

TARTU RIIKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

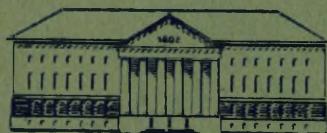
ALUSTATUD 1893. a.

VIINIK № 82 ВЫПУСК

ОСНОВАНЫ в 1893 г.

БОТААНИКА-АЛАСЕД ТÖÖД
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ
III

ТАИМЕФÜСИОЛООГИА-АЛАСЕИД ТÖИД
ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ



ТАРТУ 1960

TARTU RIİKLIKU ÜLIKOOLI TOIMETISED
УЧЕННЫЕ ЗАПИСКИ
ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА
VIINIK 82 ВЫПУСК

БОТААНИКА-АЛАСЕД ТÖÖД
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ
III

ТАИМЕFÜСИОЛООГИА-АЛАСЕИД ТÖИД
ТРУДЫ ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

TARTU 1960

Redaktsioonikolleegium:

P. Alles, O. Mihhailov, A. Perk (vastutav toimetaja), H. Trass, A. Vaga.
E. Uuspõld, A. Pravdin (sekretärid).

Редакционная коллегия:

P. Аллес, О. Михайлов, А. Перк (ответственный редактор), Х. Трасс, А. Вага.
Э. Ууспõльд, А. Правдин (секретари).

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ, ПРОВОДИМЫЕ НА КАФЕДРЕ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ ТАРТУСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО УНИВЕРСИТЕТА

Канд. биол. наук А. Перк

Коммунистическая партия и Советское правительство последовательно проводят в жизнь грандиозные мероприятия по крутому подъему сельского хозяйства с тем, чтобы обеспечить непрерывное повышение жизненного уровня народа. В решении задач, связанных с развитием сельского хозяйства, большое место принадлежит биологической науке. В решениях XXI съезда КПСС указано, что развитие биологии является необходимой теоретической предпосылкой для подъема сельскохозяйственных наук.

Следуя указаниям великого русского ученого К. А. Тимирязева, согласно которым физиология растений является основой рационального земледелия, коллектив кафедры физиологии растений Тартуского государственного университета в своей научной работе, опираясь на материалистическую мичуринскую биологию, стремится внести посильный вклад в разрешение задач развития сельского хозяйства.

В настоящее время основным направлением в научной работе кафедры физиологии растений является изучение периода покоя у древесных пород, в том числе и у плодовых культур, в связи с их зимостойкостью. Исследования ведутся в направлении выяснения причин вступления почек у древесных пород в состояние покоя. Основное внимание при этом обращается на выяснение тех коррелятивных взаимодействий, которые создаются в процессе вегетации в системе «почка-кроющий лист». Показано глубокое влияние листьев на водный режим почек и тем самым на характер их ростовых процессов. Данному вопросу была посвящена кандидатская диссертация заведующего кафедрой А. Перка «О значении воды в периоде покоя у растений», Тарту, 1953 г.

На кафедре проводятся также работы, направленные на выяснение физиологического действия некоторых из тех приемов выращивания и внешнего воздействия на растительные ор-

ганизмы, которые находят использование для повышения продуктивности сельскохозяйственных культур. С этой целью ст. преп. кафедры Л. Вийлеберг изучается влияние обмена посадочного материала между минеральными и торфяными почвами на семенные качества клубней картофеля. Путем соответствующих полевых опытов выясняется, при каких различиях в почвенных условиях обмен посадочного материала дает наибольший хозяйственный эффект и какие при этом изменения в физиолого-биохимических процессах растений имеют место с тем, чтобы можно было полезные изменения усилить, а вредные изменения ослабить или устранить.

Из приемов внешних воздействий ст. препод. кафедры Л. Са ра пу у изучается прием предпосевной обработки семян яровой пшеницы путем намачивания их в воде, в растворах микроэлементов и некоторых протравителей. Выяснено, какие общие закономерности проявляются в действии на семена различных по своей природе веществ. В случае применения микроэлементов показано, что в определенных дозах и сочетаниях они действуют не только как необходимые элементы питания, но и в качестве факторов, стимулирующих физиологические процессы у растений.

С целью содействия выработке теоретических основ акклиматизации новых культур, ст. препод. кафедры Х. Мийдла проводится изучение тех изменений в биологии винограда, которые возникают в связи с выращиванием данной культуры в более северных условиях. Им закончена инвентаризация выращиваемых на территории Эстонской ССР видов и сортов винограда; изучены особенности выращивания наиболее перспективных сортов в неотапливаемых теплицах, в виде пристенной культуры и в открытом грунте; определены лучшие сроки проведения агроприемов, с помощью которых можно содействовать своевременному вызреванию побегов и повышению зимостойкости растений. Результаты исследования частично нашли отражение в ряде опубликованных статей: H. M i i d l a «Viljapuude pakasekindluse teoreetilisi aluseid ja nendest tulenevaid praktilisi järeldusi» [Теоретические основы морозоустойчивости винограда и вытекающие из них практические выводы]. *Praktilisi küsimusi aianduses ja mesinduses*, nr. 1, Tartu 1957 Он же. «Viinapuu liikide ja sortide majanduslikust iseloomustusest Eesti NSV-s» [О хозяйственной характеристике видов и сортов винограда в Эстонской ССР]. Там же, № 2, Tartu, 1958. Он же. «Viinapuu kasvatusest koduaias» [О выращивании винограда в приусадебных садах]. «Sotsialistlik Põllumajandus», nr. 4, 1958. Он же. «Пристенная культура винограда». *Виноделие и виноградарство*, № 4, 1958. Он же. «Eesti NSV-s kasvatavate viinapuude bioloogilisest karakteristikast» [О биологической характеристике винограда, выращиваемого в Эстонской ССР]. *Eesti*

NSV Teaduste Akadeemia toimetised, bioloogiline seeria, nr. 1, 1958.

Помещенные в настоящем сборнике статьи дают возможность ближе познакомиться с результатами исследований, проведенных на кафедре физиологии растений ТГУ в последние годы. Надо полагать, что издание сборника будет содействовать более широкому использованию полученных результатов и даст возможность более критически оценить проводимые исследования.

TAIMEFÜSIOLOOGILISED UURIMISTÖÖD TRÜ TAIME- FÜSIOLOOGIA KATEEDRIS

Bioloogiakand. A. Perk

Kommunistlik partei ja Nõukogude valitsus võtavad järjekindlalt tarvitusele grandioosseid abinõusid põllumajanduse taseme järsuks tõstmiseks, eesmärgiga tagada rahva elatustaseme pidevat tõusu. Põllumajanduse arendamisega seotud ülesannete lahendamisel kuulub tähtis koht bioloogiateadusele. NLKP XXI kongressi otsustes on märgitud, et bioloogia areng on vajalikuks teoreetiliseks eelduseks põllumajandusteaduste arendamisel.

Silmas pidades suure vene teadlase K. A. Timirjazevi õpetust, et taimefüsioloogia on ratsionaalse maaviljeluse aluseks, püüab taimefüsioloogia kateedri kollektiiv oma teadusliku tööga, tuginedes materialistlikule mitšuurinlikule bioloogiale, jõudumööda anda oma panuse nõukogude põllumajanduse ees olevate ülesannete lahendamiseks.

Käesoleval ajal on taimefüsioloogia kateedri teadusliku töö põhisuunaks puuliikide, sealhulgas ka viljapuude puhkeperioodi uurimine seoses nende talvekindlusega. Uurimised toimuvad puutaimede pungade puhkeseisundisse mineku põhjuste väljaselgitamise suunas. Peamine tähelepanu pööratakse seejuures nende vastastikuste korrelatiivsete seoste väljaselgitamisele, mis kujunevad vegetatsiooniperioodil «pung—kattelaht» süsteemis. On selgitatud lehtede tugev mõju pungade veerežiimile ja koos sellega nende kasvuprotsesside iseloomule. Antud küsimusele on pühendatud kateedri juhataja A. Perk'i kandidaadidissertatsioon «Vee tähtsusest taimedel puhkeperioodis» (Tartu, 1953)

Kateedris teostatakse samuti töid, mis on suunatud mõningate selliste kasvatamisvõtete ja välismõjude füsioloogilise toime väljaselgitamiseks taimorganismile, mis leiavad kasutamist põllumajanduslike kultuuride produktiivsuse tõstmisel. Selle eesmärgiga uurib kateedri vanemõpetaja L. Viileberg seemnematerjali vahetamise mõju mineraal- ja turvasmuldadel kartulimugulate seemneomadustele. Vastavate põldkatsete kaudu selgitatakse, milliste mullastikutingimuste erinevuste puhul annab seemnematerjali vahetus suurima majandusliku efekti. Samuti selgitatakse, millised muutused esinevad seejuures taime füsioloogilis-biokeemi-

listes protsessides, selleks et uurimiste tulemuste varal kasulikke muutusi tugevdada ning kahjulikke nõrgendada või kõrvaldada.

Välise mõjustamise võtetest uurib kateedri vanemõpetaja L. Sarapuu suvinisu seemnete külvielset leotamist vees, mikroelementide ja puhiste lahustes. On selgitatud, millised üldised seaduspärasused avalduvad seemnete mõjustamisel oma loomuselt erinevate ainetega. Mikroelementide kasutamine on näidanud, et teatavates annustes ja kombinatsioonides nad mõjuvad mitte ainult tingimata vajalike toiteelementidena, vaid ka taimede füsioloogilisi protsesse stimuleerivate faktoritena.

Uute kultuuride aklimatiseerimise teoreetiliste aluste väljaselgitamisele kaasaaitamiseks uurib kateedri vanemõpetaja H. Miidla neid muutusi viinapuu bioloogias, mis tekivad antud kultuuri kasvatamisel põhjapoolsemates tingimustes. Tema poolt lõpetati Eesti NSV territooriumil kasvatatavate viinapuuliikide ja -sortide inventeerimine, uuriti kõige perspektiivsemate sortide kasvatamise iseärasusi külmkasvumajades, seinäärse kultuurina ja avamaal ning tehti kindlaks agrovõtete teostamise parimad ajad, millede abil võib soodustada võrsete õigeaegset valmimist ja tõsta taimede talvekindlust. Uurimistulemused kajastuvad osaliselt reas autori poolt trükkis avaldatud artiklites: «Viinapuu pakasekindluse teoreetilisi aluseid ja nendest tulenevaid praktilisi järeldusi» (Praktilisi küsimusi aianduses ja mesinduses, nr. 1, Tartu, 1957). «Viinapuu liikide ja sortide majanduslikust iseloomustusest Eesti NSV-s» (samas, nr. 2, Tartu, 1958), «Viinapuu kasvatamisest koduaias» (Sotsialistlik Põllumajandus, nr. 4, 1958), «Пристенная культура винограда» («Viinapuu seinäärne kultuur» — Виноделие и виноградарство, № 4, 1958), «Eesti NSV-s kasvatatavate viinapuude bioloogilisest karakteristikast» (Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Bioloogiline seeria, nr. 1, 1959).

Käesolevasse kogumikku paigutatud artiklid annavad võimaluse lähemalt tutvuda TRÜ taimefüsioloogia kateedri poolt viimastel aastatel teostatud uurimiste tulemustega. Tahame loota, et kogumiku väljaandmine soodustab saadud tulemuste laialdast kasutamist ja võimaldab teostatavaid uurimisi kriitiliselt hinnata.

PFLANZENPHYSIOLOGISCHE FORSCHUNGEN AM LEHRSTUHL FÜR PFLANZENPHYSIOLOGIE BEI DER UNIVERSITÄT TARTU

A. Perk

Von der Kommunistischen Partei und der Sowjetregierung werden zielbewußt neue grandiose Maßnahmen zur Förderung unserer Landwirtschaft getroffen, die zum Ziel haben, einen ständig ansteigenden Lebensstandard unserer Bevölkerung zu sichern. Für die Weiterentwicklung der Landwirtschaft kommt aber der biologischen Wissenschaft eine große Bedeutung zu. In den Beschlüssen des XXI. Kongresses der KPdSU wird hervorgehoben, daß eine hochentwickelte Biologie die unerläßliche theoretische Voraussetzung für die Weiterentwicklung der Agrarwissenschaften ist.

Das Kollektiv des Lehrstuhls für Pflanzenphysiologie stellt sich auf den Standpunkt des berühmten russischen Wissenschaftlers Timirjasew, der in der Pflanzenphysiologie die Grundlage einer rationellen Bodenbearbeitung sieht. Gestützt auf die materialistische Mitschurin-Biologie, sind alle Mitglieder des Lehrstuhls bemüht, durch ihre wissenschaftliche Arbeit einen Beitrag zur Lösung der großen Aufgaben zu leisten, die sich die Sowjetlandwirtschaft gestellt hat.

Im Mittelpunkt der wissenschaftlichen Arbeit des Lehrstuhls steht zur Zeit die Erforschung der Vegetationsruhe unserer Gehölzarten, darunter der Obstgehölze, in Verbindung mit ihrer Winterfestigkeit. Die Untersuchungen zielen vornehmlich auf die Ergründung der Ursachen für den Übergang der Knospen in die Ruheperiode. Der Hauptnachdruck wird dabei auf die Klarstellung der Wechselbeziehungen gelegt, die während der Vegetationsperiode im System «Deckblatt—Knospe» entstehen. Es ist gelungen, einen starken Einfluß der Blätter auf den Wasserhaushalt der Knospen und dadurch auf den Charakter ihres Wachstumsprozesses nachzuweisen. Diesem Problem ist die Kandidatenschrift des Leiters des Lehrstuhls A. Perk: «Über die Bedeutung des Wassers für die Pflanzen während ihrer Ruheperiode» (Tartu 1953) gewidmet. Andere Mitglieder des Lehrstuhls suchen in ihren

Arbeiten die physiologische Wirkung verschiedener im Pflanzenbau zur Ertragssteigerung angewandter Kulturmaßnahmen und Beeinflussungsmethoden auf den pflanzlichen Organismus zu ergründen. So z.B. untersucht zur Zeit L. Wiileberg den Einfluß des Standortwechsels (Mineral- und Moorböden) auf die Qualität der Pflanzkartoffel. Anhand von Feldversuchen wird geprüft, bei welchen Unterschieden in der Bodenbeschaffenheit der Wechsel des Pflanzgutes den größten wirtschaftlichen Effekt ergibt, und ebenfalls, welche Veränderungen dabei in den physiologisch-biochemischen Prozessen der Pflanze auftreten, zwecks Festigung der erwünschten und Abschwächung oder Beseitigung der unerwünschten Eigenschaften.

Von äußerlichen Beeinflussungsmaßnahmen untersucht L. Sarapuu das Anquellen von Sommerweizensaat vor der Aussaat in Wasser wie auch in Lösungen verschiedener Spurenelemente und einiger Beizmittel. Dabei konnten die allgemeinen Gesetzmäßigkeiten ermittelt werden, die bei der Behandlung des Saatgetreides mit verschiedenartigen Stoffen wirksam waren. Diese Versuche haben erwiesen, daß wir es bei Spurenelementen nicht nur mit unumgänglich notwendigen Nahrungsbestandteilen der Pflanze zu tun haben, sondern daß sie außerdem, in bestimmten Dosen und Kombinationen, auf die physiologischen Prozesse anregend wirken.

Einen Beitrag zur Klarstellung der theoretischen Grundlagen für die Akklimatisierung neuer Kulturen bilden die Untersuchungen H. Miidla über die Veränderungen, die in der Biologie des Weinstockes bei seinem Anbau in nördlicheren Gegenden entstehen. Von H. Miidla wurde ein Verzeichnis aller auf dem Territorium der Estnischen SSR angebauten Arten und Sorten des Weinstockes zusammengestellt, die besonderen Bedingungen für den Anbau jeder in Aussicht genommenen Sorte in Kalthäusern, an Wandspalieren und im Freiland wurden ermittelt und die optimalen Zeitpunkte zur Ausführung verschiedener, das Ausreifen der Triebe beschleunigender sowie die Frosthärte der Pflanzen steigernder agrotechnischen Verfahren festgestellt. Die Ergebnisse dieser Untersuchungen sind zum Teil in einer Reihe von gedruckten Aufsätzen niedergelegt, wie: H. Miidla, «Viinapuude pakasekindluse teoreetilised alused ja nendest tulenevaid praktilisi järeldusi». Praktilisi küsimusi aianduses ja mesinduses, nr. 1, Tartu, 1957 («Über die theoretischen Grundlagen der Frostresistenz des Weinstockes und sich daraus ergebende praktische Folgerungen». Praktische Fragen in Gartenbau und Bienenzucht, Nr. 1, Tartu 1957). Von demselben Verfasser ist erschienen: «Viinapuude liikide ja sortide majanduslikust iseloomustusest Eesti NSV-s,» samas, nr. 2, Tartu, 1958. («Zur wirtschaftlichen Charakterisierung der in der Estnischen SSR angebauten Arten und Sorten des Weinstockes». Ebenda, Nr. 2, Tartu 1958). Vom selben Verfasser: «Viinapuude kasvatamisest koduaias».

Sotsialistlik Põllumajandus, nr. 4, 1958. («Über den Anbau der Weinrebe im Hausgarten». Sozialistische Landwirtschaft, Nr. 4, 1958). Derselbe Verfasser: «Пристенная культура винограда». Виноделие и виноградарство, № 4, 1958. («Anbau des Weinstockes als Wandspalierkultur». Weinbereitung und Weinbau, Nr. 4, 1958) «Eesti NSV-s kasvatatavate viinapuude bioloogilise karakteristikast». Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised, bioloogiline seeria, nr. 1, 1959. («Zur biologischen Charakteristik der in der Estnischen SSR angebauten Arten und Sorten des Weinstockes». Veröffentlichungen der Akademie der Wissenschaften der Estn. SSR, Biologische Reihe, Nr. 1, 1959).

Die Artikel des vorliegenden Sammelbandes wollen einen Einblick gewähren in die wissenschaftliche Forschungsarbeit, die am Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie in den letzten Jahren geleistet wurde. Dabei wird die Hoffnung ausgesprochen, die Herausgabe des Bandes möge zu einer breiteren Anwendung der erworbenen Erkenntnisse führen sowie zu einer kritischen Stellungnahme dem Geleisteten gegenüber auffordern.

