., 1891.
- Визнер Ю. Биология растений. Спб., 1892.
- Вильямс В. Р. Почвоведение. Земледелие с основами почвоведения. Сельхозгиз, 1949.
- Вильямс В. Р. Собрание сочинений, т. 3, Сельхозгиз, 1949а.
- Вильямс В. Р. Естественно-научные основы луговодства. Собрание сочинений, т. 4, Сельхозгиз, 1949б.
- Владимиров Н. С. Значение эндосперма для развития озимых форм хлебных злаков. Автореферат диссертации, ВИР, 1953.
- Вольф К. Ф. Теория зарождения. Изд. АН СССР, 1950.
- Волынкин А. А. Значение отдельных типов корней яровой пшеницы и условий их развития. Тр. Ин-та физиологии растений, т. 8, вып. 2, 1954.
- Воробьев С. И. Кущение яровой пшеницы. Самара, 1912.
- Воробьев С. И. Об изучении корневых систем злаковых растений. «Сельское хозяйство и лесоводство», т. 251, 1916.
- Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений. Ученые записки Калужского педагогического ин-та, вып. 13, Калуга, 1964.
- Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. Учпедгиз, 1962.
- Гете И. В. Избранные сочинения по естествознанию. Изд. АН СССР, 1957.
- Гладкий М. Ф., Лыхварь Д. Ф. Нижний узел кущения в хлебных злаках и его значение. «Научно-агрономический журнал», № 5—6, 1927.
- Гребинский С. О. Рост растений. Изд. Львовского ун-та, 1961.
- Гриф В. Г. Цитологические изменения в точке роста озимых пшениц во время перезимовывания в полевых условиях. Ученые записки ЛГУ, серия биологическая, вып. 33, № 165, 1953.
- Гуляев В. А. Некоторые данные о развитии верхушечных меристем пшеницы. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 33, вып. 1, 1958.
- Гуляев В. А. Некоторые данные о развитии верхушечных меристем. В кн.: «Морфогенез растений», т. 2, изд. МГУ, 1961.
- Гуляев Г. В. Семеноводство зерновых культур. Пензенское изд-во, 1962.
- Гусев Е. П. Развитие вторичных корней у культурных злаков. «Научно-агрономический журнал», № 7—8, 1926.
- Дарвин Ч. Изменения домашних животных и культурных растений. Сочинения, т. 4, М., 1941.
- Двигубский И. А. Начальные основания ботаники. М., 1805.
- Дейнега В. А. Материал по истории развития листа и заложению в нем сосудистых пучков. Изд. МГУ, 1902.
- Декандоль А. Краткое изложение анатомии растений. МГУ, 1836.
- Демолон А. Рост и развитие культурных растений. Сельхозгиз, 1961.
- Дмитриев А. М. Луговодство с основами луговедения. Сельхозгиз, 1948.
- Добрынин Г. М. К методике изучения биологии корней растений. Ботанический журнал, т. 40, № 5, изд. АН СССР, 1955.
- Добрынин Г. М. Агробиологические особенности корней некоторых злаков в ранних фазах развития растений. Записки ЛСХИ, № 11, 1956.
- Добрынин Г. М. Корни кукурузы и некоторые биологические особенности их. ДАН СССР, т. 119, № 4, 1958.
- Добрынин Г. М. О биологии злаков в фазе всходов и кущения. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 8, изд. МСХ СССР, 1958а.

- Добрынин Г. М. Корни кукурузы и вопросы агротехники. «Кукуруза», № 9, 1958б.
- Добрынин Г. М. О закономерности формирования побега у некоторых злаков. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 9, изд. МСХ СССР, 1959.
- Добрынин Г. М. Есть ли язычки у листьев безлигульных форм пшеницы? «Вестник сельскохозяйственной науки», № 11, изд. МСХ СССР, 1959а.
- Добрынин Г. М. О закономерностях формирования побега у некоторых злаков. ДАН СССР, т. 130, № 1, 1960.
- Добрынин Г. М. Некоторые вопросы биологии злаков. В кн.: «Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства», М., 1960а.
- Добрынин Г. М. О закономерностях формирования побега у некоторых злаков. В кн.: «Морфогенез растений», т. 1, изд. МГУ, 1961.
- Добрынин Г. М. К особенностям формирования листа у злаков. Ботанический журнал, т. 49, № 9, изд. АН СССР, 1964.
- Добрынин Г. М. Методы исследования подземных и надземных органов злаков путем добрачивания их после отмычки корней. В кн.: «Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы», «Наука», 1968.
- Дорохов Л. М. Минеральное питание как фактор повышения продуктивности фотосинтеза и урожая сельскохозяйственных растений. В кн.: «Проблемы фотосинтеза», изд. АН СССР, 1959.
- Дояренко А. Г. Факторы жизни растений. «Колос», 1966.
- Дроздов Н. А. Кукуруза и ее возделывание в Ленинградской области. Лениздат, 1956.
- Духанин К. С. Приборы для исследования корней трав и траво-смесей в севооборотах и методика работы с ними. Доклады ВАСХНИЛ, вып. 7, 1939.
- Егоров М. П. Вопросы развития корневой системы овса. Дневник XII съезда русских естествоиспытателей, 1906.
- Елагин И. Н. Селекционно-семеноводческая работа со скороспелыми гибридами и сортами кукурузы. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 12, изд. МСХ СССР, 1961.
- Ермилов Г. Б. Продуктивность работы листьев кукурузы. В сб.: «Проблемы фотосинтеза», Сельхозгиз, 1959.
- Ерыгин П. С., Алешин Е. П. Биохимические процессы, предшествующие дифференциации конуса нарастания у риса. В кн.: «Морфогенез растений», т. 1, изд. МГУ, 1961.
- Ефейкин А. К. Онтогенез и меристема у покрытосеменных растений. Автореферат диссертации, БИН, 1956.
- Жданова Л. П. О поступлении веществ в семена из листьев разного яруса. Физиология растений, т. 3, вып. 5, 1956.
- Жебрак А. Р. Курс ботаники. Медгиз, 1959.
- Журбинский З. И. Физиологические и агрохимические основы применения удобрений. Изд. АН СССР, 1963.
- Жуков Я. М. О глубине заделки семян. Опыты Безенчукской опытной станции, М., 1908.
- Жуковский А. В. Причины, определяющие заражение яровых культур шведской мухой (*Oscinella frit* L.). «Задача растений», т. 7, № 5—6, 1931.
- Жуковский П. М. Ботаника. Сельхозгиз, 1949.
- Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. «Советская наука», 1950.

Заблуда Г. В. Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловское областное государственное изд-во, 1948.

Заблуда Г. В., Простева М. И. Влияние листьев разных ярусов на рост и развитие растений. ДАН СССР, т. 57, № 7, 1947.

Задонцев А. И. Влияние агротехнических приемов на стойкость озимой пшеницы к неблагоприятным условиям зимовки. Тр. Украинского научно-исследовательского ин-та зернового хозяйства, вып. 4, Киев, 1936.

Задонцев А. И., Бондаренко В. И. О глубине заделки семян озимой пшеницы. «Земледелие», № 8, 1958.