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ ПЕРИОДА ПОКОЯ У РАСТЕНИЙ

Канд. биол. наук А. Перк

1. Значение периода покоя в жизни растений

Из года в год, из тысячелетия в тысячелетие правильно повторяющаяся смена сезонных и климатических условий не могла не наложить соответствующего отпечатка на жизнь растений. В теплое и влажное время года растения интенсивно вегетируют, в засушливый же или холодный период жизненные процессы в них замедляются, а рост приостанавливается. Этот период в жизни растений, когда у них процессы жизнедеятельности протекают вяло и замедленно, а рост внешне не проявляется, принято называть периодом покоя.

Растения холодного и умеренного климата вступают в период покоя с наступлением неблагоприятных осенне-зимних условий (осенне-зимний покой) а в тех частях земного шара, где периодически происходит смена влажных периодов засушливыми, растения впадают в покой на засушливое время (летний покой)

Переход растений в покоящееся состояние и выход из него совершается не сразу, а постепенно. Сначала покой является неустойчивым, затем достигает максимальной глубины и наконец снова ослабевает. Соответственно этому Иогансен (1900) делит период покоя на три фазы: предварительную, срединную и последующую. Перетолчин (1904) отличает истинный глубокий покой от ложного покоя, или состояния вынужденной не деятельности. Под истинным покоем автор понимает то состояние растения, когда у него никакими благоприятными внешними условиями нельзя вызвать явления роста. Состояние же вынужденной не деятельности обусловлено исключительно неблагоприятными внешними условиями (низкими температурами, засухой и т. д.); стоит только перенести растение в благоприятные условия, оно возобновит рост. Ряд авторов говорят об органическом и вынужденном покое. Большинство исследователей сходятся во мнении, что в состоянии органического (глубокого) покоя растения не способны к росту даже при предоставлении им самых благоприятных условий.

Способность растения переносить неблагоприятные внешние условия в состоянии покоя — весьма широко распространенное явление среди представителей растительного мира. Особенно отчетливо эта способность проявляется в жизни многолетней древесной растительности. По данным опытной станции Миссури, период покоя найден у 300 видов древесных пород. У травянистых растений подземные органы (луковицы, клубни, корневища), обеспечивающие их вегетативное размножение, переносят неблагоприятные для вегетации условия также в покоем состоянии. Семена преобладающего большинства растений до своего пробуждения проходят период покоя.

Приуроченность периода покоя к неблагоприятным сезонным изменениям указывает на то, что в состоянии покоя растения приобретают способность противостоять этим изменениям.

В пользу этого взгляда говорят данные многочисленных исследований и наблюдений. Хорошо известно, что почки у древесных растений в состоянии покоя способны переносить длительные морозы до -30° , а у некоторых пород -40°C и даже ниже, и те же почки, едва тронувшиеся в рост, погибают при очень слабых морозах, например -4°C (Винклер, 1913). Меккаун (1918) наблюдал в Британской Колумбии вымерзание яблонь, не закончивших свой рост, уже в октябре при морозе -1° . Аллин (1914), сопоставляя время заложения почек у яблонь с их устойчивостью, указывает, что среди совсем не закончивших или поздно заканчивающих рост форм нет устойчивых сортов. На срезах, подверженных воздействию различных повреждающих агентов, можно под микроскопом наблюдать различную степень повреждения содержимого клеток в зависимости от того, взяты ли эти срезы из растущих или покоящихся растений. Следовательно, рост каким-то еще не выясненным образом не способствует устойчивости растения. Поэтому своевременный переход растения в состояние покоя является одним из условий, благоприятствующих приобретению устойчивости. Однако одной только приостановки в росте еще не достаточно для того, чтобы растение приобрело необходимую степень устойчивости против обычных для его места произрастания неблагоприятных условий. Для этого необходимы еще дополнительные процессы, сущность которых мало известна. Советскими учеными (Туманов, 1940) выяснено, что для благополучной перезимовки растения должны не только своевременно закончить свой рост, но также успешно пройти процессы закаливания.

Учитывая сказанное, уже теоретически трудно ожидать полного параллелизма между степенью устойчивости растений и глубиной и продолжительностью их периода покоя.

Многочисленными исследованиями установлено, что покой у различных растений выражен не с одинаковой интенсивностью. Так, Перетолчин (1904), определив продолжительность периода покоя у ряда древесных пород, приходит к заключению, что дуб,

очевидно, не имеет глубокого покоя. Наиболее подавлен рост у дуба с конца августа до середины октября. Но этот период нельзя назвать глубоким покоем, так как рост, хотя и слабый, все же возможен. Быстрое возрастание интенсивности роста начинается с января. По данным того же автора, для липы состояние глубокого покоя падает на август и сентябрь, последующего — на октябрь, ноябрь и декабрь, а состояние вынужденной недеятельности начинается с января.

Молиш (1909) приводит данные о продолжительности периода покоя у 24-х видов древесных растений. Он указывает, что некоторые из исследованных им растений были способны раскрывать почки уже в начале зимы, другие же — в середине зимы и, наконец, имелись отдельные растения, способные к прорастанию только в конце зимы.

Особенно подробные исследования проведены Говардом (1906) по определению продолжительности периода покоя у многочисленных видов кустарников и древесных пород, преимущественно европейского, азиатского и североамериканского происхождения. Из 234 видов древесных растений, поставленных автором в теплую оранжерею на отрастание в конце октября, в рост тронулись почки у 125 видов, тогда как у остальных 109 видов они оставались в покое; из 283 видов, перенесенных в теплое помещение в первой половине января, распустили почки растения 244 видов, 39 видов не тронулись в рост. Из растений 63 видов, 26 февраля перенесенных в теплое помещение, не обнаруживали признаков роста растения 5 видов; из растений 10 видов, поставленных на отрастание 17 марта, пробудились почки у представителей 9 видов. Следовательно, больше половины (около 55%) древесных растений умеренной зоны заканчивают период покоя очень быстро и способны давать рост уже в начале зимы; приблизительно 30% заканчивает период покоя в середине зимы, и только около 15% — в конце зимы. Приведенные факты показывают, что продолжительность периода покоя у преобладающего большинства древесных пород оказывается короче неблагоприятного осенне-зимнего периода, причем глубокий покой — фаза наиболее сильно выраженного состояния покоя — обычно приходится на осенние месяцы (сентябрь, октябрь, отчасти ноябрь). В середине зимы, когда от растений требуется максимальная устойчивость, они уже могут и не находиться в состоянии органического покоя или, в лучшем случае, заканчивать его.

Указания на отсутствие полного совпадения между глубиной покоя и устойчивостью растений к низким температурам находим в работах Поярковой (1924), Чендлер (1937) и ряда других ученых.

Винклер (1913), Кесслер (1935) и ряд других авторов приходят к заключению, что после прохождения растениями периода покоя у них нельзя заметить резкого снижения устойчи-

вости. Снижение устойчивости наблюдается лишь в том случае, если растения после окончания периода покоя будут поставлены в благоприятные для роста условия. Только с возобновлением ростовых процессов растения резко теряют свою устойчивость. Такие условия могут создаваться в мягкие зимы с длительными оттепелями. В этих условиях растения с продолжительным периодом покоя будут иметь явные преимущества перед растениями с коротким покоем.

В отношении продолжительности и глубины покоя у растений в природе отбор происходил в зависимости от экологических условий. Показательным в этом отношении исследования Мороза (1948), который изучал покой у 123 видов декоративных древесных растений и у 116 сортов различных плодовых культур. Выявилась отчетливо связь покоя с происхождением растений, с условиями их местообитания. Автор указывает, что, чем южнее районы, в которых культивируются те или иные сорта, тем продолжительнее их период покоя и, наоборот, сорта, культивируемые в более северных районах, сравнительно быстро заканчивают период покоя. Биологическая целесообразность такой связи вполне очевидна. В районах с суровыми зимами для растений важна не столько продолжительность покоя, сколько важен своевременный переход их в состояние покоя, так как низкие температуры зимы удерживают растение в состоянии вынужденной не деятельности, при которой оно не теряет приобретенной устойчивости.

Отсюда вытекает немаловажный вывод для садоводческой практики. Усилия садоводов должны быть направлены к тому, чтобы в местностях с мягкими зимами у плодовых деревьев создавать более продолжительный период покоя; в тех же районах, где имеют место суровые зимы и от растений требуется высокая устойчивость, необходимо добиться, чтобы растения своевременно закончили свой рост и перешли в состояние покоя.

Васильев (1956) указывает, что у субтропических древесных растений, так же как и у древесных пород северной и умеренной зон, осенне-зимний покой тесно связан с происхождением. Растения из более южных районов субтропической зоны, где зима очень мягкая, как правило, не имеют покоя. Растения из более северных районов этой зоны, с более холодной зимой, имеют отчетливый покой и обладают большей морозостойкостью. Следовательно, у субтропических растений связь между продолжительностью покоя и морозоустойчивостью выступает отчетливее, в противоположность древесным и кустарниковым формам северной и умеренной зоны.

Резюмируя сказанное, можно период покоя у растений определить как биологически полезное свойство, выработанное в определенных экологических условиях для переживания растениями неблагоприятных для вегетации условий. В состоянии покоя растения обладают повышенной устойчивостью, которая

резко снижается с возобновлением ростовых процессов. Такое понимание значения периода покоя в жизни растения без дальнейших пояснений показывает, насколько важным с теоретической, так и с практической стороны является его изучение, сознательное овладение и вместе с тем умение управлять им.

2. О причинах периода покоя. Период покоя — наследственно закрепленное свойство растений

Тот факт, что растения переносят период неблагоприятных сезонных климатических условий в состоянии покоя, легко наталкивает на предположение, что эти неблагоприятные условия и являются непосредственными причинами перехода растений в состояние покоя.

В вопросе о причинах чередования периодов роста и покоя у растений в науке издавна боролись два противоположных взгляда.

Шимпер (1935), а до него Трейб (1887) и Габерландт (1893) утверждали, что периодичность в росте растений вызывается исключительно внутренними причинами. Того же мнения придерживались Райт (1905), Фолькенс (1912) и Гюбер (1898).

Основой для этого взгляда послужили наблюдения, проведенные целым рядом известных исследователей над жизнью растительности в тропиках.

Трейб еще в 1887 году, проводя наблюдения в ботаническом саду в Бейтензорге (на острове Ява) обратил внимание на то, что растения здесь, несмотря на постоянство климатических условий, показывают смену роста и покоя.

Шимпер наблюдал поведение некоторых древесных растений умеренной зоны в условиях тропиков. Оказалось, что многие из них в новых условиях в течение ряда лет упорно сохраняют присущую им на своей родине периодичность роста и покоя. Кроме того, он же установил, что древесные растения тропических местностей с очень слабой климатической периодичностью не вегетируют в течение всего года, а способны приостанавливать рост и сбрасывать листья. Шимпер (1935) пишет: «Есть вечнозеленые растения, которые сбрасывают свою листву в один, два и иногда даже в шесть периодов и при этом постоянно или тоже в соответствующие периоды образуют новые листья».

Детальные исследования тропической растительности принадлежат Фолькенсу (1912). На основании многолетних исследований автор приходит к выводу, что в жизни тропических растений имеет место определенная периодичность в сбрасывании листьев и образовании новых побегов. Продолжительность периода покоя у этих растений, т. е. период времени, в течение которого они находятся без листьев, оказывался весьма различ-

ным, и для некоторых групп растений колебался от нескольких дней до двух месяцев. По сообщениям автора, листопад у тропических растений начинается не одновременно и совершенно не приурочен к определенному времени года. Отмечаются даже большие различия в отношении времени появления и продолжительности листопада у отдельных деревьев одного и того же вида, и нередко случаи, когда ветки на одном и том же растении ведут себя в этом отношении неодинаково. Вот что пишет об этом Фолькенс: «Мы видим два дерева того же вида рядом, и одно из них выгоняет новые побеги, другое — нет. Обычно последнее последнее начинает эту выгонку спустя дни и недели, но далеко не так редко спустя лишь месяцы. Мы видим на одном и том же дереве, как почки распускаются совсем в различное время; видим, что целые ветви или их система сбрасывают листья и снова покрываются ими, тогда как ветви, ниже и выше расположенные, не дают никаких изменений». В конечном итоге автор заключает, что «сбрасывание (листьев) и выгонка (побегов) протекают в тропиках только в исключительных случаях не периодически: периодичность же является правилом. Однако в Бейтензорге она не стоит ни в какой связи со сменой климата».

Таким образом, все указанные авторы приходят к единогласному заключению, что у огромного большинства тропических растений имеется определенный ритм роста и покоя. Правда, здесь ритм не проявляется с такой правильностью и единообразием, с каким он обнаруживается у растений северной и умеренной зоны. Невозможность прямо связать наблюдаемую периодичность роста тропических растений с условиями внешней среды, характеризующейся своим постоянством, послужила основой для формирования взгляда о наличии у растений якобы автономного ритма ростовых процессов. С тропической растительности этот взгляд был затем распространен на объяснение причин смены периодов роста и покоя у растений умеренной зоны. Главный довод, который приводился здесь в пользу этого взгляда, заключался в утверждении, что процессы подготовки и переход растений в состояние покоя совершаются с большой правильностью и задолго до того, как наступают неблагоприятные внешние условия; притом, свойственный растениям умеренной зоны правильный ритм роста и покоя упорно сохраняется при переносе их в условия постоянного климата, например, в тропики. В наиболее чистом виде сущность рассматриваемого взгляда заключается в том, что ритмы развития растений обуславливаются исключительно внутренними причинами и совершенно не зависят от внешних условий, являясь по своей природе абсолютно самостоятельными процессами, присущими только тому или иному растительному организму. Растение само по себе способно, в силу присущей ему внутренней ритмичности, переходить периодически из состояния роста

в состояние покоя. Нетрудно видеть, что носители и сторонники этого взгляда не рассматривали растительный организм в диалектическом единстве с условиями существования, а отрывали организм от среды и тем самым неизбежно возрождали виталистическое объяснение сущности жизненных явлений.

Одним из первых, кто выступил с богатым экспериментальным материалом против мнения о якобы присущей самой природе растения периодичности роста и покоя, был Клебс (1912, 1913, 1915, 1917). Ценнейшим результатом многолетних работ Клебса является установление зависимости фаз развития растений от внешних условий. Клебс утверждал, что и все периодические явления в жизни растений, в том числе ритм роста и покоя, возникают всегда в результате взаимодействия растительного организма с внешней средой. В своей работе «О периодических явлениях у тропических растений» (1912) он писал: «Отношение растения к окружающей среде является основной проблемой, которая лежит в основе исследования всех жизненных процессов. Речь идет не о том, чтобы все объяснить внешними условиями, но речь идет лишь об установлении отношения внешней среды к специфической структуре растения. При этом внешняя среда действует лишь косвенно, так как определяет состояние клетки, что я называю изменчивыми внутренними условиями. Более глубокий анализ этих процессов: определение внутренних изменений клеток связано с большими трудностями. Гипотеза, высказанная мною и другими исследователями относительно периода покоя может быть отвергнута, дополнена. Но это не меняет в принципе того положения, что жизненные процессы в какой-то степени зависят от внешней среды». На многочисленных объектах (грибах, водорослях, высших растениях, клубнях, луковичах) автор показал, что период покоя у растений находится в самой тесной зависимости от условий произрастания. Путем соответствующей культуры растений Клебсу удалось в значительной степени изменять время наступления периода покоя, а некоторые растения даже заставить в течение многих лет вегетировать непрерывно.

По мнению Клебса, и у тропической растительности причины смены роста и покоя необходимо искать во внешних условиях. Производя опыты с тропическими растениями в оранжерейных условиях, он заметил, что наступление у них периода покоя может быть вызвано снижением интенсивности освещения и ограничением доступа питательных веществ. Отсюда Клебс делает вывод: в тропиках с равномерным влажным и теплым климатом неблагоприятные для роста растения условия создаются в процессе вегетации самим растением. Одним из таких определяющих факторов, обуславливающих ритмический рост тропических растений, по его мнению, является обеднение корнеприлегающего слоя почвы питательными солями по мере роста растений. Происходящее во время покоя восстановление утра-

ченных запасов питательных веществ в почве приводит к новому возобновлению роста растений. Искусственно производя регулирование притока питательных веществ к отдельным веткам растения, Клебс мог заставить их вегетировать более продолжительное время по сравнению с ветками, к которым доступ питательных веществ был ограничен.

Опыты с различными растениями, поставленные с большим экспериментальным искусством, привели Клебса к заключению: никакой внутренней периодичности, не зависящей от внешних условий, у растений нет. Причину любого явления в жизни растений, в том числе ритма роста и покоя, следует искать во внешних условиях. Последние в полном смысле слова определяют состояние растения — в покое оно или же деятельно.

Мы остановились более подробно на работах Клебса, так как они представляли значительный шаг вперед в изучении ритма роста и покоя у растений и правильно ориентировали исследователей в поисках причин, лежащих в основе этого явления, хотя взглядам Клебса были присущи серьезные недостатки и ограниченность. Ставя в заслугу Клебсу его убедительные доказательства о необходимости обращаться к внешним условиям при изучении жизненных процессов у растений, следует подчеркнуть, что для Клебса оставались непонятными те закономерности, которые лежат в основе взаимодействия организма с внешней средой. Он не сумел связать применяемый им с большим искусством экспериментальный метод исследования с историческим. Поэтому опыты Клебса и выводы его не выходили за рамки индивидуального развития организма, хотя автор и пытался доказать, что то, что кажется независимым от внешних условий, в действительности от них зависит. Здесь уместно напомнить высказывание великого русского ботаника-физиолога К. А. Тимирязева: «. Признавая вполне могущество экспериментального метода, мы в то же время сознаем, что его одного не достаточно для объяснения всей совокупности явлений, совершающихся в организмах, что для этого необходимо еще возможно полное восстановление их исторического прошлого» (1939).

Эта ограниченность взглядов Клебса позволила ему целый ряд важных явлений в жизни растений, в том числе и причины ритма роста и покоя, свести, в конечном счете, к простому соотношению, которое устанавливается в процессе вегетации в растениях между определенными группами веществ.

Кроме Клебса, целый ряд других ученых сосредоточили свое внимание на доказательстве зависимости периодичности роста растений от внешних условий. Необходимость разрешения вопроса о причинах чередования ритма роста и покоя определялась не только большим теоретическим интересом, но и многогранной практической значимостью его. Развитие научной мысли и шло к удовлетворению этих двух потребностей.

В местностях с отчетливо выраженной сменой климатических условий рост растений может происходить в рамках вполне определенных благоприятных периодов, тогда как для перенесения неблагоприятных периодов растения должны прекратить свой рост. В силу этого правильно повторяющаяся смена сезонных изменений не могла не привести к выработке у растений соответствующей правильной смены периодов роста и покоя. Эта смена периодов роста и покоя на фоне периодической смены климатических условий оказалась чрезвычайно полезным способом приспособления для растений и была закреплена в их наследственном основании.

Что тот или иной ритм роста и покоя, выработанный у растений под воздействием внешних условий, впоследствии сделался наследственно закрепленным, наглядно показывают примеры той устойчивости, с которой растения удерживают свойственный им на родине ритм роста и покоя в новых условиях культуры; например, растения умеренных зон в условиях тропиков. Интересным в этом отношении являются наблюдения английских ученых над поведением растений на острове Реюньон (группа Маскаренских островов), ввезенных туда из Средней Европы.

Бордаж (1910) указывает, что на этом острове деревца персика в первые годы выращивания около полутора месяцев находятся в состоянии покоя, совершенно обнаженные от листвы. Лишь со временем период покоя постепенно укорачивается, и персик из летнезеленого становится вечнозеленым. По наблюдениям того же автора, персику, ввезенному на остров Реюньон из Франции уже привитым, требуется 20—25 лет, чтобы стать вечнозеленым, тогда как персик, выращенный прямо из косточки, делается вечнозеленым уже через 12—15 лет. Также и период покоя в первом случае вначале бывает продолжительностью около двух с половиной месяцев, а во втором — только около полутора месяцев. Следовательно, у молодых растений период покоя, как и любое другое наследственное свойство, оказывается более податливым к изменению, чем у старых растений.

Бордаж описывает, что подобно персику на острове Реюньон лишь со временем приобрели постоянную листву и соответственно этому изменили свойственный им ритм роста и покоя ряд других древесных пород европейского происхождения: яблоня, айва, дуб, шелковица, бумажная шелковица, виноградный куст, вавилонская ива, гранат и спирея. У яблонь и айв Бордаж констатировал, что приобретенный новый жизненный ритм передается по наследству.

На основании 5-летних фенологических наблюдений над дикорастущими и заносными растениями территории Батумского ботанического сада Дмитриева (1948) отмечает, что все травянистые растения тропического происхождения и много-

летники субтропического приобрели строгую сезонность жизни, свойственную северным растениям на их родине, а северные (бореальные) утратили сезонность, вегетируют круглый год, цветут и плодоносят на протяжении многих месяцев.

На всех этих примерах еще раз наглядно видно, что наблюдаемый у растений тот или иной ритм роста и покоя не является каким-то навсегда данным и неизменным свойством, а постоянно изменяется и перестраивается соответственно изменению условий внешней среды. Об относительной самостоятельности (независимости от внешних условий) этого ритма можно говорить лишь постольку, поскольку он стал наследственно закрепленным свойством. Иными словами, растение будет сохранять усвоенный им на родине жизненный ритм в новых условиях существования лишь до тех пор, пока старая консервативная наследственность не уступит места новой наследственности, соответствующей измененным условиям произрастания.

Таким образом, правильный подход к пониманию явления покоя у растений диктует необходимость рассматривать внутренние и внешние условия не в отрыве друг от друга, а в их единстве. На период покоя у растений нужно смотреть, как на закрепленное наследственностью приспособление к перенесению неблагоприятных условий вегетации. Как всякое наследственно закрепленное свойство, период покоя развивается из природы растения под воздействием условий окружающей среды. Необходимость именно такого подхода к изучению периода покоя впервые указана в трудах И. В. Мичурина и его продолжателей.

Мичурин (1939) неоднократно подчеркивал, что даже такое важное явление в жизни растений, как период покоя, вызывается не только внутренними причинами, но зависит также от влияния внешней среды. «Период покоя у растений, — указывает Мичурин, — можно различными способами передвинуть, укоротить или совершенно исключить». В опытах по переделке наследственной природы растений он обнаружил один из путей, при помощи которого период покоя у растений может быть даже полностью устранен. Мичурин описывает, как ветка подвоя груши под влиянием привитого на ней черенка лимона перестала сбрасывать на зиму листья и начала вести себя как вечнозеленое растение.

Интересно остановиться здесь на результатах опытов Свирской (1951) по изменению периода покоя клубней картофеля при вегетативной гибридизации. Она в качестве привоя и подвоя употребляла сорта картофеля, отличающиеся по длительности состояния покоя у клубней. В результате исследования ею было установлено, что почти во всех вариантах обнаружилось действие привоя на подвой, а именно привой с коротким периодом покоя клубней вызвал укорачивание покоя в клубнях подвоя, и наоборот.

В настоящее время, основываясь на указаниях Мичурина,

в нашей стране ученые и селекционеры путем гибридизации получили сорта картофеля, клубни которых не имеют периода покоя, т. е. могут прорасти сразу после уборки. Сюда относятся гибриды культурных сортов (Брита, Эпикур, Центрофолия, Снежинка, Альма и др.) с так называемыми примитивными видами (Бояцензе, Рыбинии, Кессельбреннери и др.) выделенными из южноамериканского материала. Испытание ряда из них, в частности Эпикур Бояцензе, в условиях юга для двухурожайной культуры дало весьма положительные результаты. (Букасов и др., 1948)

Акад. Лысенко, творчески развивая великое наследие Мичурин, показал, что развитие растений всегда идет через взаимодействие внутреннего с внешним и что, в зависимости от внешних условий, как период вегетации, так и период покоя могут протекать быстрее или же медленнее. Организм нельзя рассматривать в отрыве от внешней среды, в которой он произрастает. Поэтому период покоя, как и любое другое явление в жизни растений, может быть понят только исходя из допущения взаимодействия внутренних условий с внешними. При этом растение не пассивно ассимилирует какие угодно условия внешней среды, но активно избирает и ассимилирует лишь условия, необходимые ему для прохождения цикла индивидуального развития. Эта потребность во вполне определенных условиях внешней среды выработалась у растений исторически и составляет сущность их природы — наследственного основания. Наследственная основа растений является в известной степени консервативной, устойчивой. Успех переделки природы растения будет зависеть от умения расшатать его исторически сложившуюся потребность и тем самым заставить растение ассимилировать несвойственные его природе условия. Переделка природы растений под действием внешних условий совершается не гладко, а в борьбе новой, создающейся наследственности со старой, консервативной наследственностью. Вот почему растения в новых условиях существования усваивают новый, соответствующий этим измененным условиям жизненный ритм не сразу, а лишь через более или менее продолжительный период.

Лысенко указывает, что наследственное основание растений определяет лишь возможность их развития. Для того, чтобы эта возможность превратилась в действительность, в стадии развития (и последних — в органы и признаки) необходимы соответствующие условия существования. Задача и заключается в том, чтобы выяснить, через взаимодействие каких внешних условий с природой растения происходит проявление покоя у них.

Тот факт, что растения еще задолго до наступления неблагоприятных сезонных климатических условий переходят в состояние покоя, не дает возможности утверждать, что эти неблагоприятные условия являются причиной покоя.

гоприятные условия являются непосредственными причинами для наступления периода покоя.

Исходя же из того, что переход многолетних растений в состояние покоя из года в год совершается с большой правильностью, многие ученые, естественно, в поисках причин такой правильной смены обратились к тем внешним условиям, которые обнаруживают такой же правильный ход изменений. Конечно, ни температура, ни влажность или любой другой фактор внешней среды не изменяются с такой правильностью, как световой режим. Поэтому и было предположено, что длина дня, с абсолютной правильностью изменяющаяся в течение года, и служит тем ориентиром времени или астрономическими часами, по которым растительные организмы соразмеряют темп и ритм своего развития (Катунский, 1940). Согласно этому взгляду, с укорачиванием дневного освещения осенью растения переходят в состояние покоя, и с удлинением дня весной они пробуждаются к росту.

Еще Гарнер и Аллард (1923) показали, что, если культивировать с сентября тюльпанные деревья (*Liriodendron tulipifera*) в оранжерее, одни при естественной длине дня, другие — при дополнительном освещении от захода солнца до полуночи, то первые растения нормально вступают в состояние покоя и сбрасывают листья, вторые — растут в течение всей зимы и листопада не имеют.

Богданов (1931) описал для многих лиственных и хвойных древесных пород более раннее прекращение роста и наступление периода покоя при искусственном укорачивании летнего дня.

Вопрос о значении продолжительности дневного освещения для жизни растений нашел дальнейшее уточнение в работах Мошкова и особенно в работах акад. Лысенко.

Исследованиями Мошкова (1935) показано, что путем изменения соотношения между продолжительностью дня и ночи можно в широких пределах управлять временем перехода наших древесных пород в состояние зимнего покоя и вместе с тем изменять их зимостойкость. В его опытах южные растения, т. е. растения короткого дня (белая акация, грецкий орех, абрикос, амурский баркат и ряд др.) своевременно прекращали рост и перезимовывали в Ленинграде лишь тогда, когда летом для них на несколько часов укорачивалась длина дня. Вегетировавшие все лето при длинном ленинградском дне растения не успевали своевременно заканчивать свой рост и погибли от последующих низких температур.

Далее Мошкову удалось детерминировать в вегетации растений те периоды, в течение которых продолжительность дневного освещения оказывает наиболее сильное влияние на время вступления растений в покой и развитие у них достаточной степени холодостойкости. Оказалось, что для южных культур в северных усло-

виях для своевременного прекращения роста нужно изменить соотношение продолжительности дня и ночи не в течение всего благоприятного для вегетации периода, а лишь в сравнительно короткий отрезок его: в частности, для белой акации и некоторых других исследованных растений с 16 июля до 7 августа.

В свете теории стадийального развития акад. Лысенко значение фотопериодов для жизни растений находит свое объяснение в световой стадии развития, наступающей после прохождения растениями стадии яровизации. Лысенко указывает, что для прохождения световой стадии растениям длинного дня нужен свет, а растениям короткого дня — темнота, но вовсе не само чередование светлого и темного времени суток. Следовательно, не требование фотопериодов, а потребность в факторе света и темноты присуща природе растения. Притом эта потребность является необходимой лишь для определенного отрезка цикла развития растений, именно, для световой стадии. Растения, прошедшие световую стадию, могут развиваться в условиях дня любой продолжительности.

Таким образом, световой режим играет огромную роль в жизни растений, определяя возможность прохождения световой стадии их развития. При регулировании продолжительности дневного освещения становится возможным изменять продолжительность одной из стадий развития растений и тем самым передвигать сроки наступления последующих стадий, а, следовательно, в конечном счете, определять и время вступления растений в покой. Так как переход растения в состояние покоя возможен лишь на определенном этапе его развития, то время этого перехода будет зависеть от темпа всего предшествующего развития. Поэтому можно сказать, что все те факторы внешней среды, которые ускоряют темп развития растений, будут ускорять и время перехода их в покоящееся состояние и, наоборот, все те внешние условия, которые будут замедлять обычный ход развития, отодвинут и время нормального вступления растений в состояние покоя.

К заключению, что световой режим влияет на переход растения в покой главным образом не непосредственно, а через развитие, приводят как опыты Мошкова, так и данные ряда других исследователей. Так, в опытах Мошкова, как уже указывалось выше, световой режим оказывал заметное влияние на время прекращения роста растений не на всем протяжении вегетационного периода, а лишь на определенном отрезке его.

Гарнер и Аллард значительно удлиняли продолжительность вегетации растений тем, что не давали им, очевидно, возможности пройти световой стадии развития.

Если бы переход растения в состояние покоя обеспечивался лишь укорочением дня к осени, то следовало бы ожидать, что непрерывным освещением будет устранена причина этого перехода. Однако, опыты Мальчевского (1946) не подтверждают по-

добного взгляда. Мальчевский наблюдал, что сосна при выращивании на круглосуточном электрическом освещении не росла непрерывно, а давала в течение одного года три годичных кольца.

На основании рассмотренных примеров, количество которых можно было бы увеличить, трудно предполагать, чтобы один какой-либо фактор окружающей среды, в том числе и продолжительность дневного освещения, определял правильный ритм роста и покоя у растений. Лучше согласуется с известными данными то предположение, что ответственными за своевременный переход растения в состояние покоя являются все те условия внешней среды, которые обеспечивают нормальный темп прохождения растением годичного цикла развития. Растение подводится к состоянию покоя всем ходом своего развития. В процессе самого развития растения создают условия, определяющие время перехода их из деятельного состояния в состояние покоя. Ясно, однако, что вопрос о причинах покоя у растений ввиду превалирования в нем догадок над фактами нуждается в более глубоком изучении.

3. Условия, к которым приспособлены растения во время зимнего покоя

Погружение растения в покой есть переход его в новое состояние, находясь в котором, растение требует вполне определенных внешних условий. Если эти условия не будут предоставлены, то растение будет задержано в покоящемся состоянии, т. е. не сможет своевременно выйти из него. Чтобы решить, к каким же условиям приспособлены растения в состоянии покоя, необходимо обратиться к анализу тех внешних условий, которые имеют место во время их покоящегося состояния, ибо только к наличным условиям мог идти процесс приспособления. Несомненно, что во время покоя на растение действует целый ряд условий окружающей среды, однако значение их для растения в этот период не является одинаковым.

Еще авторы первых методов искусственной выгонки растений (Молиш, Иогансен, Говард) наблюдали, что растения тем легче пробуждаются из покоя, чем позже они были взяты из естественной обстановки, т. е., чем дольше они подвергались воздействию пониженных температур.

Мюллер-Тургау (1885) достаточно было выдержать клубни картофеля в течение двух недель при температурах, близких к нулю, чтобы они приобрели способность сразу же прорасти.

Промораживание издавна служит излюбленным методом выгонки декоративных древесных растений и цветов. Так, например, почкам *Cornus max* по данным Молиша (1909) требуется различное время для полного распускания в зависимости от того, когда они были перенесены в теплую оранжерею:

для почек, перенесенных	5 ноября,	потребовалось	53 дня,
„ „ „	5 декабря,	„	23 дня,
„ „ „	5 января,	„	13 дней,
„ „ „	5 февраля,	„	10 дней.

Аналогичные результаты приводит Иогансен (1906) для луковиц тюльпанов «*La Reine*».

Интересны в этом же отношении наблюдения Иогансена над поведением двухгодичных сеянцев *Quercus pedunculata*. Одна часть растений поздней осенью подвергалась действию пониженных температур. В конце ноября эти растения после предварительного медленного оттаивания были перенесены в теплую оранжерею, где культивировались дальше. Вторая группа растений не подвергалась охлаждению и все время находилась в оранжерее. Разница в поведении обеих групп растений сказана немедленно. В то время, как первые растения через 31 день распустили свои почки, вторые осенью впали в покой и только весной вышли из этого состояния.

В наших опытах одна часть веток сирени была перенесена в теплое помещение осенью, другая — в декабре. Полное распускание почек у второй партии веток произошло через 10—14 дней, тогда как у первой партии распускание отдельных почек наметилось лишь во второй половине зимы.

Влияние различных температур на продолжительность периода покоя у ясеня и липы специально изучал Вебер (1916). В его опытах продолжительность периода покоя у растений, в конце осени перенесенных в теплую оранжерею, оказалась равной 15 месяцам; у веток же, в январе получавших пониженную температуру в течение 20 суток, период покоя продолжался 8 месяцев; у третьей группы растений, выдержанных до января в холодной оранжерее, с температурными колебаниями от $+12^{\circ}$ днем до $+2^{\circ}$ ночью, период покоя заканчивался через 5 месяцев. Минимальная продолжительность периода покоя (4 месяца) оказалась у контрольных растений, до января находившихся в естественных условиях. Эти опыты наглядно указывают на необходимость пониженных температур для нормального прохождения периода покоя у растений.

В садоводческой практике известны неоднократные случаи, когда слишком мягкие по сравнению с обычными зимы приводят к затяжке распускания почек весной и отрицательно сказываются на последующем плодоношении плодовых деревьев (Чендлер, Кимбал и др., 1937)

Соколова (1939) указывает, что у персика и миндаля период покоя лучше всего проходит при температурах немного выше нуля. Если же эти растения выдерживать при высокой температуре $18-29^{\circ}\text{C}$, то прохождение периода покоя в сильной степени задерживается.

По мнению Потапенко (1940), растения в покоящемся состоянии проходят фазу пониженной температуры. Для протека-

ния этой фазы, как указывает автор, наиболее благоприятными являются температуры от 0 до 10° С. При более высоких температурах прохождение фазы пониженной температуры, а тем самым и периода покоя, сильно задерживается.

Сравнительно недавно Мороз (1948) с целью выяснения влияния охлаждения на продолжительность периода покоя провел обширные наблюдения над 123 видами декоративных древесных пород, взятых из различных географических районов нашей страны. Автор подвергал срезанные ветки растений в начале осени воздействию пониженных температур от 0 до +5° С. Продолжительность охлаждения была равной 15—30—45—60 дням, после чего ветки ставились на отрастание в теплую оранжерею с температурой 15—17° С. Оказалось, что лишь незначительная часть растений, около 10%, оказалась способной к прорастанию без охлаждения (виды *Berberis*, три вида *Lonicera* и некоторые др.). Эти растения, по предположению автора, имеют настолько слабо выраженный покой, что могут его закончить в течение первой половины осени при сравнительно повышенных температурах. После 15-дневного охлаждения количество растений, раскрывших свыше 80% наличных на них почек, увеличилось до 25%, после 30-дневного охлаждения количество таких растений составляло 50%, после 45-дневного охлаждения — 65% и, наконец, после 60-дневного охлаждения — 85%, и не выгоняли почек только 15% из исследованных растений. В конечном итоге автор приходит к заключению, что основным внешним условием, определяющим прохождение периода покоя в течение осени и зимы, является пониженная температура от 0 до 10° С.