Задонцев А. И., Бондаренко В. И. Зимостойкость и продуктивность разновозрастных побегов озимой пшеницы и ржи в зависимости от условий произрастания сорта. «Агробиология», № 1, 1963.

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений. Изв. Киевского политехнического ин-та, т. 4, кн. 1, 1904.

Зажицкий Ю. А. Динамика побегообразования у многолетних трав и ее зависимость от условий выращивания, использования и возраста. В кн.: «Вопросы сенокосно-пастбищного хозяйства», М., 1960.

Зёдинг Г. Ростовые вещества растений. Изд-во иностранной литературы, 1955.

Зерновые культуры. Сб. статей под ред. акад. П. М. Жуковского. Сельхозгиз, 1954.

Зотова Г. С. Зависимость вторичного укоренения яровой пшеницы от влагообеспеченности зародышевых корней. Рукопись в библ. им. Ленина, 1954.

Иванов А. П. Рожь. Сельхозгиз, 1961.

Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. Изд. 4-е, Сельхозгиз, 1946.

Иванов С. М. К вопросу о взаимодействии листьев и корней у многолетних растений. ДАН СССР, т. 88, № 3, 1953.

Иванова М. Е. Влияние глубины заделки зерна в связи с нагартыванием сошников на развитие и урожай яровой и озимой пшеницы. Бюлл. 81, Ростов-на-Дону, 1916.

Измаильский А. А. «Земледельческая газета», № 8, 1881.

Каден Н. Н. Зерновка как основной тип плода злаков. В кн.: «Морфогенез растений», т. 2, изд. МГУ, 1961.

Казакевич Л. И. Экология корневых систем. Краткий отчет о работе отдела прикладной ботаники за 1924 г. Саратов, 1925.

Калинин М. С. Кукуруза. Сельхозгиз, 1956.

Картузова М. А. Сила начального роста как метод биологической оценки качества семян. «Селекция и семеноводство», № 2, 1953.

Качинский Н. А. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. Тр. Московской областной сельскохозяйственной опытной станции, 1925.

Кащенко А. С. Сезонное изменение в составе гумуса дерново-подзолисто-глееватых почв. Тр. Великолукского сельскохозяйственного ин-та, вып. 1, 1959.

Келлер Б. А. Ботаника. Главные факты и закономерности. Сельхозгиз, 1935.

Кернер А. Жизнь растений. Т. 1, Спб., 1899.

Кириченко Ф. Г. Глубина залегания узла кущения у озимых пшениц. «Агробиология», № 2, 1947.

Киршин И. К. Цикл сезонного развития многолетних злаковых трав на среднем Урале. Уральский научно-исследовательский ин-т сельского хозяйства, Свердловск, 1958.

Киршин И. К. К вопросу об интеркалярном росте листа у злаков. ДАН СССР, т. 142, № 2, 1962.

Киршин И. К., Дайнега Л. В. Об изменении роста листьев злаков под действием гиббереллина в условиях длинного и короткого дня. Ботанический журнал, т. 49, № 10, 1964.

Киршин И. К., Баева Л. В. О значении ауксинов в коррелятивном угнетении побегообразования у злаков. Записки Свердловского отделения Всесоюзного Ботанического об-ва, Свердловск, 1966.

Кожухов И. В. О теоретических основах агротехники кукурузы. «Советская агрономия», № 4, 1947.

Козлова Н. И. Накопление и расходование запасных углеводов у сенокосно-пастбищных растений в связи с различными сроками и частотой их использования. Записки ЛСХИ, т. 98, вып. 4, 1965.

Колосов И. И. Способ определения поглощающей поверхности корней. «Советская агрономия», № 12, 1939.

Колосов И. И. Новый метод определения общей протяженности и среднего диаметра корней. ДАН СССР, т. 33, № 5, 1941.

Колосов И. И. Формирование корня, как органа поглощения в процессе развития растений. ДАН СССР, т. 58, № 6, 1947.

Колосов И. И. Применение изотопа фосфора P^{32} к изучению роли отдельных корней и частей корневой системы в питании растений. Известия АН СССР, серия биологическая, 1954.

Колосов И. И. Изучение поглощения фосфора и распределение его в растениях в целях обоснования приемов внесения удобрений. Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР, т. 8, вып. 2, 1954а.

Колосов И. И., Шалденкова С. Ф. О роли зародышевых и узловых корней в снабжении растений минеральными питательными веществами и водой. ДАН СССР, т. 85, вып. 1, 1952.

Комаров В. Л. Практический курс ботаники. Часть I, Строение растений. Госиздат, 1926.

Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. «Высшая школа», 1959.

Коновалов И. Н. Роль листьев отдельных ярусов в процессах роста и накопления сахара корнями сахарной свеклы. «Советская ботаника», № 6, 1943.

Коновалов Ю. Б. О причинах различной крупности зерен в колосе ячменя и пшеницы. ДАН СССР, т. 149, № 3, 1963.

Корзун В. И. Морфологические особенности кущения озимой ржи. Записки ЛСХИ, 1959.

Корчагина В. А. Влияние температуры на прорастание семян и сроки посева кукурузы в Ленинградской области. Автореферат диссертации, Л., 1958.

Корякина В. Ф. Особенности роста и развития многолетних кормовых растений. «Наука», 1964.

Коссович П. С. Развитие корневой системы в зависимости от температуры почвы. Журнал опытной агрономии, т. 4, кн. 1, 1903.

Костычев П. А. Влияние качества семян на урожай. «Сельское хозяйство и лесоводство», 1877.

Кочергина Н. А. Развитие корневой системы и листового аппарата у сортов яровой пшеницы в зависимости от различных условий выращивания. Автореферат диссертации, Л., 1959.

Кравцова Б. Е. К вопросу о роли надземных вегетативных органов в формировании колоса у яровой пшеницы. В кн.: «Морфогенез растений», т. 1, изд. МГУ, 1961.

Красовская И. В. Физиологическая деятельность зародышевых и узловых корней хлебных злаков. Записки ЛСХИ, т. 2, 1925.

Красовская И. В. К изучению взаимоотношений в развитии надземных частей и корней у ячменя. Записки ЛСХИ, т. 5, вып. 6, 1929.

Красовская И. В. Предельная влажность почвы для развития узловых корней хлебных злаков. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, серия 3, № 8, 1935.

Красовская И. В. Закономерности строения корневой системы хлебных злаков. Ботанический журнал СССР, т. 35, № 4, 1950.

Красовская И. В. Анатомо-морфологические закономерности в ходе заложения и в строении корневой системы хлебных злаков. Ученые записки Саратовского ун-та, т. 35, 1952.

Красовская И. В., Кроткина М. А. Влияние пересадки и сроков посева на развитие надземных частей и корней озимых и яровых злаков. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, серия 3, № 3, 1933.

Красовская И. В., Кумаков В. А. Взаимоотношение главных и боковых побегов яровой пшеницы. Тр. Ин-та физиологии растений им. Тимирязева, т. 7, вып. 2, 1951.

Крашенинников Н. Н. Кущение яровой пшеницы. Тр. Мичуринского плодоовоенного ин-та, т. 8, Мичуринск, 1955.

Крашенинников Н. Н. Начальный период роста яровой пшеницы. Тр. Мичуринского плодоовоенного ин-та, т. 10, Мичуринск, 1960.

Кренке Н. П. Хирургия растений. Изд-во «Новая деревня», М., 1926.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений. М., 1940.

Крокер В. Рост растений. Изд-во иностранной литературы, 1950.

Крокер В., Бартон Л. Физиология семян. Изд-во иностранной литературы, 1955.

Кружилин А. С. Биологические особенности орошаемых культур. Сельхозгиз, 1954.

Кулешов Н. Н. Число листьев как показатель длины вегетационного периода у кукурузы. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 27, вып. 2, 1931.

Кулешов Н. Н. Ботаническое описание кукурузы (*Zea Mays L.*). Ученые записки Харьковского сельскохозяйственного ин-та, т. 11, 1955.

Кулешов Н. Н. Агрономическое семеноведение. Сельхозгиз, 1963.

Кулешов Н. Н. Лабораторная и полевая всхожесть семян сельскохозяйственных растений и ее научно-производственное значение. В кн.: «Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений», «Наука», 1964.

Кулешов Н. Н., Ланцевич Г. О времени остановки прироста стебля хлебных злаков. ДАН СССР, т. 1 (26), № 2, 1951.

Кумаков В. А. Роль листьев разных ярусов в наливе колоса яровой пшеницы. Тр. Гродненского сельскохозяйственного ин-та, вып. 1, Минск, 1954.

Куперман Ф. М. О влиянии удаления различных частей зерновки злаков на рост проростков. ДАН СССР, т. 9, № 8, 1948.

- Куперман Ф. М. Биологические основы культуры пшеницы. М., 1950.
- Куперман Ф. М. Основные этапы развития и роста злаков. Изд. МГУ, 1955.
- Куперман Ф. М. Биологический контроль за развитием и ростом растения кукурузы. «Селекция и семеноводство», № 1, 1956.
- Куперман Ф. М. Современное состояние и очередные задачи морфо-физиологии растений. В кн.: «Морфогенез растений», т. 1, изд. МГУ, 1961.
- Куперман Ф. М. Закономерности индивидуального развития растений в зависимости от условий внешней среды. Изд. МГУ, 1963.
- Куперман Ф. М. [и др.]. Этапы формирования органов плодоношения злаков. Изд. МГУ, 1955.
- Куперман Ф. М., Ржанова Е. И. Биология развития растений. «Высшая школа», 1963.
- Курсанов А. Л., Брюшкова К. Действие ферментов в листьях различных ярусов в связи с их индивидуальным развитием и общим развитием растения. «Биохимия», т. 5, вып. 2, 1940.
- Курсанов Л. И. [и др.]. Ботаника, т. 1, «Просвещение», 1966.
- Ларин И. В. Луговодство и пастбищное хозяйство. «Колос», 1964.
- Ларин И. В. [и др.]. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. 1, Сельхозгиз, 1950.
- Лебедев П. В. Морфогенез луговых злаков и условия внешней среды. Автореферат диссертации, Пермь, 1966.
- Лебедев П. В. [и др.]. Морфогенез побегов луговых злаков и условия внешней среды. Записки Свердловского отделения Всесоюзного ботанического об-ва, Свердловск, 1966.
- Леманн Е., Айхеле Ф. Физиология прорастания семян злаков. Сельхозгиз, 1936.
- Лизандр А. А., Бровцина В. А. Физиологическая роль стеблевых листьев риса в формировании и созревании зерновок. «Физиология растений», т. 2, вып. 3, 1964.
- Лихтенштадт В. О. Гете. Борьба за реалистическое мировоззрение. Госиздат, 1920.
- Лобов М. Ф. Об управлении глубиной залегания узла кущения у яровой и озимой пшеницы. «Социалистическое зерновое хозяйство», № 4, 1939.
- Луценко А. М. Хозяйственные и биологические свойства гибридов и сортов кукурузы. «Кукуруза», № 12, 1958.
- Лысенко Т. Д. Агробиология. Сельхозгиз, 1948.
- Львов А. С. Фиксация корневой системы растения в ненарушенном ее состоянии. «Почвоведение», № 6, 1947.
- Любименко В. Н. Влияние света различной напряженности на накопление сухого вещества и хлорофилла у светолюбивых и теплолюбивых растений. Спб., 1909.
- Любименко В. Н. Биология растений. Ч. 1, Госиздат, 1924.
- Любименко В. Н. О значении листовых влагалищ злаков как ассимилирующих органов в процессе фотосинтеза и накопления сухого вещества. Тр. Украинского ин-та по прикладной ботанике, т. 1, Харьков, 1930.
- Ляубе. О глубине заделки семян озимой пшеницы и влиянии ее на вымерзание. «Хозяйство», № 33, 1912.
- Майсурян Н. А. Биологические основы сортирования семян по удельному весу. Тр. ТСХА, вып. 37, 1932.

- Майсурян Н. А. [и др.]. Растениеводство. «Колос», 1965.
- Майсурян Н. А., Троицкий А. Н. Зерновые злаки. Сельхозгиз, 1933.
- Максимов Н. А. Краткий курс физиологии растений. М., 1958.
- Максимович М. Основания ботаники. Ч. 1, М., 1828.
- Манохина Л. А., Ларин И. В., Акимцева З. С. Влияние лиманного орошения на луговую, пустынную и степную растительность лимана Утиного. В сб.: «Природа и кормовые особенности растительности лиманов Волго-Уральского междуречья», изд. АН СССР, 1956.
- Мартынова М. Ф. Развитие соцветий кукурузы в зависимости от их месторасположения на стебле и длины дня. Ботанический журнал, т. 47, 1962.
- Медведев П. Ф. К вопросу о питании злаков зародышевыми корнями. Тр. Ставропольской агрономической станции, вып. 2, Ставрополь, 1927.
- Медведев Г. М., Ругузов А. М., Сибилев А. И. К вопросу о влиянии кущения яровой пшеницы на урожай зерна. «Социалистическое растениеводство», № 8, 1933.
- Метелев В. Я., Хуан Венъ-у. Масса корней сельскохозяйственных культур на темноцветных почвах падин в полупустыне Волго-Уральского междуречья. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 11, 1958.
- Методы селекции зимостойких пшениц. Сельхозиздат, 1962.
- Модестов А. П. Метрические различия корневых систем у разных форм культурных полевых растений. Тр. селекционной станции при Московском СХИ, вып. 1, сообщение 4, 1915.
- Модестов А. П. Правда о корнях. Сельхозгиз, 1932.
- Модилевский Я. С. [и др.]. Цитоэмбриология основных хлебных злаков. Изд. АН УССР, Киев, 1958.
- Мордвинкина А. И. Овес. В кн.: «Культурная флора СССР», т. 2, Госиздат, 1936.
- Мосолов И. В., Панова А. В. Влияние стеблевых листьев пшеницы на урожай и белковость зерна в зависимости от сорта. ДАН СССР, т. 87, № 1, 1953.
- Мосолов И. В., Панова А. В. К вопросу о роли первичных и вторичных корней в питании кукурузы. ДАН СССР, т. 121, № 2, 1958.
- Мосолов В. П., Скворцов И. М., Чижевский М. Г. Агротехника полевых культур. Сельхозгиз, 1946.
- Научные вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела. Киев, 1962.
- Нейман М. Н. Зерно и хлеб. Снабтехиздат, 1935.
- Никитина Е. В. Динамика побегообразования и пластических веществ у дикорастущих кормовых растений при различных сроках и формах использования их на лугах и пастбищах. Ботанический журнал, № 1, 1940.
- Ничипорович А. А. Фотосинтез и вопросы повышения урожайности растений. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 2, 1966.
- Новацкий А. Руководство к возделыванию важнейших хлебных злаков. Изд. Девриена, Спб., 1889.
- Новацкий А. Возделывание хлебов. Сельхозгиз, 1930.
- Новиков В. А. Физиология растений. Сельхозгиз, 1961.
- Новиков В. А., Барменков Я. П. Анатомо-физиологические особенности семян волжского костра и их роль в прорастании. «Проблемы мясного скотоводства», вып. 3, Москва—Самара, 1933.
- Носатовский А. И. Пшеница. «Колос», 1965.
- Овеснов А. М. Морфология и экология прорастания семян дикорастущих злаков. Пермь, 1965.