Петровская (1955), обобщая результаты исследований ряда авторов, изучавших значение пониженной температуры для прохождения периода покоя и весенне-летнего развития, делает заключение, что действие пониженной температуры в зимнее время необходимо для дальнейшего нормального развития растений. Оптимальной температурой для нормального прохождения состояния зимнего покоя у древесно-кустарниковой растительности умеренного климата является температура от +5° С и до нескольких градусов ниже нуля. Если температура зимой выше +5° С, то у растений во время весенне-летнего развития наблюдается ряд ненормальных явлений: позднее и очень недружное распускание почек, растянутое цветение, угнетенный рост побегов и даже понижение вкусовых качеств плодов. Потребность в пониженных температурах во время покоя значительно выше у растений холодного, чем умеренного и теплого климата.

Следовательно, имеется довольно большее количество согласующихся друг с другом данных, дающих право утверждать, что основным внешним фактором, к которому приспособлены растения во время зимнего покоя и в отсутствии которого их

покой не может нормально протекать, является пониженная температура (приблизительно в пределах 0—10° С) с положительным знаком. Состояние зимнего покоя вошло в цикл развития древесно-кустарниковых растений умеренного климата. Без прохождения периода покоя эти растения не могут развиваться нормально. Все это углубляет значимость изучения периода покоя как необходимого этапа в нормальном цикле развития растений.

Заключение

В настоящей обзорной статье были рассмотрены некоторые вопросы периода покоя у растений, по линии которых дальнейшее изучение этой фазы в жизни растений заслуживает особого внимания.

Период покоя характеризуется как биологически полезное свойство, возникшее у растений в определенных экологических условиях для переживания неблагоприятных периодов вегетации. Благодаря периоду покоя растения в условиях холодного и умеренного климата избегают преждевременного распускания почек под влиянием периодов теплой погоды, могущих иметь место в предзимний период, и тем самым избегают опасности вымерзания. В южных районах умеренной зоны с более длинной осенью и мягкой зимой период покоя у растений оказывается также соответственно продолжительнее. В большинстве случаев растения выходят из состояния покоя к тому времени, когда обычно устанавливается устойчивая зимняя погода.

С вступлением в состояние покоя у растений повышается устойчивость к неблагоприятным осенне-зимним условиям, которая, однако, не достигает еще необходимого максимума. Для этого необходимо, чтобы растения успешно прошли еще первую и вторую фазу закаливания. Можно считать, что период покоя является одной из необходимых предпосылок для успешного прохождения растениями при наличии соответствующих условий процессов закаливания, поскольку благодаря своевременному ограничению ростовых процессов создаются условия для накопления пластических веществ, главным образом крахмала, который с наступлением пониженных температур превращается в защитные вещества.

С выходом из состояния покоя растения не теряют способности к приобретению устойчивости, если только отсутствуют условия, стимулирующие их к росту. Устойчивость растений может повышаться и в состоянии вынужденного покоя. В связи с этим в местностях с устойчивой зимой продолжительность покоя у растений не имеет существенного значения; здесь важно, чтобы растения своевременно вошли в состояние покоя. Наоборот, в местностях с неустойчивой теплой зимой растения с продол-

жительным покоем имеют явные преимущества перед растениями с коротким периодом покоя.

Среди зимующих растений встречаются и такие, которые не имеют заметно выраженного глубокого покоя и, несмотря на это, они способны развивать необходимую устойчивость. По-видимому, у таких растений соотношение между приходом и расходом пластических веществ, создаваемых в процессе фотосинтеза, складывается таким образом, что они способны накопить необходимые запасы пластических веществ помимо ограничения ростовых процессов. Изучение физиологических особенностей растений, приобретающих необходимую устойчивость без вхождения в состояние покоя, имеет, по нашему мнению, большое значение для выяснения теоретических основ зимостойкости растений.

Наблюдаемая у растений та или иная ритмичность роста не является каким-то навсегда данным и неизменным свойством; она постоянно изменяется и перестраивается соответственно изменениям условий произрастания растений.

На период покоя необходимо смотреть как на закрепленное наследственностью свойство растений. В этом находят объяснение известные примеры того упорства, с которым растения в новых условиях произрастания теряют приобретенный ими на родине ритм роста. Как всякое другое наследственно закрепленное свойство, период покоя развивается из природы растений под воздействием условий окружающей среды. При помощи внешних условий можно регулировать сроки вхождения растений в состояние покоя и оказывать влияние на его продолжительность. В целях регулирования периода покоя особого внимания заслуживает выработка и использование приемов преодоления консерватизма наследственности и направленного воспитания растений на определенных фазах развития, когда растительные организмы оказываются наиболее восприимчивыми к внешним воздействиям.

Вопрос о причинах периода покоя остается еще мало выясненным. То обстоятельство, что растения задолго до наступления неблагоприятных осенне-зимних условий входят в состояние покоя, делает неприемлемыми взгляды, согласно которым эти неблагоприятные условия являются непосредственной причиной наступления периода покоя. На основании имеющихся данных можно предполагать, что ответственными за своевременный переход растений в состояние покоя являются все те условия внешней среды, от которых зависит успешность нормального прохождения всех предшествующих периоду покоя фаз вегетации. В процессе развития растений создаются условия, определяющие время перехода растений из состояния роста в состояние покоя. Растения подводятся в состояние покоя всем ходом предшествующего развития.

При выяснении причин периода покоя у растений до сих пор

основное внимание обращалось на те условия внешней среды, от которых зависит интенсивность проявления ростовых процессов, и незаслуженно мало внимания обращалось на то, какое выражение эти факторы приобретают во внутренней среде растений. Известно, что внутренняя среда организма обладает совершенно иными параметрами, чем те, которые наблюдаются в биосфере. В этой среде осуществляются сложные взаимодействия между органами и частями организма, оказывающими на их ростовые процессы не менее существенное влияние, чем условия внешней среды. Эти взаимодействия могут рассматриваться как форма преломления внешних условий, воздействующих на организм, в их внутренней среде. Выяснение внутренних взаимодействий, устанавливающихся в процессе вегетации между органами и частями растений, особенно в системе «лист-почка-корень», можно думать, обогатит наши знания новыми данными относительно причин периода покоя у растений.

Погружение растений в состояние покоя есть переход их в новое физиологическое состояние, находясь в котором, растения требуют вполне определенного комплекса внешних условий. Имеется довольно большое количество согласующихся данных, дающих право утверждать, что основным внешним фактором, к которому приспособлены растения умеренного климата во время осенне-зимнего покоя и в отсутствии которого их покой не может протекать нормально, является пониженная температура (в пределах от 0 до 10) с положительным знаком. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что растения для прохождения периода покоя требуют приблизительно тех же температур, как и для первой фазы закаливания. Дальнейшие исследования должны показать, имеет ли указанное совпадение случайный или же каузальный характер.

Дальнейшего углубленного изучения требует вопрос о значении других факторов, кроме температуры, для прохождения растениями состояния покоя, поскольку полученные при изучении данного вопроса результаты способствуют более глубокому пониманию природы покоя у растений, а также имеют большое прикладное значение для выработки оптимальных режимов ранней выгонки растений и рациональных основ хранения сельскохозяйственных продуктов (клубней, луковиц, корнеплодов, семян).

Согласно взглядам многих исследователей состояние осенне-зимнего покоя вошло в цикл развития древесной и кустарниковой растительности. Без прохождения периода покоя эти растения не могут в дальнейшем нормально развиваться. В состоянии покоя в клетках растений происходят какие-то еще мало выясненные глубокие изменения, на основе которых становится возможным их дальнейший нормальный рост и развитие. Все это несомненно усугубляет значимость изучения периода покоя как необходимого этапа в нормальном цикле развития растений.

Однако данный взгляд принимается не всеми исследователями, поскольку известно, что некоторые органы растений, например, зимующие почки, могут распускаться в год их заложения без предварительного прохождения периода покоя. Является ли период покоя у растений обязательной фазой в нормальном цикле их развития или же при известных условиях это свойство растений может оставаться в рецессиве — разрешения этого вопроса необходимо ожидать от дальнейших исследований.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов П., 1931. О фотопериодизме у древесных пород. Изд. Всесоюзного ин-та лесного хоз.
- Букасов С., Воскресенская, О., Камераз, А., Лехнович, Б. 1948. Культура картофеля. Ленинградск. газ.-журн. и книжн. изд.
- Васильев И., 1956. Зимовка растений. Изд. АН СССР.
- Дмитриева А., 1948. Фенология дикорастущей флоры Батумского ботанического сада. Ботан. журн., т. 33, № 1.
- Лысенко Т., 1948. Агробиология. Сельхозгиз.
- Мальчевский В., 1946. Применение искусственного света для ускорения роста и развития сеянцев древесных пород. Труды Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. IV, вып. 1.
- Мичурин И., 1939. Принципы и методы работы. Соч., т. I. Сельхозгиз.
- Мороз Е., 1940. Влияние пониженных температур на рост и развитие древесных растений. Эксперимент. ботаника.
- Мороз Е., 1948. Экспериментально-экологические исследования периода покоя у древесных растений. Эксперимент. ботаника, сер. IV, вып. 6.
- Мошков Б., 1935. Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Тр. по прикл. бот., ген. и селекц., сер. III, № 6.
- Перетолчин К., 1904. Изменение запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя. Изв. Лесного ин-та, вып. II.
- Петровская Т., 1955. Состояние покоя цветочных почек древесно-кустарниковых растений. Тр. ин-та физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, т. IX.
- Потапенко Я., 1940. Биология развития плодовых растений. Усп. совр. биологии, 13.
- Пояркова А., 1924. О соотношении между глубиной зимнего покоя, превращением запасных веществ и холодостойкостью у древесных растений. Тр. Ленингр. Общ. ест., т. 54, вып. 3.
- Свирская С., 1951. Изменение периода покоя клубней картофеля при вегетативной гибридизации. Природа, № 11.
- Соколова Н., 1939. Устойчивость персика и миндаля к низким температурам. Биох. и физиолог. др. и кустарн. южн. пород. Гос. Никитск. бот. сад.
- Тимирязев К., 1939. Исторический метод в биологии. Соч., т. VI, стр. 61.
- Allen, F W., 1914. Factors correlated with hardiness in the apple. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., II.
- Bordage, E., 1910. A propos de l'hérédité des caractères acquis. Detner contre Weismann. Bull. sci. Fr. et Belg., t. XLIV. 7-me sér., v. II.
- Haberlandt, G., 1893. Botanische Tropenreise. Leipzig.
- Garner, W. and Allard, H., 1923. Further studies in photoperiodism, the response of the plant to relative length of day and night. Journ. Agr. Res., 23.
- Howard, W., 1906. Untersuchungen über die Winterruheperiode der Pflanzen. Halle.
- Huber, L., 1898. Beitrag der periodischen Wachstumserscheinungen bei *Hevea brasiliensis* Müll. Bot. Zbl., Bd. LXXVI, H. 8.

- Johannsen, W., 1900. Das Aetherverfahren beim Frühtreiben. Jena.
- Johannsen, W., 1906. Das Aetherverfahren beim Frühtreiben mit besonderen Berücksichtigungen der Fliedertreiberei. Jena.
- Kessler, W., 1935. Über die inneren Ursachen der Kälteresistenz der Pflanzen. *Planta*, Bd. 24, H. 12.
- Klebs, G., 1912. Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. *Biol. Zbl.*, 32.
- Klebs, G., 1913. Über das Verhältnis der Außenwelt zur Entwicklung der Pflanzen. *Sitzb. Heidelb. Akad. Wiss. math.-naturw. Kl.*, Bd. 5.
- Klebs, G., 1915. Über Wachstum und Ruhe tropischer Baumarten. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 56.
- Klebs, G., 1917. Über das Verhältnis von Wachstum und Ruhe bei den Pflanzen. *Biol. Zbl.*, 37.
- Macoun, W., 1918. Winter injury in Canada. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 15.
- Molisch, H. 1909. Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena.
- Müller Thurgau, H., 1885. Beitrag zur Erklärung der Ruheperioden der Pflanzen. *Landw. Jahrb.*, 14.
- Weber, F., 1916. Über ein neues Verfahren, Pflanzen zu treiben. Acetylenmethode. *Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Abt. 1*, 125.
- Winkler, A., 1913. Über den Einfluß der Außenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, 52, 467—502.
- Wright, H., 1905. Foliar periodicity of endemic and indigenous trees in Ceylon. *Ann. Bot. Gard. Peradeniya*.
- Treib, M., 1887. Quelques observations sur la végétation. *Bull. Soc. Vol. Botanique de Bruxelles*.
- Volkens, G., 1912. Laubfall und Lauberneuerung in den Tropen. S. 123.
- Chandler, W., Kimball, M., Philp, G., Tufts, W. and Welton, G., 1937. Chilling requirements for opening of buds on deciduous orchard trees and some other plants in California. *Agr. Exp. Stat. Berkley California Bull.* 611.
- Schimper, A., 1935. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Bd. I, Jena.

MÕNINGAID KÜSIMUSI TAIMEDI PUHKEPERIOODIST

Bioloogiakand. A. Perk

Resümee

Käesolevas ülevaatlikus artiklis vaadeldakse mõningaid taimede puhkeperioodi küsimusi. Puhkeperioodi iseloomustatakse kui bioloogiliselt kasulikku omadust, mis on taimedel välja kujunenud kindlates ökoloogilistes tingimustes ebasoodsate kliimatingimuste üleelamiseks. Puhkeseisundis omavad taimed ebaoodsate väliskeskonna tingimuste suhtes suuremat vastupidavust, mis järsult langeb kasvuprotsesside algamisega.

Vaadeldes taimede juures kasvu- ja puhkeperioodi vaheldumist, näeme, et need ei osutu mingiteks jäädavalt püsivateks ja muutumatuteks omadusteks, vaid muutuvad pidevalt vastavalt taime kasvutingimustele.

Puhkeperioodi tuleb vaadelda kui taime pärilikkuses kinnistatud omadust. Nagu iga pärilikult kinnistatud omadus, areneb puhkeperiood taimede pärilikkusalusest ümbritseva keskkonna mõjul.

Küsimus puhkeperioodi põhjustest on kuni käesoleva ajani vähe läbi töötatud. Asjaolu, et taimed enne ebasoodsate kliimatingimuste saabumist lähevad üle puhkeolekusse, ei anna võimalust kinnitada, et need ebasoodsad tingimused osutuvad otseseks puhkeperioodi saabumise põhjusteks. Olemasolevate andmete põhjal võib arvata, et õigeaegseks puhkeperioodi ülemineku põhjuseks on kõik need väliskeskonna tingimused, mis garanteerivad taimedele normaalse vegetatsioonitsükli toimumise.

Taimede arenemise protsessis luuakse tingimused, mis määravad nende üleminekuaja aktiivsest kasvuolekust puhkeolekusse. Taimed lähevad puhkeolekusse kogu nende eelnenud arenemiskäigu tulemusena.

Taimede üleminek puhkeperioodi on nende üleminek uude olukorda, milles taimed vajavad vastavaid välistingimusi. Kirjanduses esinevate rohkearvuliste omavahel kooskõlastatud andmete põhjal võib kinnitada, et põhiliseks välisfaktoriks, millega taimed on kohanenud talvise puhkuse ajal ja mille puudumisel nende

puhkeperiood ei saa normaalselt kulgeda, osutuvad madalamad positiivsed temperatuurid (0 kuni 10° piires).

Mõõdukate kliimaolude puu- ja põõsastaimestiku arenemistsükliks on puhkeperiood muutunud vajalikuks etapiks. Ilma puhkeperioodita ei saa need taimed normaalselt areneda. Kõik see suurendab puhkeperioodi kui taimede normaalse arenemistsükli vajaliku etapi uurimise tähtsust.

EINIGE FRAGEN ZUR RUHEPERIODE DER PFLANZEN

A. Perk

Zusammenfassung

Die folgende Übersicht ist der Behandlung einiger auf die Ruheperiode der Pflanzen bezüglicher Fragen gewidmet. Die Ruheperiode wird als eine biologische, nützliche, von den Pflanzen unter bestimmten ökologischen Bedingungen entwickelte Eigenschaft bezeichnet, die es den Pflanzen ermöglicht, ungünstige Vegetationsperioden zu überstehen. Im Ruhezustande besitzen die Pflanzen ungünstigen Umweltbedingungen gegenüber eine höhere Widerstandsfähigkeit, die mit dem Eintritt der Wachstumsperiode jäh sinkt.

Aus dem Rhythmus im Wechsel von Wachstums- und Ruheperiode geht hervor, daß es sich hier keineswegs um beständige und gleichbleibende Eigenschaften handelt, sondern daß beide Eigenschaften je nach den veränderten Wachstumsbedingungen ständigen Veränderungen unterworfen sind.

Die Ruheperiode ist als eine durch Vererbung fixierte Eigenschaft der Pflanzen anzusehen. Wie jede übertragene Eigenschaft entwickelt sich die Ruheperiode aus dem Wesen der Pflanzen unter dem Einfluß der Umweltbedingungen.

Über die Ursachen der Ruheperiode ist bisher noch wenig bekannt. Die Tatsache, daß die Pflanzen vor dem Eintritt ungünstiger klimatischen Bedingungen in den Ruhezustand übergehen, ist noch kein Beweis dafür, daß diese ungünstigen Bedingungen als direkte Ursachen dieses Überganges anzusehen sind. Nach vorhandenen Angaben ist anzunehmen, daß zu den Ursachen des rechtzeitigen Übertritts der Pflanzen in die Ruheperiode alle diejenigen Umweltbedingungen zu rechnen sind, durch die der Ablauf des normalen Vegetationszyklus gewährleistet ist.