- Овчаров К. Е. Витамины растений. «Колос», 1964.
- Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г. Разнокачественность семян и продуктивность растений. «Колос», 1966.
- Опарин А. И. Ферменты в жизненном цикле растений. Сборник, посвященный 30-летию Великой Октябрьской социалистической революции, т. 2, 1947.
- Ордина Н. А. Об особенностях разрастания основной меристемы в молодых междуузлиях пшеницы. ДАН СССР, т. 79, 1951.
- Ордина Н. А. О методике изучения меристематической деятельности. ДАН СССР, т. 89, № 4, 1952.
- Ордина Н. А. Интеркалярная меристема и ее роль в онтогенезе пшеницы. Рукопись в библиотеке им. Ленина, 1953.
- Павлов А. Н., Смирнов А. М. Выращивание в стерильных условиях зародышей кукурузы без щитков и из недозрелых семян. «Физиология растений», т. 2, вып. 2, 1966.
- Пашков Г. Д. О морфологической природе корневого влагалища злаков. Ботанический журнал, т. 36, № 6, 1951.
- Пеев Х. В. Динамика нарастания и формирования корневой системы кукурузы. Изв. Московской сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева, № 5 (24). Сельхозгиз, 1958.
- Перитурин Ф. Т. Залегание узла кущения у злаков. Изв. Московского сельскохозяйственного ин-та, кн. 2, 1912.
- Подгорный П. И. Растениеводство. Сельхозгиз, 1963.
- Полухина И. Н. Сравнительно-анатомическое изучение вегетативных органов пшеницы и ржи в их онтогенезе. Рукопись в библиотеке им. Ленина, 1954.
- Полухина И. Н. Об отверстии в колеоптиле проростков пшеницы и ржи. ДАН СССР, т. 116, № 4, 1957.
- Понятовская В. М. Корневые системы важнейших кормовых злаков и бобовых Калининградской области. Тр. Ботанического ин-та, серия 3, геоботаника, вып. 10, 1956.
- Понятовская В. М., Трутон А. Подземные органы травянистых злаков. Ботанический журнал, № 8, изд. АН СССР, 1958.
- Попов Г. И. Изменения кукурузного растения. «Агробиология», № 3, 1957.
- Попова Г. М. Частная селекция полевых культур. Сельхозгиз, 1951.
- Портянко В. Ф. К вопросу о природе и биологической роли колеоптиля кукурузы. Ботанический журнал, т. 46, № 3, 1961.
- Прикладов Н. В. Новое представление о силе роста семян. В сб.: «Научные вопросы семеноводства, семеноведения и контрольно-семенного дела», Киев, 1962.
- Программа исследований по изучению корневого питания растений и условий жизнедеятельности корневой системы полевых культур. ВИУА, М., 1966.
- Прозорова М. М. Формирование куста ежи сборной в 1-й год жизни. Ученые записки Ярославского педагогического ин-та, естествознание, вып. 31 (41), 1957.
- Прянишников Д. Н. О влиянии влажности почвы на развитие растений. Журнал опытной агрономии, т. 1, Спб., 1900.
- Прянишников Д. Н. Частное земледелие (Растения полевой культуры). Сельхозгиз, 1931.
- Пшеница в СССР. Сельхозгиз, 1957.

- Работников Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. Ботанического ин-та АН СССР, серия 3, вып. 6, 1950.
- Работнова О. Д. Площадь питания, глубина заделки и положение узла кущения яровой пшеницы. Журнал опытной агрономии, т. 15, кн. 5, 1914.
- Радченко С. И. Новое в морфогенезе озимых злаков. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. 6, вып. 2, изд. АН СССР, 1949.
- Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949.
- Раздорский В. Ф. Архитектоника растений. «Советская наука», 1955.
- Разумов В. И. Среда и развитие растений. Сельхозгиз, 1961.
- Ракитин Ю. В. Биологически активные вещества как средство управления жизненными процессами растений. В кн.: «Научные основы защиты урожая», изд. АН СССР, 1963.
- Рассел Э. Почвенные условия и рост растений. Перев. с англ., 4-е изд., М., 1955.
- Ратнер Е. И., Колосов И. И. Корневое питание растений и новые методы его изучения. «Природа», № 10, 1954.
- Реймерс Ф. Э. Взаимосвязь процессов роста и развития в онтогенезе растений. Ботанический журнал, т. 42, № 10, 1957.
- Ржанова Е. И. Биологические основы культуры многолетних злаков. Изд. МГУ, 1957.
- Рожевиц Р. Ю. Злаки. Сельхозгиз, 1937.
- Ромашенков Д. Роль листьев в развитии и урожайности яровой пшеницы. «Советская агрономия», № 3, 1947.
- Ростовцева З. П. Об изменениях в конусе нарастания побега пшеницы, связанных с прохождением световой стадии. Рукопись в библиотеке им. В. И. Ленина, 1954.
- Ростовцева З. П. Верхушечная меристема высших растений. Изд. МГУ, 1963.
- Ростовые вещества и их роль в процессах роста и развития растений. Изд. АН СССР, 1959.
- Ротмистров В. Г. Проект организации опытных полей в России. Одесса, 1898.
- Ротмистров В. Г. Районы распространения корней у однолетних культурных растений. Журнал опытной агрономии, т. 8, кн. 5, 1907.
- Ротмистров В. Г. Районы распространения корней у однолетних культурных растений. Журнал опытной агрономии, т. 9, кн. 1, 1908.
- Ротмистров В. Г. Корневая система у однолетних культурных растений. Одесса, 1910.
- Ротмистров В. Г. Корневая система сельскохозяйственных растений и урожай. «Советская агрономия», № 8, 1939.
- Рубин Б. А., Германова В. Ф. О роли корней в жизнедеятельности растений. «Успехи современной биологии», т. 14, № 3, 1958.
- Руденко А. И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. Изд. Московского об-ва испытателей природы, 1950.
- Сабинин Д. А. Физиология развития растений. Изд. АН СССР, 1963.
- Савельев С. И. Агробиологические основы возделывания озимой пшеницы на Юго-Востоке СССР. Саратовское книжное изд-во, 1954.
- Савицкий М. С. Биологические и агротехнические факторы высоких урожаев зерновых культур. Сельхозгиз, 1948.
- Сакс А. Методы диагностики озимых посевов в период зимовки. «Социалистическое растениеводство», серия 4, № 12, 1934.

Сасс Д. Е. Кукуруза и ее улучшение. Изд-во иностранной литературы, 1957.

Сельскохозяйственная энциклопедия. Сельхозгиз, т. 1, 1949; т. 2, 1951; т. 3, 1953; т. 4, 1955; т. 5, 1956.

Семенов Е. Физические свойства семян и их влияние на прорастание и развитие растений. Изв. Петровской земледельческой и лесной академии, вып. 3, 1885.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. «Советская наука», 1952.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки. Ученые записки Московского государственного пед. ин-та им. В. И. Ленина, кафедра ботаники, № 3, 1956.

Серебрякова Т. И. О двух формах кущения у костра безостого в первый год жизни. Бюлл. Московского об-ва испытателей природы, отдел биологический, т. 65, № 5, 1960.

Серебрякова Т. И. Некоторые закономерности формирования почек и побегов у луговых злаков. Бюлл. Московского об-ва испытателей природы, отдел биологический, т. 66, № 4, 1961.

Серебрякова Т. И. К вопросу о побегообразовании и кущении у злаков. Ботанический журнал, т. 47, № 3, 1962.

Серебрякова Т. И. Побегообразование и формирование куста овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds) в первый год жизни. Бюлл. Московского об-ва испытателей природы, отдел биологический, т. 67, № 6, 1962а.

Серебрякова Т. И. Строение и деятельность верхушки побега. Ботанический журнал, т. 48, № 5, 1963.

Серебрякова Т. И. Формирование куста и клона у костра безостого. Ботанический журнал, т. 49, № 1, 1964.

Серебрякова Т. И. Жизненные формы лесных и луговых рыхлокустовых злаков и возможные пути их эволюции. Бюлл. Московского об-ва испытателей природы, отдел биологический, т. 70, № 6, 1965.

Синицын Г. И. Влияние способов посева и площадей питания на формирование корневой системы, листовой поверхности и урожая кукурузы. Автореферат диссертации, Л., 1966.

Синнот Э. Морфогенез растений. Изд-во иностранной литературы, 1963.

Синская Е. Н., Воробьева Ф. М., Погорлецкий Б. К. К познанию взаимоотношений роста и развития у высших растений. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 30, вып. 3, Сельхозгиз, 1957.

Сказкин Ф. Д. К морфологии корневой системы при недостатке воды в почве в различные периоды развития овса. Ученые записки Ленинградского государственного педагогического ин-та, вып. 25, 1936.

Скрипчинский В. В. Рост, развитие и отмирание однолетних и многолетних злаков при различных сроках посева. Тр. Ставропольского сельскохозяйственного ин-та, вып. 6, 1954.

Скрипчинский В. В. Некоторые закономерности формирования куста у многолетних рыхлокустовых злаков в первый и последующие годы жизни в сравнении с родственными им однолетними злаками. ДАН СССР, т. 118, № 4, 1958.

Слезкин П. Р. К вопросу о влиянии среды на развитие корневых систем. М., 1893.

Слезкин П. Р. Опыт обзора наших сведений по биологии хлебных злаков. «Сельское хозяйство и лесоводство», № 2, Спб., 1897.

- Слезкин П. Р. Зерновые злаки, их жизнь и приемы возделывания. «Новая деревня», 1928.
- Смелов С. П. Теоретические основы луго-пастбищного хозяйства. «Проблемы животноводства», № 11, 1936.
- Смелов С. П. Биологические основы луговодства. Сельхозгиз, 1947.
- Смелов С. П. Теоретические основы луговодства. «Колос», 1966.
- Смирнов А. М. Рост и метаболизм изолированных корней в условиях стерильной культуры. Автореферат диссертации, Ин-т физиологии растений, 1967.
- Смирнов Б. М. Заложение узла кущения у пшеницы, ячменя и овса. «Социалистическое зерновое хозяйство», № 6, 1938.
- Соколовский Ю. Ю. К вопросу о корневой системе некоторых культурных растений. «Хуторянин», № 38, Полтава, 1898.
- Соколовский Ю. Ю. К вопросу о корневых системах культурных растений. Тр. Полтавской опытной станции, № 19, 1913.
- Станков Н. З. Закономерности в росте корневой системы полевых растений. Тр. ВИУА, вып. 34, Сельхозгиз, 1960.
- Станков Н. З. Методы определения длины корней. «Физиология растений», т. 7, вып. 6, 1960а.
- Станков Н. З. Машина для отмычки корней. «Земледелие», № 3, 1963.
- Станков Н. З. Корневая система полевых культур. «Колос», 1964.
- Станков Н. З., Ладонина Т. П., Тимофеева А. А. Определение поглощающей поверхности корневой системы растений. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 8, 1963.
- Стебут А. И. Залегание узла кущения и длина Halmhebera у некоторых форм яровой пшеницы. Тр. Саратовской областной сельскохозяйственной опытной станции, вып. 3, 1915.
- Степанов В. Н. Растениеводство. Сельхозгиз, М., 1959.
- Степанов В. Н., Имендаева Л. В. Об использовании растением запасных питательных веществ семян. Изв. ТСХА, вып. 1, «Колос», 1965.
- Степановский И. А. Засухоустойчивость яровых пшениц. Сельхозгиз, 1950.
- Страсбургер Э. Учебник ботаники для высших учебных заведений. М., 1904.
- Суворов В. В. Ботаника. Сельхозгиз, 1961.
- Суворов В. С. Зерно пшеницы. Учебный плакат, Сельхозгиз, 1952.
- Суворова Т. Н. Побегообразование у злаков. Ботанический журнал, т. 44, вып. 3, 1959.
- Суворова Т. Н. Кущение злаков. Ботанический журнал, т. 44, вып. 9, 1959а.
- Суворова Т. Н. Типы побегов у злаков. Ботанический журнал, т. 46, № 2, 1961.
- Сурож И. И. О влиянии света на строение листьев. Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей, т. 22, 1892.
- Сытник К. М. Физиолого-биохимические основы роста растений. «Наукова думка», Киев, 1966.
- Тарановская М. Г. Методы изучения корневых систем. Сельхозгиз, 1957.
- Татаринова Н. К. К изучению многолетних злаков при развитии их из семян. Ботанический журнал СССР, т. 41, № 9, 1956.