Während des Entwicklungsprozesses der Pflanzen werden Bedingungen geschaffen, die den Zeitpunkt ihres Überganges vom aktiven Wachstumszustand in den Ruhezustand bestimmen.

Der Übergang der Pflanzen in den Ruhezustand ist das Ergebnis ihres vorausgegangenen Entwicklungsganges.

Der Eintritt der Pflanzen in die Ruheperiode ist ihr Übergang

in einen neuen Zustand, wo sie neuer entsprechender Umweltbedingungen bedürfen. Auf Grund zahlreicher aufeinander abgestimmter Angaben aus dem einschlägigen Schrifttum kann man behaupten, daß die niedrigeren positiven Temperaturen (0—10°) den wesentlichsten Umweltfaktor darstellen, an den sich die Pflanzen während ihrer winterlichen Ruheperiode anpassen und in dessen Ermangelung es für sie kein normales Ausruhen gibt.

Für die Bäume und Sträucher der gemäßigten Klimazone ist die Ruheperiode zu einer notwendigen Etappe ihres Entwicklungszyklus geworden. Ohne Ruheperiode ist eine normale Entwicklung der obengenannten Pflanzen undenkbar. All das Gesagte unterstreicht die Bedeutung der Erforschung der Ruheperiode als einer für die normale Entwicklung der Pflanzen unerläßliche Etappe.

О ПРИЧИНАХ ВСТУПЛЕНИЯ ПОЧЕК ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В СОСТОЯНИЕ ПОКОЯ

Канд. биол. наук А. Перк

В нашей предыдущей статье (Перк, 1960) уже указывалось, что покой у растений является наследственно закрепленным свойством, развивающимся из наследственного основания под влиянием условий внешней среды.

Широкое распространение явления покоя у представителей растительного мира указывает на его важное значение в жизни растений. Покой предохраняет почки, семена, клубни, луковицы растений от преждевременного прорастания в летне-осенний период и в связи с этим является средством борьбы растений за свое самосохранение. В состоянии покоя растения накапливают в своих тканях необходимые запасы пластических веществ, что является одной из предпосылок для дальнейшей успешной закладки и обеспечивает их активный рост в начале последующего периода вегетации.

Внешним проявлением состояния покоя у растений является временная приостановка ростовых процессов. В связи с этим при выяснении причин вступления растений в состояние покоя основное внимание уделялось и уделяется тем факторам, от которых зависит интенсивность ростовых процессов.

По вопросу о причинах вступления растений или их отдельных частей и органов в состояние покоя в научной литературе существуют различные точки зрения.

Согласно взглядам Клебса (Klebs, 1912), покой у растений вызывается исключительно внешними условиями, из которых определяющее значение, например, для растений тропиков с незначительными изменениями климата по сезонам, имеет обеднение корнеприлегающего слоя почвы питательными веществами во время роста растений. Однако такой и ему подобные взгляды, исключающие значение специфических особенностей самих растений, являются односторонними; поскольку покой у растений зависит не только от внешних, но и от внутренних условий. На это в свое время указывал уже И. В. Мичурин (1939), предложивший в своих работах по переделке природы растений наи-

более действенные приемы изменения и регулирования периода покоя.

Ряд исследователей (Богданов, 1931; Мошков, 1935; Катунский, 1940) связывают переход растений в состояние покоя с укорочением длины естественного дня к осени. Однако установлено, что непрерывное освещение не исключает периода покоя у некоторых видов растений (Мальчевский, 1946)

Рассматривая состояние покоя у растений, Ланг (Lang, 1954) из внешних факторов указывает на значение температуры и смены фотопериодов, а из внутренних условий — на наличие ингибиторов, тормозящих рост и деятельность отдельных ферментов.

Дуренбос (Doogenbos, 1953) из внешних факторов, определяющих покой у растений, выделяет недостаток воды и низкие температуры, а из внутренних факторов, по крайней мере во время летнего покоя, — коррелятивные взаимодействия между органами и частями растений.

Значительное количество исследований проведено в направлении выяснения значения естественных ростовых веществ в процессах роста растений и в явлениях взаимодействия между органами и частями растений.

Сноу (Snow, 1929) на проростках гороха установила, что задерживающее влияние верхушки стебля на развитие пазушных почек исходит из трех или четырех самых молодых быстро растущих листьев. По мере увеличения размеров листьев это влияние ослабевает, и вполне взрослые листья становятся почти совершенно неактивными.

На задерживающее влияние листьев на развитие пазушных почек указывает также чешский ботаник Досталь (Dostal, 1926) в опытах с изолированными отрезками стеблей *Scrophularia podosa* и *Byrophyllum*, несших на узле по два супротивных листа. Удаление (или затемнение) одного из листьев вызывало развитие соответствующей пазушной почки. Если удалялись сразу оба листа, то начинали расти обе пазушные почки, причем один из образовавшихся побегов опережал в своем росте другой и оказывал на него в дальнейшем тормозящее действие. Если учитывать известное влияние света на образование и действие естественных стимуляторов роста, то описанные явления могут быть отнесены в область коррелятивных взаимоотношений гармонального характера. Однако при указанных воздействиях в растениях происходят и другие изменения, поэтому полученным результатам может быть дано иное объяснение.

Тиман и Скуг (Thimann a. Scoog, 1933, 1934), пользуясь проростками *Vicia faba*, утверждают, что причиной задержки развития пазушных почек является выделение ауксина развивающейся верхушкой растения.

Были предложены и различные другие теории о значении ауксина в коррелятивном торможении боковых почек и побегов, но все они вызывают возражения. Как указал еще акад. Холод-

ный (1939) для исследований в указанном направлении характерно необычайное разнообразие и многочисленность гипотез, указывающие на слабую разработанность вопроса.

В опубликованных за последние годы работах к этому же вопросу обращается Зёдинг (Söding, 1955). Он пытается выяснить, является ли состояние покоя у растений следствием низкого содержания ауксинов или оно обусловлено высоким содержанием ингибиторов, и приходит к заключению, что период покоя у почек древесных пород регулируется тормозящими рост веществами. Ростовые вещества, поступающие из запасов растения или вновь синтезируемые, усиливают рост, но не определяют покой, так как попытки использовать их препараты для ранней выгонки растений не увенчались успехом. В то же время при нарушении покоя физическими и другими химическими воздействиями содержание ростовых веществ в них повышалось. У большинства семян покой также обусловлен высоким содержанием ингибиторов.

Согласно данным Леопольда (Leopold, 1955), в почках древесных растений и семенах в состоянии покоя имеются кислые ингибиторы. Они блокируют сульфгидрильные группы некоторых ферментов, в частности амилазы. Содержащие сульфгидрильные группы соединения (глутатион и др.) подавляют ингибиторы и активизируют деятельность важных для роста сульфгидрильных энзимов.

С иных позиций подходил к объяснению периодичности роста растений Д. Н. Сабинин (1957), связывая ее с обменом нуклеопротеидов. Он отмечает, что в период усиленного роста растений потребление нуклеиновых кислот опережает их синтез. Поэтому неизбежно наблюдается падение содержания нуклеиновых кислот в точках роста побегов, приводящее к замедлению и затем к прекращению их роста. В течение покоя, наоборот, происходит восстановление количества нуклеопротеидов в точках роста, определяющих в последующем бурный рост побегов. Несовпадение между потреблением и синтезом нуклеопротеидов и обуславливает, по мнению Сабинина, ритмичность роста у растений. Как указывает И. Г. Серебряков (1952), исследование точек роста на содержание нуклеиновых кислот имеет лишь косвенное значение для выяснения закономерностей роста побегов в целом, поскольку видимый рост побегов не связан непосредственно с деятельностью конуса нарастания, а происходит за счет уже заложенных в почках возобновления элементов побега.

Согласно взглядам, развиваемым в последних работах Генкелем с сотрудниками (Генкель, 1948; Сатарова, 1958 и др.), причиной погружения растений в покоящееся состояние с наступлением неблагоприятных осенне-зимних условий является изменение обмена веществ в сторону накопления гидрофобных коллоидов. У растений и их органов (почек, клубней, семян) в период покоя протоплазма отличается пониженной способностью

к набуханию, обособлена от клеточных стенок, покрыта с поверхности липоидами, одновременно проницаемость протоплазмы понижена, а вязкость повышена, вследствие чего в тканях растений в покоем состоянии оказывается сниженным обмен веществ. Однако, как обнаруживается из анализа данных этих исследователей, наиболее резко у зимующих растений указанные внутриклеточные изменения бывают выражены в самое холодное время, т. е. в середине зимы, когда большинство их может уже не находиться в состоянии органического покоя.

Интересные взгляды относительно причин покоящегося состояния у растений были развиты акад. Лысенко. Он пишет, что «период покоя обуславливается исключительно воздухопроницаемостью, а у некоторых растений и водонепроницаемостью оболочки, скорлупы или кожуры семян, клубней, лукович и т. д.» (Лысенко, 1943)

Водный фактор имеет исключительно важное значение в жизни растений и в интенсивности проявления их физиологических отправления, в том числе и в ростовых процессах.

Шарапов (1954) указывает, что основным стимулом эволюции растительного мира, оказывающим свое воздействие на растения с момента выхода их на сушу, очевидно, была борьба за влагу. Подтверждением именно такого пути развития растительности по линии усиления ксероморфизма является проявление периодичности в их развитии, свойственное растениям в условиях умеренного, субтропического и тропического климатов. По определению данного автора, период покоя той или иной продолжительности является таким образом обязательной функцией развития, исторически сложившейся по-своему у каждого вида растения, обусловленной холодными условиями (периодами) климата, исключавшими возможность нормального использования влаги растениями. Недостаток влаги в определенные правильно повторяющиеся промежутки времени в течение года и явился причиной появления периода покоя у всех древесных растений.

Максимов (1948) на основе своих многолетних исследований приходит к заключению, что из всех проявлений жизнедеятельности растений наиболее чувствительными к недостатку воды оказываются процессы роста. Для нормального протекания процессов роста совершенно необходима высокая степень насыщения протоплазмы водой.

Серебряков (1952) выдвигает гипотезу о решающем значении в явлениях периодичности роста растений соотношения роста поглощающей поверхности корней и испаряющей поверхности листьев. Если поверхность листьев нарастает быстрее поглощающей поверхности корней, то рост последних должен через некоторое время замедлиться. Прекращение роста корней приведет к приостановке роста побегов. Подтверждение своим предположениям он видит в том, что у большинства наших древесных

растений действительно после весеннего максимума роста наступает летний период покоя корней. На значение коррелятивных отношений в росте побегов и корней, по мнению этого исследователя, указывают также данные о быстроте и длительности роста побегов. Быстро растущие весной растения отличаются в то же время кратковременностью роста побегов — дуб, бук, липа, вяз и др. Подобный толчкообразный периодически повторяющийся рост побегов свойствен и многим тропическим растениям. В природе всего растения, как целого, заложены причины периодичности роста его органов и в частности побегов. К сожалению, непосредственных измерений скорости нарастания поглощающей поверхности корней и листьев и их соотношения для многолетних растений не производилось.

Несмотря на бесспорные факты относительно большого значения воды в ростовых процессах растений, до сих пор мало обращалось внимания на выяснение значения этого фактора в определении периодичности роста у растений.

Все это и побудило нас заняться изучением значения воды в периоде покоя у растений. Этому же вопросу была посвящена диссертационная работа автора (Перк, 1953).

Объектами исследования служили наиболее распространенные в наших лесах и парках виды древесных растений, поскольку у многолетней древесной растительности периодичность роста выражена наиболее отчетливо.

Остановка роста у побегов древесных растений происходит во второй половине лета и сопровождается заложением и замыканием верхушечных почек. По данным Серебрякова (1952), длительность роста побегов в течение вегетационного периода различна у разных видов растений. В течение 3—5 недель заканчивается рост годичных побегов дуба (первый рост), липы, вяза, ясеня, бука, укороченных побегов осины, березы и др. В течение 6—9 недель завершается рост удлиненных побегов *Betula verrucosa*, *B. pubescens* и *Corylus avellana*. Лишь водяные побеги перечисленных и других пород способны продолжать рост с мая до октября. Кроме водяных побегов до октября продолжают рост некоторые побеги серой ольхи (*Alnus incana*) и ломкой крушины (*Frangula alnus*).

Значительно раньше, чем происходит приостановка в росте побегов, прекращают рост боковые или пазушные почки. Эти почки после короткого периода эмбрионального роста и дифференцировки переходят в покоящееся состояние в то время, когда рост побегов и верхушечной почки может еще беспрепятственно продолжаться.

Тот факт, что пазушные почки переходят в состояние покоя в то время, когда в окружающей среде имеются в наличии все благоприятные условия для беспрепятственного роста, заставил нас для выяснения причин этого перехода обратиться к анализу тех коррелятивных взаимодействий, которые создаются в

процессе вегетации растений между листьями и сидящими в их пазухах почками. На перспективность именно такого подхода к изучению рассматриваемого здесь вопроса указывал также анализ довольно часто встречающихся в природе случаев преждевременного пробуждения почек.

Общеизвестно, что яблоня в одно лето может дважды цвести, а конский каштан в один вегетационный период дважды распускать свои листовые почки. Вторичное или летне-осеннее цветение деревьев чаще всего встречается в более засушливых районах нашей страны. По данным Рядновой (1941), на Северном Кавказе вторичное цветение вишни и сливы — почти ежегодное явление. В районах с более влажным климатом, оно встречается сравнительно реже и опять-таки в годы с засушливым летом. Наблюдениями Шрейбера (1911) Илличевского (1925) Галахова (1937) установлено, что вторичному цветению благоприятствуют сильные, ливневого характера дожди при повышенной температуре и обилии солнечной инсоляции. Как показали исследования Коломица (1954), вторичное цветение деревьев бывает чаще всего в годы, когда первая половина лета сухая и жаркая, а вторая — влажная и теплая. Явление вторичного цветения может быть вызвано в естественных условиях произрастания и такими факторами, которые приводят к частичному или полному опадению листьев на деревьях, как-то: искусственное удаление листы, повреждение листьев градобитиями, паразитными грибами или вредителями из животного мира, а также поздними весенними заморозками.

Уже более ранние работы Гебеля (1908) показали, что кроющие листья являются факторами, тормозящими развитие пазушных почек. Если у древесных растений и кустарников весной, в период роста побегов, удалить их зеленые листья, то через некоторое время трогаются в рост пазушные почки этих побегов, которые нормально должны были бы раскрыться весной следующего года. Особенно хорошо подобные опыты удавались с черемухой и дубом.

Массовые опыты подобного же рода с травянистыми растениями были проведены Досталем (1909). Для этих опытов были использованы растения из 15 семейств. Выяснилось, что удаление или инактивирование кроющих листьев и у травянистых растений вызывало преждевременное распускание пазушных почек.

Молиш (1909) описывает результаты своих опытов по искусственному удалению листьев у сирени. Если удаление листы производилось в период с мая до июля, то куст сирени снова покрывался обильной, хотя и более мелкой листвой. Но с середины июля отчасти и с начала августа полностью нельзя было уже достигнуть положительного результата.

Падеревская (1951) указывает, что у дуба, липы, клена и ясеня в условиях Тульских засек удалением листьев с начала

июля и позже не удается уже вызвать развертывания пазушных почек.

Общим для всех приведенных здесь случаев является то обстоятельство, что почки получают возможность распуститься уже в год их заложения лишь в том случае, если будет ослаблена ассимиляционная поверхность листьев, в пазухах которых они находятся. Следовательно, листья своим присутствием некоторым образом оказывают задерживающее влияние на распускание почек в год их заложения.

Тормозящее действие листьев на распускание почек нами подробно изучалось в течение нескольких лет у основных древесных пород, растущих на территории парка Петродворецкого биологического института Ленинградского государственного ордена Ленина университета им. А. А. Жданова, Ботанического сада Тартуского государственного университета и Тяхтверского леса Тартуского района Эстонской ССР

Т а б л и ц а 1

Сроки перехода почек древесных пород в состояние органического покоя

Виды растений	Сроки окончания перехода почек в состояние покоя	Виды растений	Сроки окончания перехода почек в состояние покоя
I группа:		III группа:	
Акация желтая	II пол. июня — I пол. июля	Ива	I пол. августа
Ясень	— „ —	Сирень	— „ —
Липа	— „ —	Клен остроли- стный	— „ —
Черемуха	— „ —	Клен ясенели- стный	— „ —
Лещина	— „ —		
Дуб	— „ —	IV группа:	
II группа:		Конский каштан	II пол. августа
Рябина	II пол. июля	Ольха серая	— „ —
Осина	— „ —	Береза бородавчатая	— „ —

Для опытов с удалением листьев в различные календарные сроки выбирались молодые деревца с тем расчетом, чтобы все операции, преследуемые опытами, можно было производить без механических повреждений растений. Итоговые результаты этих опытов приведены в табл. 1.

В таблице приведены те последние календарные сроки, при которых полное удаление листьев не способно было уже вызвать распускания хотя бы единичных почек.

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, у различных видов древесных пород переход почек в состояние покоя заканчи-

вался в различные календарные сроки, так что по данному признаку изученные древесные породы могут быть подразделены на несколько групп. Данное деление в основном совпадает с делением древесных пород на группы по скорости роста. В первые группы попадают породы с быстро заканчивающими свой рост побегам, в последние группы — древесные растения с продолжительными периодами роста побегов. Как показывают наши наблюдения, у растений с продолжительным периодом роста побегов обычно осенью листопад происходит несколько позднее по сравнению с породами с менее продолжительным периодом роста побегов. Поэтому в известной мере можно говорить о некоторой зависимости листопада от сроков впадения растений в состояние покоя, хотя по последнему признаку они различаются более значительно, чем по срокам наступления у них листопада. Последнее обстоятельство, по нашему мнению, указывает на то, что наступление листопада у растений в естественных условиях в большей степени определяется внешними условиями, чем переход их в состояние покоя. Оба эти свойства не приурочены строго к какому-нибудь определенному календарному сроку, а сроки их наступления могут быть значительно передвинуты. Об этом ясно свидетельствует следующий опыт, проведенный под нашим руководством студентом Р. Пийр.