- Тигем В. н. Общая ботаника. М., 1895.
- Тимирязев К. А. Жизнь растения. М., 1878.
- Тимирязев К. А. Жизнь растения. М., 1894.
- Тимирязев К. А. Избранные сочинения, т. 1, М., 1948.
- Тимирязев К. А. Лист. Избранные сочинения, т. 3, Сельхозгиз, 1949.
- Топорков С. Г. К биологии озимой пшеницы. «Сельское хозяйство и лесоводство», т. 192, № 1—3, Спб., 1899.
- Трисвятский Л. А. Хранение зерна. Сельхозгиз, 1950.
- Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М., 1940.
- Тюляков Л. Ф. К вопросу о кущении, росте и гибели вторичных стеблей хлебных злаков. «Химизация социалистического земледелия», № 6, 1936.
- Тютюников А. И. Основные вопросы агробиологии однолетних кормовых культур. Автореферат диссертации, ЛСХИ, 1962.
- Уайт Р. О. Возделывание сельскохозяйственных растений и окружающая среда. Изд-во иностранной литературы, 1949.
- Уоллес Г., Брессман Е. Кукуруза и ее возделывание. Сокращенный перевод с англ., изд-во иностранной литературы, М., 1955.
- Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Изд. АН СССР, 1958.
- Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. Изд. АН СССР, 1962.
- Филимонов М. А. Семена кормовых растений и их биологические свойства. Сельхозгиз, 1961.
- Флякбергер К. А. Безлигульные твердые пшеницы с о. Кипр. Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. 16, вып. 3, Л., 1926.
- Хаджинов М. И. Селекция кукурузы. «Кукуруза», № 1, 1958.
- Холодный Н. Г. Фитогормоны. Изд. АН УССР, Киев, 1939.
- Холодный Н. Г. Избранные труды, т. 1—2, изд. АН УССР, Киев, 1956.
- Храброва В. И. Изучение биологии сортов кукурузы в связи с подбором компонентов для скрещивания в условиях Ленинградской области. Ученые записки ЛСХИ, вып. 77—А, 1958.
- Цингер Н. В. Семя, его развитие и физиологические свойства. Изд. АН СССР, 1958.
- Цыбулько В. С. Углубление узла кущения озимой пшеницы методом отбора. «Вестник сельскохозяйственной науки», № 2, 1958.
- Чайлахян М. Х. Основные закономерности онтогенеза высших растений. Изд. АН СССР, 1958.
- Чайлахян М. Х. Физиология роста и развития растений в СССР за 40 лет (1917—1957). Изв. АН СССР, серия биологическая, № II, 1958а.
- Чепикова П. Р. О времени отмирания корневой системы многолетних трав. Докл. ВАСХНИЛ, вып. 9—10, 1942.
- Чижов Б. А. Особенности роста листьев яровой пшеницы и влияние на них азотного питания. ДАН СССР, т. 52, № 4, 1946.
- Чижов Б. А. Определение фаз развития зачаточного колоса у яровой пшеницы по появлению листьев. Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, т. 6, вып. 2, 1949.
- Чиной Дж. Дж., Шарма Ш. Н. Сортовые различия в росте зерна пшеницы в трех направлениях и влияние окружающих условий. «Агробиология», № 3, 1957.

- Чириков Ф. В., Гусев Е. П. Вторичные корни злаков. Записки Воронежского сельскохозяйственного ин-та, т. 7, 1927.
- Чугунов Л. А. Луговодство. Сельхозгиз, 1951.
- Шайн С. С. Изучение корневой системы при селекции многолетних трав. «Селекция и семеноводство», № 11—12, 1941.
- Шайн С. С. Определение количества корней многолетних трав в почве. «Советская агрономия», № 10, 1948.
- Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Часть 1. Геоботаника. Тр. Ботанического ин-та АН СССР, серия 3, вып. 6, 1950.
- Шалыт М. С. Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов. Часть 2. Геоботаника. Тр. Ботанического ин-та АН СССР, серия 3, вып. 8, 1952.
- Шебалина М. А., Коликов М. С. Многолетние кормовые травы. Лениздат, 1955.
- Шейбе А. Растениеводство. Изд-во иностранной литературы, 1958.
- Шемякина А. Ф. Формирование корневой системы озимой пшеницы в зависимости от обработки почвы и внесения удобрений. Докл. ТСХА, вып. 28, 1957.
- Шилов И. Корневая система. Полная энциклопедия русского сельского хозяйства, т. 4. Спб., 1901.
- Шмальгаузен И. Ф. О последовательности образования побегов в соцветии злаков. Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспытателей, т. 1, вып. 2, 1870.
- Шмальгаузен И. Ф. Краткий учебник ботаники. Киев, 1899.
- Шмейль О. Растения. Основы природоведения с биологической точки зрения. Киев, 1916.
- Штреккер В. Луговые злаки. Сельхозгиз, 1931.
- Щеголев В. Н. Агротехнические методы защиты полевых культур от вредных насекомых и болезней. Сельхозгиз, 1938.
- Энциклопедический словарь. Т. 16. Спб., 1895.
- Юрьев В. Я. [и др.]. Общая селекция и семеноводство полевых культур. Сельхозгиз, 1950.
- Яковлев М. С. О числе сосудисто-волокнистых пучков в колеоптиле ячменей и овса. ДАН СССР, т. 17, № 1—2, 1937.
- Яковлев М. С. Однодольность в свете данных эмбриологии. «Советская ботаника», т. 14, № 6, 1946.
- Яковлев М. С. Структура эндосперма и зародыша злаков. Тр. Ботанического ин-та им. Комарова, серия 7, вып. 1, 1950.
- Яковлев М. С., Каспиров А. И. Структурные особенности колеоптила пшеницы и ячменей как приспособление к борьбе с почвенной коркой. ДАН СССР, т. 26, № 6, 1940.
- Якубцинер М. М. Пшеница. В кн.: «Зерновые культуры», под ред. акад. П. М. Жуковского. Сельхозгиз, 1954.
- Якушкин И. В. Растениеводство. Сельхозгиз, 1953.
- Ястребов М. Т. Влияние способов внесения удобрений на жизнедеятельность корней и урожайность яровой пшеницы. «Физиология растений», т. 3, № 3, 1956.
- Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. «Высшая школа», 1961.

A New survey of universal knowlende, vol. 13. Chikago — London — Toronto, 1945.

Arber A. The Gramineae. Cambridge, 1934.

Audus L. I. Plant growth substances. London, 1953.

Avery G. S. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedling of Maize, Oats and Wheat. Bot. Gaz., N 89, 1930.

Avery G. S. Total nitrogen in relation to age and position of cells in *Avena* coleoptiles. Brooklyn, 1954.

Bailey C. H. The constituents of wheat and wheat products. New York, 1944.

Baillon M. H. Dictionnaire de Botanique, v. 2, Paris, 1886.

Bary A. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Bd. 3, Leipzig, 1877.

Bogdan A. V. Rived list of Kenya grasses (with Keys for identification), 1958.

Bommer D. Über Zeitpunkt und Verlauf der Blütdifferenzierung bei perennierenden Gräsern. Zeitsch. fur Acker — und Pflanzenbau. Bd. 109, H. 1, Berlin und Hamburg, 1959.

Bommer D. Trennung von Schossvorgang und Blütenanlage bei Glatthafer *Arrhenatherum elatius* M. et K. Die Naturwissenschaften, Heft 3, Berlin, Gottingen, Heidelberg, 1960.

Bommer D. Versuche zur Beeinflussung von Schossen und Blütenbildung durch Gibberellinsäure bei perennierenden Gräserarten. Zeitschrift für Pflanzenzüchtung, Bd. 45, H. 2, Berlin und Hamburg, 1961.