Летом 1957 года молодые деревца клена, березы, рябины и вяза были пересажены в горшки. Растения были разбиты на три группы, которые выдерживались до перенесения в теплую оранжерею при различных температурных режимах. Растения I группы находились в условиях, где температура в осенне-зимний период не падала ниже 0° (с колебаниями от 0 до $+6^{\circ}$); растения II группы выдерживались в естественных условиях, и растения III группы — при комнатной температуре. Перенесение растений в теплую оранжерею производилось в сроки: береза — 23 декабря, рябина — 7 января, вяз — 20 января и клен — 27 января. У растений I и II группы приблизительно через две недели после перенесения наметилось распускание почек. Поведение растений III группы было своеобразным: у березы распускание почек началось через $2\frac{1}{2}$ месяца после перенесения, у вяза — в середине июня, а у клена и рябины распускания почек вовсе не последовало. Эти различия в поведении растений могут быть объяснены различными требованиями растений к температурным условиям для прохождения органического покоя. С наступлением благоприятных условий для вегетации растения снова переносились в естественные условия. Обнаружились заметные различия в сроках наступления листопада. У растений I и II группы листопад начался в конце июля и закончился в течение августа, тогда как облиственные экземпляры растений III группы потеряли листву поздней осенью вследствие наступления пониженных температур и других неблагоприятных условий. Таким образом, в этих опытах оказалось возможным сроки

перехода почек в состояние покоя, а также листопада передвинуть приблизительно на 2—2¹/₂ месяца на более ранние сроки по сравнению с соответствующими сроками у растений в естественных условиях.

Следовательно, ритмика ростовых процессов и сопровождающих ее явлений у растений оказывается связанной не с определенными календарными сроками, а с определенной последовательностью прохождения растениями фаз цикла вегетации.

Без успешного прохождения в строгой последовательности предшествующих фаз вегетации растения не смогут своевременно перейти в состояние покоя и все последующие фазы также окажутся передвинутыми на более поздние сроки. В этом находят свое объяснение приводимые зачастую в научной литературе противоречивые данные относительно значения для вступления растений в состояние покоя тех факторов, которые задерживают рост растений, например, засухи, недостаточного полива и т. д., в зависимости от того, когда растения подвергаются указанным воздействиям. Если задержка роста вызывается слишком рано, то она несомненно отодвинет срок вступления растений в состояние покоя; если же ограничение роста производится в то время, когда растения подготовлены для вступления в состояние покоя, то, наоборот, оно способствует более раннему вступлению их в период покоя.

Проведенными на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета исследованиями установлено, что и у плодовых и ягодных культур вступление почек в состояние покоя проходит в различное время и, следовательно, по рассматриваемому признаку к ним приложимы в основном те же закономерности, что и к древесным лесным породам (табл. 2).

Т а б л и ц а 2

Сроки перехода почек плодовых культур в состояние органического покоя

Виды растений	Сроки окончания перехода почек в состояние покоя	Виды растений	Сроки окончания перехода почек в состояние покоя
Сорта яблони:		Виноград:	
'Антоновка'	I пол. июля	'Мадлен Анжевин'	I пол. июля
'Лифляндский борсдорф'	II пол. июля	'Гамбург черный'	I пол. августа
'Налив белый'	III пол. июня	Vitis amurensis	I пол. августа
		Parthenocissus	Глубокого покоя
		quinquefolia	не обнаружено.

При проведении рассмотренных опытов с методической стороны заслуживает упоминания то, что по данным полевого метода почки у растений переходят в состояние покоя приблизи-

тельно на две недели раньше, чем по данным лабораторного метода. Эти различия говорят также в пользу нашего предположения, что сроки вступления почек в покоящееся состояние в значительной мере определяются теми коррелятивными взаимодействиями, которые устанавливаются между частями и органами растений в процессе вегетации.

Зависимость пробуждения почек от величины листовой поверхности

Естественно, может возникнуть вопрос — не является ли пробуждение почек при удалении листьев ответом растения на поранение, которое неизбежно при этой операции? Однако дальнейшая серия опытов показывает несостоятельность такого предположения. В этих опытах выявилось, что легкость пробуждения почек возрастает по мере уменьшения листовой поверхности и не совпадает с величиной нанесенного при этом растению поранения.

Уменьшение листовой поверхности достигалось путем удаления определенной по величине доли от каждого листа. Варианты опытов выясняются из табл. 3.

Таблица 3
Зависимость пробуждения почек древесных пород от величины оставленной на ветвях листовой поверхности

Виды растений	Последние сроки уменьшения листовой поверхности, при которых еще наблюдалось пробуждение почек		
	удалена вся листва	удалена $\frac{1}{2}$ листовой поверхности	удалено $\frac{3}{4}$ листовой поверхности
Осина	II пол. июля	II пол. июля	I пол. июля
Рябина	II пол. июля	Распускания не последовало	I пол. июля
Ива	I пол. августа	II пол. июля	I пол. августа
Береза	II пол. августа	II пол. июля	I пол. августа

Как видно из приведенных в табл. 3 данных, легкость пробуждения почек возрастает по мере уменьшения листовой поверхности. При оставлении на растениях $\frac{1}{4}$ листовой поверхности пробуждение почек можно вызвать в несколько более поздний срок, чем при оставлении $\frac{1}{2}$ листовой поверхности, хотя в первом случае наносимое растению поранение менее значительно, чем во втором случае. Из этих данных отчетливо выявляется зависимость задерживающего влияния листьев на пробуждение почек от величины их поверхности. Наиболее сильное тормозящее влияние листьев на распускание почек из изученных древесных растений проявилось у рябины. Оставление $\frac{1}{2}$ ли-

стовой поверхности у рябины оказывается еще достаточным, чтобы не происходило распускания почек. Следовательно, лишь при сравнительно значительной потере растениями листовой поверхности почки приобретают способность к распусканию.

Коррелятивное взаимодействие между листьями и почками проявлялось также и в том, что по мере распускания почек оставленные при них кромки кроющих листьев принимали осеннюю окраску и опадали раньше обычного срока.

Тормозящее действие листа на распускание отдаленных почек

Для выяснения характера и природы тормозящего действия листьев на распускание почек важно было установить, ограничивается ли задерживающее влияние листа ближайшей к нему почкой, или же оно распространяется и на другие почки, расположенные от него на некотором расстоянии.

С этой целью были поставлены опыты, в которых на ветвях растений оставлялись одиночные листья, занимавшие различные положения на стебле. В одном случае это были верхушечные листья, в другом — срединные листья и в третьем — нижние листья. У липы оставление даже одного листа, независимо от его положения на веточках, было достаточным, чтобы распускания почек не последовало. У других же древесных пород — береза, осина, сирень, ольха, клен, — где распускание почек в этих случаях происходило, выявилась характерная особенность: первыми распускались почки, находившиеся на некотором удалении от оставленных листьев. Распускание же почек, находившихся в пазухах оставленных листьев, происходило в последнюю очередь.

Сходные результаты нами были получены и в том случае, если у молодых деревьев оставлялись облиственными целые ветви, расположенные на различной высоте на главном стебле. Опыты проводились в различные календарные сроки и всегда давали однозначные результаты. Результаты опытов, заложенных 16 июля 1958 года, приведены в табл. 4.

Таблица 4

Зависимость пробуждения почек древесных пород в зависимости от расположения облиственных ветвей на стволах

Варианты опыта	Листья оставлены на ветвях		
	верхушечных	средних	нижних
Осина	Первыми распустились почки на нижних побегах	Первыми распустились почки на верхних побегах	Первыми распустились почки на верхних побегах
Ольха	— „ —	— „ —	— „ —
Береза	— „ —	— „ —	— „ —

Данные опыта убеждают нас в том, что сфера тормозящего действия листа не ограничивается лишь почкой, прилегающей к нему непосредственно, но распространяется и на другие более удаленные от него почки. Это дает нам право говорить о передаче тормозящего распускание почек импульса по древесному побегу или стволу на расстояние. Как выясняется из данных, приведенных в табл. 4, передача тормозящего импульса происходит по побегу или стволу как в восходящем, так и в нисходящем направлениях, но не с одинаковой интенсивностью: на ниже расположенные почки лист оказывает более сильное действие, чем на почки, расположенные от него выше по стеблю или побегу. Следовательно, различные по положению листа, очевидно, уже в силу их различного физиологического состояния не равноценны в смысле оказания задерживающего влияния на распускание почек. Спад активности происходит как на отдельных побегах, так и на растениях в целом в базипетальном направлении.

Близкие к нашим результатам данные получены Досталем (1956) в опытах с норичником (*Scrophularia nodosa*). Если на молодом, еще растущем стебле норичника удалялись все листья, кроме одного, то такое уменьшение числа листьев вызывало рост боковых почек. При этом почки, находящиеся под сохраненным листом, задерживаются в росте, и сильнее растут почки на противоположной стороне, в то время как почки выше сохраненного листа растут сильнее, чем на противоположной стороне без листа. Автор приходит к заключению, что каждый растущий на стебле лист в базипетальном направлении тормозит, а в акропетальном — поддерживает рост. По мнению указанного исследователя, посредине стебля первоначально стимулирующее действие листьев переходит в тормозящее, что, например, на стеблях *Bryophyllum crenatum* проявляется в том, что при наличии пары листьев, находящейся на границе между стимулирующей и ингибирующими зонами, увеличиваются у них краевые почки, в то время как у нижних листьев, равно как и у верхних листьев, краевые почки незаметны. В срединных листьях как бы блокируются факторы, которые необходимы для роста краевых почек. Опыты с вегетативным размножением этого растения с помощью листовых долек показали, что влияние листьев на распускание краевых почек уменьшалось при их разрезании, так как отношение веса сухого вещества краевых побегов вместе с их корнями к весу сухого вещества регенерирующих листовых площадей повышается по мере уменьшения последних.

На основании наших многочисленных опытов, итоговые результаты которых были рассмотрены выше, можно утверждать, что причина вступления почек наших древесных пород в покоящееся состояние в то время, когда в окружающей среде имеются все благоприятные условия для ростовых процессов

(свет, влага, достаточное количество тепла, питательных веществ и т. д.) исходят со стороны функционирующих на растении листьев.

О природе тормозящего действия листьев на распускание почек

Обратимся теперь к выяснению природы тех влияний, которые исходят со стороны листьев на почки.

В наших опытах выяснилось, что одного только наличия листьев еще не достаточно для того, чтобы проявлялось их тормозящее влияние на пробуждение почек. Для этого было необходимо, чтобы листьям были предоставлены условия для нормального функционирования. В тех случаях, когда листья на растениях закрывались светонепроницаемой темной бумагой, распускания почек на затемненных побегах не наблюдалось. Затемненные листья и побеги полностью высушались. Если же растения или отдельные побеги закрывались светопроницаемой целофановой бумагой, то у ольхи, березы и ивы удавалось наблюдать распускание пазушных почек при сохранении зеленых листьев. Следовательно, природа тормозящего действия листьев на распускание почек может быть понята на основе изучения основных жизненных отправлений листьев, из которых, согласно результатам приведенных опытов, заслуживала внимания их транспирационная деятельность.

Известно, что через листья, благодаря их большой поверхности соприкосновения с внешней средой, совершается в основном потеря воды растениями. Поэтому вызванное у растений тем или иным путем уменьшение листовой поверхности или полная утрата ее должны заметным образом сказаться на водном режиме растений. Эта сторона вопроса и была нами изучена более подробно.

Влияние водоснабжения почек на их покой.

При более детальном микроскопическом исследовании анатомо-морфологических особенностей строения почек обращает на себя внимание то обстоятельство, что почки с самого начала своего заложения несут многочисленные защитные образования (волоски, выделительные железки, слизистые и камедоносные полости, различные механические ткани, восковой налет, кроющие чешуи и т. д.). Их возникновение у почек обычно рассматривается как один из актов подготовки растения к перенесению неблагоприятных осенне-зимних условий, действующих сильно иссушающим образом на почки. При подобной трактовке вопроса причины раннего заложения этих образований, а также их значение для почек до наступления неблагоприятных условий оставались неясными. На основании ряда соображений нам казалось более правдоподобным предположить, что уже на ран-

них стадиях роста и дифференцировки почек имеют место ксероморфные условия, под влиянием которых возникают и против которых направлены их разнообразные защитные образования. Наличие в непосредственной близости от заложившихся почек листьев, сильно отдающих воду в окружающую среду, и создает, по нашему мнению, условия недостаточного водоснабжения почек.

Для проверки правильности данного предположения нами было произведено определение всасывания воды срезанными ветками различных древесных пород и определена доля участия в данном процессе отдельно почек и листьев. Для этой цели ветки срезались под водой. Определяя сначала поглощение воды всей веткой, а затем, производя подобные же определения после удаления на побегах листьев или почек, можно было получить представление о том значении, которое имеет каждая из удаленных частей в общем поглощении воды целой веткой.

Проведенные по описанной методике с помощью потометра определения подтвердили давно известное положение, что основным фактором, определяющим интенсивность поглощения воды веткой, является присасывающее действие листьев. С удалением листьев количество всасываемой веткой воды резко снижается. Сказанное наглядно иллюстрируется данными, приведенными в табл. 5.

Таблица 5

Влияние листьев на поглощение воды срезанными ветвями

Виды растений	Количество поглощенной воды в %	
	Облиственная ветка	Обезлиственная ветка
Липа	100	7,0
Рябина	100	1,9
	100	1,7
	100	2,9
Сирень	100	6,4
Осына	100	11,7
Ольха	100	7,9

Как видно из сравнения приведенных в табл. 5 данных, преобладающая часть поглощенной облиственными ветвями воды падает на долю листьев. Доля участия остальных частей в процессе поглощения воды веткой заметно меньше.

При проведении указанных определений выявилось имевшая постоянно в наших опытах место закономерность: со временем интенсивность поглощения воды срезанными ветками заметно снижается. Наиболее интенсивно поглощают ветви воду сразу после помещения их концами в воду. В табл. 6 приве-

дены данные, отражающие изменение скорости поглощения воды срезанными ветками различных древесных пород во времени.

Снижение интенсивности поглощения воды ветками наблюдалось и после удаления с них листьев и почек и, следовательно, причину этого явления необходимо искать также и в стеблевой части побегов. Вследствие транспирационной деятельности листьев поддерживается известный водный дефицит в остальных частях растения, ввиду чего в них развиваются водососущие силы, проявление которых наиболее отчетливо удается проследить после удаления листьев или же при облегчении доступа воды в растение, как это и имеет место в случае помещения срезанных ветвей концами в воду. Природа этих сил остается еще мало изученной. Можно полагать, что здесь, кроме осмо-

Таблица 6

Количество поглощенной воды срезанными ветвями за 3-минутные интервалы времени (в единицах деления капиллярной трубки потометра).

Виды растений	Номера ветвей	Количество поглощенной воды ветвями за 3-минутные интервалы времени с начала опыта (в единицах делений капиллярной трубки потометра)				
		I	II	III	IV	V
Рябина	1	1,66	1,53	1,43	—	—
	2	4,65	3,70	3,90	—	—
	3	4,30	3,50	4,10	2,90	3,90
Осина	1	0,73	0,73	0,80	0,70	—
	2	1,35	1,27	1,20	1,10	1,10
	3	1,50	1,30	1,20	—	—
Береза	1	2,07	1,65	1,58	1,40	1,40
	2	2,60	2,00	1,70	1,60	—
Ива	1	0,78	1,18	0,72	0,61	—
	2	2,80	2,25	1,75	1,70	—
	3	2,30	1,80	1,70	1,40	—
Ольха	1	1,63	1,60	1,38	1,17	1,05
	2	2,07	2,10	2,10	1,70	1,25
	3	5,20	4,10	2,30	4,30	3,00
Сирень	1	1,15	1,00	0,95	—	—
	2	2,50	2,40	2,35	—	—
Липа	1	1,35	1,54	1,20	1,10	1,30
	2	1,57	1,55	1,45	1,40	—
Дуб	1	1,10	0,65	0,65	0,65	—
	2	1,30	1,10	1,05	0,85	—

тических явлений, имеют значение и капиллярные силы. В пользу высказанного предположения говорят и результаты исследований Иванова (1946), которыми показано, что куски сухой и свежей древесины (в опытах были сосна и береза), вырезанные из ствола, в любое время года, при любом состоянии ее влажности, при полном или частичном погружении в воду способны впитывать воду до предела, близкого к насыщению.

Наиболее отчетливые указания на то, что почки у древесных пород в результате транспирационной деятельности листьев находятся в состоянии недонасыщения водой, дали нам опыты по определению засасывания воды срезанными ветками в зависимости от последовательности удаления на них листьев и почек. Результаты определений приведены в табл. 7

В опыты для каждой из указанных в таблице древесных пород брались с одного дерева две веточки, расположенные на одном уровне на стебле, по возможности с одинаковой листовой поверхностью и равным числом почек. Они помещались в потометры, и определялось количество засасываемой воды целыми ветками, и затем — после удаления на них листьев или же почек. Последовательность удаления листьев и почек была у веток противоположная, т. е., если у первой ветки сначала удалялись листья, то у второй — почки, а листья при этом сохранялись, и наоборот.

Как видно из приведенных в табл. 7 данных, количество воды, проходящей через листья при оставлении на ветках почек, оказывается больше, чем в том случае, когда бывают удалены почки.

Следовательно, при наличии листьев поддерживаются довольно значительные водососущие силы в почках. Если учесть слабую транспирационную способность почек, то причиной возникновения сосущей силы почек является транспирационная деятельность расположенных от них поблизости листьев. Косвенным подтверждением этому может быть также слабое развитие в почках водопроводящих элементов. Движущаяся по растению вода оказывается трудно доступной для почек. Об этом свидетельствуют также хорошо известные факты: почки у срублен-

Таблица 7

Количество проходящей через листья воды в процентах от общего количества поглощенной воды ветвями при наличии на них почек и после удаления почек

Виды растений	При наличии почек	Без почек
Рябина	97,14	71,33
Осина	88,26	37,03
Ольха	92,15	47,04

ных деревьев засыхают уже тогда, когда в остальных частях обнаруживается еще довольно значительное количество воды. Так, Гартиг указывает (Иванов, 1946) что у елей с перепиленной заболонью через 4—10 недель кроны засохли, но в древесине верхних частей ствола 75% полостей было еще заполнено водой.