Bonnet Ch. Recherches sur L'usage des feuilles dans les Plantes, et sur quelques Autres sujets relatifs A' l'histoire de la Vegetation. Gottingue, 1754.

Bonnet O. T. The development of the Barley spike. Journ. Agric. Rec., v. 51, N 5, 1936.

Bonnet O. T. The development of the Oat panicle. Journ. Agric. Res., v. 54, N 12, 1937.

Brink R. A., Cooper D. C. The endosperm in Seed development. Bot. Review, N 13, 1957.

Bugnon P. La Feuille chez les Graminées. Mémoires de la Societe Linnéenne de Normandie. Csen, v. 21, Serie 8, v. 2, 1921.

Bugnon P. Contribution a la connaissance de L'appareil conducteur chez les Graminees. Mémoires de la Societe Linnéenne de Normandie. Csen, v. 24, Serie 28, v. 1, 1924.

Candolle A. R. Organographie vegetalis. V. 1, 2. Paris, 1827.

Czarnocki I. Klinicz do ornaczania traw. Warszawa Pwkil, 1950.

Deinega V. Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte des Blattes und der Anlage der Gefäßbündel, Flora, Bd. 85, Marburg, 1898.

Dieson I. G. Influence of soil temperature and moisture on the development of the sudlingblight of Wheat and corn caused by Gibberella sandinett. Journ. Agr. Research, N 23, 1923.

Dittmer H. I. A Quantitative study of the roots and root hairs of a Winter rye plant (*Secale cereale*). Amer. J. Bot., v. 24, N 9, 1937.

Dittmer H. I. Root hair variations in plant species. Amer. J. Bot., N 36, 1949.

Dobrynin G. M. Die Wurzeln des Maises und ihre Biologischen Besonderheiten. Sowjetwissenschaft, Naturwissenschaftliche Beiträge. H. 12, Berlin, 1958.

Dobrynin G. M. Die Biologie des Gramineen während des Auflaufens und der Bestockung. Sowjetwissenschaft, Naturwissenschaftliche Beiträge, H. 8, Berlin, 1959.

Dobrynin G. M. Über eine Gesetzmässigkeit der Sprossbildung bei einigen Gramineen. Sowjetwissenschaft, Naturwissenschaftliche Beiträge, H. 2, Berlin, 1960.

Dobrynin G. M. Gibt bei den "ligulalosen" Formen des Weizens Blattähnchen? Sowjetwissenschaft, Naturwissenschaftliche Beiträge, H. 5, Berlin, 1960.

Dobrynin G. M. Some problems of the biology of grasses. It is published in the book "Advances in pasture and hay-meadow management". Israel Program for scientific Translations Jerusalem, 1965.

Dobrynin G. M. The study of root and shoot systems of Grasses by replanting them after excavation. It is published in the book "Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms. Publishing house "Nauka", Leningrad, 1968.

Dutrochet M. H. Memoires pour servir a l'histore Anatomique et Physiologique des Vegetaux et des Animaux. Bruxelles, 1837.

Eichler A. W. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblattbildungen. Marburg, 1861.

Ekkert J. Über Keimung, Bestockung und Bewurzelung der Getreidearten. Leipzig, 1873.

Evans M., Grover F. Developmental morphology of the growing point of the shoot and the inflorescence in grasses. Journ. Agr. Res., N 61, 1940.

Fehrenbacher J. B., Alexander J. D. A method for studing Corn Root Distribution Using a Soil — Core Sampling Machine and Shaker — Type Washr. Agr. Journ., v. 47, N 10, 1955.

Frank A. B. Grundzüge der Pflanzenphysiologie. Hannover, 1882.

Fribourg H. A. A rapid method for washing roots. Agron. Jour., v. 45, N 7, 1953.

Gill N. T., Vear K. C. Agricultural Botany. London, 1958.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Teil 3. Jena, 1922.

Goebel K. Organographie der Pflanzen. Bd. 3. Jena, 1933.

Grew N. The Anatomy of Vegetables Begzn. London, 1672.

Grew N. The Anatomy of Plants. London, 1682.

Hackel E. Gramineae. B kh.: A. Engler u. K. Prautl "Die natürliche Pflanzenfamilien", Bd. 2, 2 Abt., 1887.

Hales S. Statical essays, v. 1. London, 1727.

Handwörterbuch der Naturwissenschaften. v. 1, Blatt, Jena, 1931.

Harz C. D. Landwirtschaftliche Samenkunde. Berlin, 1885.

Hayward H. E. The structure of economic plants. New York, 1938.

Hitchcock A. S. A Text-Book of Grasses. New York, 1914.

Hofmeister W. Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig, 1868.

Inge D. D. and Loomis W. E. Growth of the first internode of the epicotyl in maize seedlings. American Journal of Botany, Lancaster, vol. 24, N 8, 1937.

Kiesselbach T. A. The structure and Reproduction of Corn Research Bulletin Agricul. Exper. Stat. University of Nebraska College of Agricul. Lincoln, Nebraska. Bull., N 161, 1949.

Коеджиков Х. А. Проучивания върху възела на братенето при пшеницата. Земиздат, София, 1949.

Коеджиков Х. А. Коренова система на овеса. Висши селскостопански институт «Г. Димитров», Научни трудове, т. 11 (39). Земиздат, София, 1962.

Коеджиков Х. А. Коренева система на твърдата пшеница. Изд. на Българската Акад. на науките. София, 1966.

Kink D. H. F. Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen, 1807.

Locke L. F., Clark I. A. Development of Wheat plants from seminal roots. Jour. Am. Soc. Agron., v. 16, 1924.

Love L. D., Hanson H. C. Life history and habits of cr. wh. Jour. Agr. Res., v. 45, 1932.

Lowson J. M. Textbook of Botany. London, 1946.

Malinowski E. Anatomia roslin, PWN, Warszawa, 1953.

Malpighi M. Anatomie Plantarum. Londini, 1675.

Malpighi M. Anatome Plantarum. Londini, 1679.

McColl M. A. Developmental anatomy and homologica in wheat. Jour. Agr. Res., v. 48, 1934.

Nägeli C. Ueber Wachsthum und Bebriff des Blattes. Zeitschrift f. Wiss. Bot., H. 3 und 4, Zürich, 1846.

Nägeli C. Das Wachsthum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäsestränge im Stengel. Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik, H. 1, Leipzig, 1858.

Nägeli C. Entstehung und Wachsthum der Wurzeln. Beiträge zur Wissenschaftlichen Botanik, H. 4, Leipzig, 1868.

Neumann H. Zur Kenntnis des Anatomie und ersten Anlage der Gramineenligula. Beitr. Biol. Pfl., Bd. 25, N 1, 1937.

Nowacki A. Anleitung zum Getreideban. Berlin, 1886.

Pavlyhenko T. K. Quantitative studies of the entire root systems of weed and crop plants under field conditions. Ecology, v. 18, N 62, 1937.

Percival J. The Wheat Plant. London, 1921.

Pollock B. M. and others. Studies on roots. 2. Effects of coumarin, scopoletin and other substances on growth. Amer. J. Bot., v. 41, N 6, 1954.

Sachs J. Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Bot. Ztg., N 19, 1862.

Sachs J. Ueber den Einfluss des Tageslichte auf Neubildung und Entfaltung verschiedener Pflanzenorgane. Прилож. к Botanische Zeitung. Leipzig, 1863.

Sachs J. Handbuch der Experimentalphysiologie der Pflanzen. Leipzig, 1865.

Schellenberg H. C. Untersuchungen über die Lage der Bestockungsknoten beim Getreide. Frauenfeld, 1902.

Schleiden M. J. Grundzüge der Wissenschaftlichen Botanik nebst einer Methodologischen Einleitung als Anleitung zum Studium der Pflanze, t. 2, Leipzig, 1846.

Schwarz F. Forstliche Botanik. Berlin, 1892.

Sharmann B. C. Development of the Ligule in Zea Mays L., Nature, v. 14, N 3734, 1941.

Sharmann B. C. Developmental Anatomy of the shoot of Zea Mays L. Annals of Botany, v. 6, N 22, London, 1942.

- Sharman B. C. Leaf and bud initiation in the gramineae. Bot. Gaz., v. 106, N 3, 1945.
- Smith G. M., Gilbert E. M., Brayn G. S., Evans R. I., Stauffer I. F. A textbook of General Botany. New York, 1953.
- Strasburger E. [u. a.] Lehrbuch der Botanik für Hochschule. Jena, 1894.
- Strecker W. Erkenntnisse und Bestimmen der Wiesengräser. Berlin, 1927.
- The Encyclopedia Americana. The International Reference Work. Am. corp. New York — Chikago — Washington, v. 17, 1957.
- The Encyclopedia Britanica. A New survey of universal knowledge. Chicago — London — Toronto, v. 13, 1945.
- Tieghem Van. Recherches physiologiques sur la germination. Annalen Sc. nat. Ser. v. 5, N 17, 1873.
- Tieghem Van. Elements de Botanique. Paris, 1898.
- Tietschert K. Keimungsversuche mit Secale cereale bei Verschieden tiefer Unterbringung. Halle, 1872.
- Trecul A. Mémoire sur la formation des feuilles. Ann. Sc. nat., 3, Ser., Bot., 1853.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 1, Berlin, 1937.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen, Bd. 2, Berlin, 1939.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie, Bd. 1. Jena, 1954.
- Troll W. Allgemeine Botanik. Stuttgart, 1954.
- Troughton A. The underground organs of herbage grasses. Redding, 1957.
- Tschirch A., Oesterle O. Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde. Leipzig, 1900.
- Velenovsky I. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Teil. 2. Prag, 1907.
- Volkart A., Kirchner O. Gramineae. В кн. O. Kirchner, E. Loew u. C. Schroeter. "Lebenageschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas". Rd. 1. Abt., Lief., 1913.
- Warming E. Handbuch der systematischen Botanik. Berlin, 1902.
- Weaver J. E. Root development of Field Crops. New York, 1926.
- Webster's. New collegiated Dictionary, 1956.
- Whitaker E. S. Root hairs and secondary thickening in the Compositae. The Botanical Gazette, v. 76, N 1, 1923.
- Wiesner I. Elemente der wissenschaftlichen Botanik, Bd. 1. 2, Wien, 1883 und 1885.
- Wiesner I. Biologie der Pflanzen. Wien, 1889.
- Williams R. D. A Method of growing grass Plants with Separation of Seminal an Adventitious Roots. Nature, v. 183, N 4658, 1959.
- Wolff C. F. Theorie generata. Halle, 1759.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
<i>Часть первая</i>	
РОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ НАДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ У ЗЛАКОВ	
<i>Глава I. Особенности роста и формирования злака в фазе проростка</i>	6
Строение зародыша	6
Начало возобновления ростовой деятельности в зародыше зерновки при ее набухании	31
<i>Глава II. Особенности процесса всхода у различных видов злаков</i>	40
Обзор литературы	40
Морфологические различия во всходе у различных видов злаков	44
<i>Глава III. Рост и формирование злака в фазах всходы — кущение</i>	59
Анатомия и морфология листа злака	59
Рост листа главного побега	65
Жилкование листьев злаков	74
Особенности роста и формирование злака в фазах всходы — кущение	77
<i>Глава IV. Рост и формирование злака в фазах выход в трубку — колошение</i>	95
Выход в трубку	95
Трубкование побега	102
<i>Глава V. Рост и формирование побегов злака в фазах колошение — созревание зерновок</i>	109
Рост стебля главного побега в длину	109
Вес стебля и листьев главного побега	118
Формирование и рост боковых побегов в течение вегетации	119
<i>Глава VI. Закономерности формирования злаков</i>	130
Функции листа при формировании побега злака	131
Формирование габитуса листа и побега	132
Роль частей листа в формировании габитуса листа и побега	140
Формирование главного побега у злаков	146
Особенности строения и формирования листьев у кукурузы и овса	164

Некоторые наблюдения за продуктивностью злаков в связи с их ростом и формированием	169
Часть вторая	
КОРНИ ЗЛАКОВ И ИХ РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ УРОЖАЯ	
<i>Г л а в а VII. Корни и корневые системы</i>	182
Образование корневых систем у злаков	182
Корневые волоски и их роль в жизни растений	188
Методы изучения корней и корневых систем	195
Доращивание растений после отмычки их корней	202
<i>Г л а в а VIII. Рост зародышевых корней и формирование из них первичной (зародышевой) корневой системы злака</i>	205
Формирование первичной (зародышевой) корневой системы у кукурузы	205
Особенности системы главных корней у засухоустойчивых и незасухоустойчивых многоцветниковых злаков	209
Динамика корней первичной (зародышевой) корневой системы в течение вегетации злака	210
<i>Г л а в а IX. Рост придаточных корней и формирование вторичной (узловой) корневой системы</i>	220
Причины образования вторичной (узловой) корневой системы	220
Процесс формирования вторичной (узловой) корневой системы злака	221
Динамика корней вторичной (узловой) корневой системы овса посевного	226
<i>Г л а в а X. Роль корней различных корневых систем в жизни злаков и в создании урожая</i>	232
Роль корней в жизни различных злаков	232
Корни как признак при селекции злаков	251
Роль корневых систем в формировании урожая пшеницы яровой различных сортов	252
Литература	255

ДОБРЫНИН

Георгий Михайлович

*Рост
и формирование
хлебных
и кормовых
злаков*

УДК 581.4:[633.1+633.2]

Л., отделение издательства «Колос», 1969
276 стр. с илл.

Редактор *В. А. Алексеева*. Оформление художника *А. И. Прий-
мака*. Художественный редактор *О. П. Андреев*. Технический
редактор *Л. Г. Баранова*. Корректоры *Л. И. Смагина*
и *Н. Г. Медвинская*.

Сдано в набор 13/III 1969 г. Подписано к печати 16/VII 1969 г.
М-50518. Формат 60×84¹/₁₆. Печ. л. 17,25 (16,04). Уч.-изд. л. 15,94.
Бумага тип. № 1. Тираж 4300 экз. Цена 1 р. 24 к.
Заказ № 5250.

Отделение издательства «Колос», Ленинград, Д-186,
Невский пр., 28.

Типография им. Смирнова Смоленского облуправления по печати,
г. Смоленск, пр. им. Ю. Гагарина, 2.