Сходные результаты с вышерассмотренными данными нами были получены в опытах, где вместо удаления почек проводилось их замазывание с наружной поверхности вазелином, чем полностью исключалась собственная транспирация почек и тем самым стало возможным определять, в какой мере сосущая сила почек создается их собственной транспирацией, с одной стороны, и транспирационной деятельностью листьев, с другой стороны. Результаты этих опытов приведены в табл. 8.

Таблица 8

Количество проходящей через листья воды в процентах от общего количества поглощенной воды ветвями в зависимости от почек

Виды растений	Почки покрыты вазелином	Почки удалены
Сирень	88,12	66,02
Липа	90,00	80,87
Дуб	58,88	57,67
Ива	51,83	49,41
Рябина	100,29	93,60
Береза	72,56	66,45

Как видно из приведенных в табл. 8 данных, сосущая сила почек не исчезает в том случае, если исключена их собственная транспирация и, следовательно, в ее поддержании принимает участие транспирационная деятельность листьев.

Таким образом, определяя изменение интенсивности поглощения воды срезанными ветками в зависимости от последовательности удаления на них почек и листьев, можно получить представление о степени водного дефицита в отдельных частях ветвей. Применение этого метода к изучению водоснабжения почек древесных пород показало, что почки в нормальных условиях, когда они сидят в пазухах листьев, находятся в состоянии недонасыщения водой и что последнее состояние возникает в основном вследствие усиленной транспирационной деятельности листьев.

Об этом же убедительно говорят данные, приведенные в табл. 9 относительно изменения доли участия остальных частей ветвей (за вычетом листьев) в засасывании воды ветками при наличии на них листьев и без них.

Из приведенных цифровых данных видно, что присасывающее действие остальных частей ветвей при наличии на них листьев оказывается зачастую в несколько раз выше, чем при их отсутствии. Их участие в поглощении воды ветвями значительно большее в том случае, если листья оставлены, указывает на то, что при наличии листьев эти части, в том числе и почки, находятся в состоянии значительного недонасыщения водой, и данное состояние в силу слабости собственной транспирации их создается транспирационной деятельностью листьев. Другими словами, почки хотя и участвуют в засасывании воды и поднятии ее по стеблю, однако ввиду того, что присасывающее действие их оказывается слабее присасывающего действия листьев, передвигающаяся по растению вода оказывается труднодоступной для почек. Поэтому водообмен в почках совершается слабо. В этом же направлении действует слабо развитая у почек водопроводящая система. Если же листовая поверхность будет уменьшена или полностью удалена, то конкуренция за воду со стороны листьев также будет уменьшена или же совсем исключена и доступ воды в почки будет облегчен. Содержание воды в почках повысится и их водососущие силы уменьшатся, поэтому и доля их участия в засасывании воды ветвями уменьшится.

Таблица 9

Доля участия осевых частей и почек в поглощении воды в зависимости от листьев (в % от общего количества поглощенной воды ветками)

Виды растений	При наличии листьев	В отсутствии листьев
Рябина	28,67	2,86
Сирень	33,98	2,07
Липа	19,13	15,14
Дуб	42,33	20,19
Ива	50,59	25,95
Ольха	31,17	27,78
Осина	58,57	17,63
Береза	33,55	30,00

С этим утверждением находятся в полном согласии данные, полученные нами при непосредственном определении содержания воды в почках, в зависимости от того, находились ли почки на деревьях до определения без листьев или же в присутствии листьев. Результаты определений приведены в таблице 10.

Для определения влажности пробы брались с однолетних побегов. Удаление листьев с опытных растений предшествовало времени проведения определения влажности у березы, осины и

Таблица 10

Влажность почек и стеблей побегов в зависимости от листьев

Виды растений	Влажность почек (%)		Влажность стеблей (%)	
	при наличии листьев	без листьев	облиственных	обезлиственных
Рябина	52,66	56,75	45,37	50,26
Ива	55,61	66,79	57,60	64,98
Береза	54,68	57,62	52,46	61,10
Осина	45,13	46,13	46,46	51,82
Ольха	45,27	59,50	52,43	67,38

ольхи на 9 дней, у ивы и рябины — на 30 дней. Как видно из приведенных в таблице данных, все части побегов с удалением на них листьев становятся более оводненными вследствие того, что потеря воды через транспирацию листьев исключена. Можно считать, что части побегов после удаления листьев приходят в состояние оптимальной насыщенности водой, или, во всяком случае, к очень близкому к этому состоянию, поскольку ростовые процессы у них интенсифицируются и происходит пробуждение почек.

Далее нашими определениями показано, что на облиственных побегах в наиболее сильной степени недонасыщения водой находятся нижние части побегов. Результаты соответствующих определений приведены в таблице 11.

Таблица 11

Влияние листьев на оводненность почек и стеблей

Части побега	В л а ж н о с т ь в %									
	Ива		Рябина		Береза		Осина		Ольха	
	Лист. ост.	Лист. удал.	Лист. ост.	Лист. удал.	Лист. ост.	Лист. удал.	Лист. ост.	Лист. удал.	Лист. ост.	Лист. удал.
Нижняя часть побега:										
участок стебля	54,50	64,63	47,72	49,86	46,08	55,95	28,32	61,31	48,71	57,33
почки	56,49	66,86	50,89	54,99	52,82	58,29	22,29	51,30	23,83	59,85
Верхняя часть побега:										
участок стебля	56,28	60,23	51,23	52,53	52,81	57,73	47,63	64,31	49,22	54,83
почки	53,87	63,54	52,80	54,94	52,28	54,19	44,87	58,82	48,37	56,47

Особенно отчетливо выявляется увеличение влагоемкости стебля побега в связи с высотой. По-видимому, повышение влагоемкости стволов у побегов с высотой связано с особенностями их анатомического строения. Эти наши данные находятся в соответствии с результатами исследований некоторых дру-

гих авторов. Так, Л. А. Иванов (1946) указывает, что причина увеличения влажности с высотой кроется в увеличении полостей в клетках древесины, и в подтверждение приводит данные Штауфера (1892) и Санио (1863) изучавших это явление у различных видов древесных растений. Серебряков и Черкашина (Серебряков, 1952) определяли удельную проводящую площадь стебля (сосудов и трахеид) на единицу испаряющей поверхности листьев на побегах липы и дуба и нашли, что от основания к верхушке она увеличивается. Следовательно, в структуре побега заложено улучшение водоснабжения его верхних элементов. В связи с этим находятся последовательность одревеснения побегов от основания к верхушке и степень развития почек, а также последовательность перехода их в состояние покоя. Нижние почки на побегах обычно являются наименее развитыми, и им свойственен переход в состояние покоя в более ранние сроки по сравнению со срединными и верхушечными почками. Указанные закономерности в вертикальном распределении воды в побегах не могут не отразиться на процессах роста и развития почек и наряду с другими факторами обуславливают разнокачественность почек на протяжении побега.

Как видно из данных, приведенных в таблице 11, с удалением листьев вертикальный градиент в распределении воды в побегах выражен обычно менее отчетливо, что, в свою очередь, не оставляет сомнения в том, что степень выраженности этого градиента обуславливается в значительной мере транспирационной деятельностью листьев.

Заметное пополнение запасов воды в растениях при отсутствии листьев проливает свет на некоторые вопросы их водоснабжения. С исключением присасывающего действия листьев, наблюдаемое заметное пополнение запасов воды в растениях может быть отнесено за счет как корневого давления, так и насасывания воды капиллярными силами. В последнем случае, как указывает Иванов (1946), происходит передвижение воды на незначительные расстояния, и вопрос касается преимущественно перемещения медленно поднимаемой транспирационным током воды из периферического, насыщенного водой слоя заболони в более глубокую ненасыщенную часть ее. Согласно данным наших опытов, методом удаления листьев проявление указанных сил передвижения воды может быть обнаружено в любую фазу вегетации растений в противоположность широко распространенному в научной литературе утверждению, что проявление, например, корневого давления у древесных растений носит периодический характер. В естественных условиях у деревьев корневого давление в периоды усиленной транспирационной деятельности листьев может быть сильно замаскировано и легко обнаруживается в весенний период. Согласно данным Иванова (1946), понижение водного дефицита в стволе у одних древесных пород, как, например, березы, происходит главным об-

разом весной при сильном корневом давлении и отчасти осенью с более слабым корневым давлением. У других пород, например сосны, водные запасы пополняются преимущественно осенним корневым давлением. Для правильного суждения об осеннем заполнении водой древесины необходимо принять во внимание то, что этот процесс чрезвычайно медленный — он протекает в течение нескольких месяцев с затратой очень небольших сил. Небезынтересно с этим сопоставить то обстоятельство, что выход древесных пород из состояния покоя представляет собой также медленно совершающийся процесс, и у большинства древесных растений он заканчивается к периоду установления устойчивой зимней погоды, поскольку зимующим растениям в дальнейшем целесообразнее сдерживать ростовые процессы не за счет затраты внутренней энергии, а за счет воздействия внешних, неблагоприятных для ростовых процессов факторов. Такое совпадение осеннего пополнения запасов воды в растениях с их выходом из покоящегося состояния заслуживает внимания и, по-видимому, указывает на значение водного фактора не только при вступлении растений в период покоя, но и при выходе из него.

Всеми выше рассмотренными результатами опытов и наблюдений подтверждается ранее сделанное нами предположение, что почки у древесных пород из-за транспирационной деятельности листьев поставлены в условия недостаточного водоснабжения, вследствие чего пробуждение почек задерживается в год их заложения. Установленный нами факт слабой доступности для почек воды объясняет их ксероморфное строение и слабое развитие у них водопроводящих элементов, а также раннее прекращение у них внешне заметного роста, т. е. переход в покоящееся состояние в то время, когда в окружающей среде имеются в наличии все благоприятные условия для продолжения ростовых процессов.

Законно теперь поставить вопрос: являются ли установленные условия затрудненного водоснабжения почек фактором, исключающим непрерывный рост, или же для беспрепятственного роста почек оказывается достаточным количество доступной им воды?

Результаты проведенных нами определений влажности в почках, находившихся на разных стадиях распускания, исключают возможность второго предположения. Пробуждение почек достигалось удалением листьев. Пробы для определения влажности брались в один календарный срок, т. е. при одинаковых для всех вариантов внешних условиях. Результаты определений сведены в таблице 12.

Из приведенных в табл. 12 данных видно, что пробуждению почек должно предшествовать значительное увеличение в них содержания воды. Наиболее оводненными оказываются молодые листочки, что отчетливо указывает на то, что для ростовых про-

цессов, приводящих к распусканию почек, требуются особо благоприятные условия водоснабжения. Такие условия создаются весной и в начале лета, когда в растениях имеет место массовое передвижение не только пластических веществ, но и воды, а транспирационная деятельность листьев еще не имеет места или слабо дает себя знать. В этот период водного максимума у древесных растений происходит распускание почек, интенсив-

Таблица 12

Оводненность почек на различных стадиях пробуждения

Виды растений	В л а ж н о с т ь в %					
	Покоящиеся почки	Слегка набухшие почки	Молодые листочки длиной около 1 см	Врозные верхушечные листья	Средние листья	Нижние листья
Осина	45,18	46,13	68,72	52,45	52,23	51,11
Ольха	45,27	59,50	68,84	59,13	55,01	56,18
Береза	54,68	57,62	67,01	61,04	60,93	61,18
Рябина	52,66	56,75	62,99	47,45	53,89	52,68
Ива	55,61	66,79	66,88	61,45	58,18	58,41

ный рост побегов, заложение новых почек и их кратковременный рост. С усилением напряжения иссушающих факторов внешней среды и интенсивности транспирационной деятельности листьев количество доступной воды для вновь заложенных почек в растениях уменьшается, вследствие чего почки прерывают свой рост и переходят в покоящееся состояние. Первоначально их покой является неустойчивым и может быть назван предварительной фазой покоя. В этой фазе бывает достаточным устранить транспирационную деятельность листьев или же значительно уменьшить ее, чтобы почки возобновили рост.

На большое значение водного фактора при вступлении растений в состояние покоя и пробуждение почек указывает то обстоятельство, что покой у почек обычно вклинивается между фазами эмбрионального роста и растяжения клеток. Для фазы растяжения клеток, как указывают многие исследования, вода играет исключительно важное значение, так как увеличение объема клеток в этой фазе происходит в основном за счет увеличения в них содержания воды.

Создаваемый транспирационной деятельностью листьев некоторый водный дефицит в почках полезен с точки зрения их общего развития и далек от губительного предела. Согласно данным Раскатова (1939) гибель от высыхания у побегов древесных пород наблюдается при потере не менее 50% всей содержащейся в них воды. Степень недонасыщения побегов и их частей водой

вследствие функционирования листьев в несколько раз превышает смертельный минимум. При умеренной степени недонасыщения почек водой задерживаются внешне обнаруживаемые процессы роста, но при этом создаются благоприятные условия для скрытого роста, вследствие чего у большинства древесных пород почки уходят под зиму в таком состоянии, что в них оказываются сформированными все основные структурные части будущих побегов или соцветий. Сдерживание ростовых процессов почек через водный фактор оказалось наиболее целесообразным способом, поскольку достижение того же результата посредством недостаточного снабжения почек необходимыми питательными веществами неизбежно привело бы к губительным последствиям.

Установившиеся и закрепленные в процессе эволюции коррелятивные взаимодействия между листьями и почками имеют глубокий биологический смысл для растений. Под покровами почек находят надлежащую защиту от высыхания, а также от ряда других повреждающих воздействий зачатки будущих побегов и репродуктивных органов. Раннее заложение почек уже в начале вегетационного периода является крайне важным для растений, так как только за счет их может быть восстановлена новая листовая поверхность взамен утраченной. Почки являются теми резервными органами, за счет которых растения имеют возможность поддерживать на необходимом уровне величину ассимилирующей поверхности. Уменьшение же листовой поверхности как следствие повреждающего действия ночных заморозков и поедания сочных молодых листьев гусеницами и другими вредителями — явление, повсеместно встречающееся в жизни растений. Если бы у растений отсутствовала способность своевременного возобновления листовой поверхности, то это неизбежно привело бы к их сильному истощению и к другим вредным последствиям. Иллюстрацией к этому могут служить результаты следующих проведенных нами опытов.

У нескольких молодых деревьев осины мы на протяжении одного вегетационного периода удаляли листья по мере их появления и тем самым искусственно воспроизводили то положение, при котором у растений отсутствовала бы способность к повторному возобновлению листовой поверхности. Такие растения к следующей весне оказались настолько истощенными, что могли развить только очень скудную листовую поверхность — на побегах имелись лишь одиночные листья. Следовательно, можно считать, что раннее заложение почек является для растений весьма полезным свойством, так как, обладая им, они получают возможность избегать или значительно смягчать вредные последствия тех имеющих в их жизни место условий, которые приводят к несвоевременной утрате или уменьшению ассимиляционной поверхности. При таком истолковании основного значения

раннего заложения почек становится понятным, почему для растений оказалось полезным, чтобы характер ростовых процессов почек также определялся прежде всего функциональной деятельностью листьев.

Удаление листьев, как видно из ранее приведенных данных, можно было вызвать распускание почек до определенного срока и лишь до тех пор, пока появление новой листовой поверхности может оказаться полезным для растений. Действительно, позднее распускание почек ничего, кроме дополнительного израсходования питательных веществ, т. е. вреда, не может дать растениям. С точки зрения целесообразности, покой почек по мере приближения к концу вегетационного периода должен становиться более устойчивым. Сказанное имеет место в действительности: почки у большинства древесных пород к концу лета находятся в состоянии глубокого покоя. В состоянии глубокого покоя почки уже не могут быть активированы к пробуждению посредством одного только удаления листьев. Эта стабилизация состояния покоя у почек со временем может быть обусловлена тем, что поддерживаемый листьями водный дефицит в почках вызывает дополнительные изменения, усиливающие их предварительный покой. Из этих изменений следует указать на усиление роста покровных защитных образований почек, характер развития которых также в значительной степени определяется деятельностью листьев. В пользу этого говорят результаты наших опытов по удалению покровных образований у почек в различные календарные сроки. Опыты проводились с осинкой, ольхой, березой, рябиной и ивой. В тех случаях, когда удаление покровных чешуй почек проводилось одновременно с обрыванием листьев, разворачивание новой листовой поверхности у деревьев происходило интенсивнее, и можно было его вызвать в более поздний срок, чем при одном только удалении листьев. Следовательно, возникающие у почек покровные чешуи усиливают задерживающее действие листьев на их распускание. В тех вариантах опыта, где удалялись только покровные чешуи почек с сохранением листьев, почки оказались способными сформировать новые покровные чешуи, в которые превращались обнаженные внутренние кроющие листочки почек. Таким образом, листья определяют характер роста и дифференцировки отдельных частей почек. При наличии листьев кроющие листочки в почках могут превращаться в редуцированные листья — кроющие чешуи, в отсутствии же листьев они развиваются в настоящие листья.

У нескольких деревьев тех же видов древесных растений нами производилось удаление почек полностью. Выяснилось, что в пазухах листьев восстановление новых почек взамен утраченных происходило лучше, чем на деревьях с удаленными листьями. В целом на процессы заложения и развития почек листья оказывают благоприятное влияние — являются необходимым

условием формирования в почках структурных элементов будущего побега, и одновременно задерживают почки от несвоевременного пробуждения, побуждая их своевременно перейти в покоящееся состояние. Переход почек в состояние покоя совершается задолго до опадения листьев в то время, когда фотосинтетическая деятельность листьев оказывается интенсивной. Эта сторона функциональной деятельности листьев не может не сказываться на дальнейшем развитии почек.

Мы неоднократно убеждались в том, что к осени почки на побегах с удаленными листьями по размерам уступают почкам на облиственных побегах. Сходные результаты приводит Серебряков (1952) в опытах с *Geum urbanum* и *Asarum europaeum*. При удалении листьев пазушные почки значительно отставали в линейных размерах сравнительно с контрольными. Побег, развивавшийся из почек у растений с удаленными листьями, отличался более медленным ростом весной и меньшими размерами. Кроме того, удаление листьев вызывало недоразвитие и даже полное подавление генеративной сферы побега (цветки и соцветия в почках не развивались). Чем позже проводилось удаление кроющих листьев, тем меньше сказывалось оно на последующем развитии пазушных почек и побегов.

Следовательно, у растений система кроющий лист—почка составляют единый физиологический комплекс, с тонко отрегулированными коррелятивными взаимодействиями между его составляющими частями. Почки, находясь в пазухах листьев, лучше защищены от механических повреждений и находятся в наилучших условиях снабжения ассимилятами. Транспирационной деятельностью листьев почки сдерживаются от несвоевременного пробуждения.

Прочие приемы стимулирования почек к распусканию.

Преждевременное пробуждение почек у древесных пород, кроме удаления листьев, может быть вызвано и некоторыми другими приемами. Одним из таких приемов является кольцевание стволов или отдельных ветвей.

Кэртис (1937) описывает результаты своих опытов с кольцеванием *Ligustrum*, причем выясняется, что наибольшая способность к образованию новых побегов обнаруживалась на обезлиственных участках стебля в том случае, если данные участки были изолированы одним кольцом от влияния верхних листьев или же двумя кольцами как от верхних, так и от нижних оставленных на стебле листьев. Если же обезлиственный участок был изолирован кольцом только от нижних листьев, а от верхних не был изолирован, то ни в одном случае в зоне, лишенной листьев, побеги не образовались. Как из этих, так и из ряда других опытов автор приходит к заключению, что снижение абсолютного или относительного количества углеводов усиливает рост ста-

рых побегов и образование новых побегов. Вопросы водного режима при этих опытах специально не изучались.

В наших опытах проводилось двойное кольцевание у стволов и отдельных ветвей березы, ольхи, осины, рябины и ивы таким образом, что в одном случае листья между кольцами удалялись, в другом случае — оставались. Пробуждение почек между кольцами наблюдалось только в случае удаления листьев с этого участка. Особенно характерным в этих опытах было то, что под нижним кольцом пробуждались к деятельности спящие почки. В этом случае получался такой же эффект, как от спиливания или срубки дерева, когда из нижней части ствола развивается обильная пневая поросль.

Нами было проведено у опытных окольцованных растений изучение особенностей их водного режима. Пробы стеблей для определения влажности брались над и под нижним кольцом. Результаты исследований сведены в табл. 13.

Приведенные данные находятся в полной согласованности с результатами наших ранее приведенных опытов о влиянии листьев на содержание воды в побегах. Из приведенных в табл.

Таблица 13

Влияние кольцевания на оводненность стеблей

Варианты опытов	Влажность участка ствола в %	
	над кольцом	под кольцом
Ива		
1. Между кольцами листья оставлены; ко времени взятия пробы они опали	48,27	44,03
2. Между кольцами листья удалены; ко времени взятия пробы молодые листочки опали	25,25	44,97
Осина		
1. Между кольцами листья оставлены в нижней части; ко времени взятия пробы они сохранились	42,36	43,67
2. Между кольцами листья удалены; под нижним кольцом листья оставлены	47,63	46,41
Рябина		
1. Листья между кольцами и под нижним кольцом удалены	56,33	48,81
2. Листья между кольцами оставлены, а под нижним кольцом удалены	48,03	49,13
Ольха		
1. Между кольцами листья оставлены; ко времени взятия пробы на растении сохранились отдельные листья	46,30	48,24
2. Двойное кольцевание без удаления листьев; ко времени взятия пробы листья между кольцами опали, а под нижним кольцом они сохранились в зеленом состоянии	48,87	45,39

13 данных видно, что облиственные участки стеблей содержат воды меньше, чем обезлиственные участки. Новым моментом здесь является то обстоятельство, что при наложении кольца ниже листьев содержание воды в стволе под кольцом окажется выше, чем над кольцом, так что в подобных случаях нарушается вертикальный градиент распределения воды в стволе. Следовательно, в результате кольцевания влияние листьев на водный режим ниже расположенных участков ствола оказывается ослабленным, хотя, согласно большинству современных теорий, кольцевание не должно сказаться на условиях водоснабжения растений. В опытах с кольцеванием ивы нами часто наблюдалась тенденция расположенных над кольцом частей к засыханию, (на это указывает и ряд других исследователей (Ханштейн, 1860)), особенно в тех случаях, когда с них была удалена листва. Значительное повышение запасов влаги в стволе под кольцом дает возможность объяснить наблюдаемое в этих случаях повсеместное пробуждение недоразвитых или спящих почек также улучшением условий их водоснабжения. Аналогичное изменение водного режима спящих почек в нижней части ствола происходит при срубке дерева, так как при этом устраняется влияние на их водный режим кроны, а запасы воды продолжают пополняться путем корневого давления. Увеличение запасов воды в пнях спиленных деревьев экспериментально доказано исследованиями Иванова (1946)

Вследствие кольцевания происходит заметное изменение и в химическом составе растений. Данные о характере этих изменений, приводимые в научной литературе, не всегда совпадают.

Кэртис (1937) указывает, что многочисленными исследованиями установлено значительное накопление у окольцованных растений над кольцом углеводов, а под кольцом — обеднение тканей углеводами. Содержание углеводов в обезлиственных участках стебля также бывает пониженным. Согласно данным его собственных исследований, кольцевание задерживает восходящий ток азота из корней, вследствие чего участки стебля под кольцом содержат больше азота, чем над кольцом. В конечном итоге автор приходит к заключению, что лучшее снабжение растения углеводами, чем азотом, вызывает задержку роста надземных органов в длину, усиленное образование и рост корней; улучшение азотистого питания вызывает усиленный рост в длину надземных органов, деятельность спящих почек и появление новообразований.

Снижение содержания азота в результате кольцевания наблюдали также Гарвей (Harvey, 1923) и Сёммерс (Summers, 1922—1923). Мэзон и Маскел (Mason a. Maskell, 1929, 1931) опубликовали данные для хлопчатника, противоречащие данным цитированных выше исследователей относительно древесных растений. Они обнаружили, что у окольцованных растений накапливается над кольцом азота больше, чем в неокольцованных

стеблях, причем в стебле под кольцом его меньше, чем в соответствующем участке неокольцованных стеблей. Общая зольность, содержание калия и фосфора изменялось при кольцевании примерно так же, как и содержание азота.

Кобель (1957), подытоживая данные химических исследований окольцованных ветвей у плодовых деревьев, указывает, что в облиственных окольцованных ветвях наблюдается в общем понижение содержания воды, азота и зольных элементов и повышенное содержание сахаров и крахмала. Подобным же образом, как и кольцевание, действует и прием перетягивания стволов.

Сходные с описанными изменения в растениях возникают вследствие ослабления ассимиляционной поверхности путем затенения листьев.

Крейбилл (Graybill, 1922—1923) сообщает об опытах с 2-летним затенением деревьев яблони и персика. Химические исследования одно- и двухлетней ткани плодовых веточек деревьев яблони и однолетних побегов персиковых деревьев показали, что затенение во всех случаях привело к уменьшению редуцирующих сахаров, гидролизуемых углеводов, сухого вещества и, следовательно, к повышению содержания воды. Содержание азота при этом возросло.

К сходным результатам пришел Очер с сотрудниками (1926) в опытах с затенением на протяжении двух вегетативных периодов молодых плодоносящих деревьев яблони. Заложение цветочных почек было при этом совершенно подавлено, рост же ветвей в длину оказался повышенным.

Повсеместно распространенным в садоводстве приемом регулирования ростовых процессов плодовых деревьев является прищипка и обрезка растущих побегов.

Гукер (Hooker, 1924) наблюдал, каким образом обрезка дерева изменяет химические отношения в ветвях. Пробы для анализа брались через две недели после обрезки из тканей, находившихся в непосредственной близости к местам обрезки. Было обнаружено, что содержание воды и азота в этих тканях повысилось по сравнению с подобными же участками ветвей на необрезанных деревьях. Содержание же крахмала и сахара в обрезанных ветвях было ниже по сравнению с контрольными. Указанные изменения действуют в направлении усиления вегетативного роста побегов.

Отмечено, что при обрезке не все почки прорастают с одинаковой интенсивностью. Глазки на верхней стороне горизонтальных или косо направленных вверх ветвей прорастают значительно сильнее глазков, расположенных на нижней стороне их. Боковые глазки в этом отношении занимают промежуточное положение. Когда производят обрезку на глазки, расположенные на нижней стороне ветви, с целью вызвать образование более слабого побега, то возникает необходимость в удалении

расположенных за ними глазков в верхней поверхности ветви, так как в противоположном случае из них развиваются настолько сильные побеги-конкуренты, что побег продолжения, выросший из нижней почки, ими подавляется. В случае, если ветка окажется согнутой в виде дуги, то почки, расположенные на ней выше всех остальных, будут находиться в наиболее благоприятных для роста условиях. Они образуют сильные побеги продолжения, тогда как наклоненные вниз части с течением времени ослабевают в своем развитии.

До настоящего времени остается неясным, каким образом можно объяснить с физиологической точки зрения в зависимости от положения ветвей различное поведение почек. Широко распространенное мнение относительно того, что при изгибе ветви движение питательных веществ в нисходящих частях задерживается, оказывается неприемлемым, поскольку при наличии двух и большего количества изгибов наблюдается усиленный рост на вершине всех изгибов.

Нами было прослежено влияние изгибания стволов молодых деревьев на распределение влажности в них. Результаты определений приведены в таблице 14.

Таблица 14

Влияние изгиба ветвей на оводненность различных частей стеблей

Варианты опыта	Влажность ствола в %		
	в нисходящей части изгиба к верхушке ствола	на вершине изгиба	в нисходящей части изгиба к основанию ствола
Ива			
На изгибе дуги листья удалены	49,10	49,49	48,48
На изгибе дуги листья оставлены	48,47	48,93	48,55
Рябина			
На изгибе дуги листья оставлены	50,92	50,21	49,36

Из приведенных в таблице 14 данных видно, что при дугообразном изгибе ствола у ивы оказывается нарушенным вертикальный градиент во влагоемкости стебля. Наиболее оводненным оказывается участок стебля, расположенный на вершине дуги, независимо от того, были ли листья с него удалены или оставлены. У рябины вертикальный градиент во влагоемкости стебля хотя и сохранился, но он был выражен не так отчетливо, как при нормальном вертикальном положении стебля.

Обобщая приведенный материал, приходим к заключению, что при всех способах стимулирования пробуждения почек у

древесных растений неизменно наблюдается увеличение запасов воды в них и, следовательно, улучшение условий водоснабжения почек. Поскольку содержание воды в растениях в значительной мере определяется транспирационной деятельностью листьев, то пробуждение почек находится в зависимости от величины листовой поверхности. С уменьшением листовой поверхности условия водоснабжения почек улучшаются. Листья обуславливают покой почек, удерживая их от несвоевременного пробуждения. Сопоставляя покой почек с изменениями химического состава растений, наиболее определенно можно говорить о сдерживающем влиянии накопления углеводов на распускание почек. Можно предполагать, что возникновение в растениях недостатка в веществах, вырабатываемых листьями, способствует пробуждению почек, если при этом одновременно будут улучшены условия водоснабжения их. Относительно значения азота для покоя почек и их пробуждения в научной литературе приводятся противоречивые данные, что, очевидно, обусловлено тем, что азот оказывает влияние на указанные процессы не прямо, а через дополнительные факторы, из которых немаловажное значение имеет степень обеспеченности растений водой и углеводами.

Выделяя среди других факторов значение воды для вхождения почек в состояние покоя и их пробуждения, мы далеки от представления, что условия водоснабжения почек и, следовательно, характер их развития определяются только абсолютным содержанием воды в растениях. Здесь, несомненно, имеет значение соотношение форм свободной и связанной воды, концентрация клеточного сока, водоудерживающие силы клеток, гидрофильность протоплазмы и т. д. Изучение их значения в рамках рассматриваемой проблемы должно стать предметом дальнейших исследований.

Выводы

1. Переход почек у наших древесных пород в состояние покоя, происходящий в естественных условиях при наличии в окружающей среде всех благоприятных для беспрепятственного роста условий, обусловлен деятельностью листьев. Листья обуславливают покой почек, сдерживая их от преждевременного пробуждения.

2. С уменьшением листовой поверхности задерживающее влияние листьев на распускание почек ослабевает. Лишь при значительном уменьшении листовой поверхности почки приобретают способность к распусканию.

3. Сфера задерживающего влияния листа на распускание почек не ограничивается лишь почкой, непосредственно сидящей в его пазухе, а распространяется на расположенные от него выше и ниже почки. Каждый лист на побеге или стволе ока-

зывает на нижележащие почки более сильное тормозящее действие, чем на вышерасположенные почки.

4. Физиологическая природа тормозящего действия листьев на распускание почек заключается в том, что в результате усиленной транспирационной деятельности листьев почки на растении оказываются в условиях недостаточного водоснабжения.

5. С удалением листьев возрастает содержание воды в почках, что наряду с уменьшением содержания углеводов благоприятно влияет на распускание их.

6. При различных других приемах воздействия на древесные растения (прищипка, обрезка, кольцевание, изменение положения ветвей) с целью стимулировать распускание почек также имеет место увеличение запаса воды в них.

7. Удалением листьев можно вызвать распускание почек у древесных растений до определенного срока. Чем позже производится удаление листьев, тем меньшее влияние оно оказывает на распускание почек. Обусловленное транспирационной деятельностью листьев недостаточное водоснабжение почек вызывает в них ряд дополнительных изменений, в связи с чем покой почек со временем усиливается.

8. Условия недостаточного водоснабжения почек находят отражение в ксероморфных особенностях строения почек и в слабой обеспеченности их водопроводящими элементами.

ЛИТЕРАТУРА

- Богданов П., 1931. О фотопериодизме у древесных пород. Изд. Всесоюзного ин-та лесного хоз.
- Галахов Н. Н., 1937. Вторичное цветение растений. Природа, № 1.
- Генкель П. А., 1948. Состояние покоя у растений как процесс обособления протоплазмы клеток. Вестн. АН СССР, № 8.
- Иванов Л. А., 1946. Свет и влага в жизни наших древесных пород. Изд. АН СССР, М.-Л.
- Илличевский С. О., 1925. Вторичное цветение, его механизм и причины в связи с условиями цветения вообще. Журн. Русск. ботан. общ., т. X, № 1—2.
- Катунский Б., 1940. О приспособительном значении фотопериодической реакции растений. Сб. научн. работ комсомольцев-биологов АН СССР, М.-Л.
- Коломиец И. А., 1954. Об условиях развития цветочных и ростовых почек у яблони. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. VIII, вып. 2.
- Лысенко Т. Д., 1943. Работы в дни Великой Отечественной войны. Сельхозгиз.
- Максимов Н. А., 1948. Краткий курс физиологии растений. Огиз. Сельхозгиз.
- Мальчевский В., 1946. Применение искусственного света для ускорения роста и развития семян древесных пород. Тр. Ин-та физиол. растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, т. IV, вып. 1.
- Мишурин И. В., 1939. Принципы и методы работы. Соч. т. I, Сельхозгиз.
- Мошков Б., 1925. Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Тр. по прикл. бот., ген. и селекц., сер. III, № 6.

- Падеревская М. И., 1951. Биологические особенности почек у дуба. Автореферат дисс. Моск. гос. ин-та им. В. И. Ленина, М.
- Перк А. Я., 1953. О значении воды в периоде покоя у растений. Диссертация. Тарту.
- Перк А. Я., 1960. Некоторые вопросы периода покоя у растений. Ученые записки Тартуского гос. университета, № 82.
- Раскатов П. Б., 1939. К изучению водного режима деревьев и кустарников в зимний период в условиях лесостепи европейской части СССР. Сов. ботаника, № 3.
- Ряднова И. М., 1941. О несвоевременном цветении у плодовых растений и связанных с этим изменениях цветов и соцветий. Тр. Краснодарского ин-та виноделия и виноградарства, 3.
- Сабинин Д. А., 1957. О ритмичности строения и роста растений. Ботанических журнал, т. 42, № 7.
- Сатарова Н. А., 1958. К характеристике покоя и нуклеинового обмена у некоторых цветочных культур. Физиология растений, т. 5, вып. 5.
- Серебряков И. Г., 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. Советская наука, М.
- Холодный Н. Г., 1939. Фитогормоны. Изд. АН УССР, Киев.
- Шарапов Н. И., 1954. Химизм растений и климат. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Шрейбер А. Ф., 1911. Причины вторичного (осеннего) цветения. Вестн. садов., плод. и огород., № 1.
- Achter, E. C., Schradler, A. L., Lagassee, F. S. and Aldrich, W. W., 1926. The effect of shade on the growth, fruit bud formation and chemical composition of apple trees. Amer. Soc. Hort. Sci. Proc., 23.
- (Gurtis, O. F.) Кэртис Ф 1937. Передвижение растворенных веществ в растениях. Сельхозгиз.
- Dostal, R., 1926. Ueber die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. Nat. Moravicae, 3.
- (Dostal, R.) Достал Р. 1956. Значение коррелятивных влияний корней и листьев в морфогенезе растений. Физиология растений, т. 3, вып. 4.
- Doorenbos, J. 1953. Mrdedelingen, van de Land bouw hogeschool, 53, I.
- Goebel, K., 1908. Einleitung in die experimentelle Morphologie der Pflanzen. Leipz. u. Berlin.
- Harvey, E. M., 1923. A study of growth in summer shoots of the apple with special consideration of the role of carbohydrates and nitrogen. Oregon Stat. Bull., 200, 5.
- Hooker, H. D., 1924. Changes produced in apple trees by various types of pruning. Missouri Stat. Res. Bull., 72, 3.
- Klebs, J., 1912. Über die periodischen Erscheinungen tropischer Pflanzen. Biol. Zbl., 32.
- Kraybill, H. R., 1922. Effect of shading some horticultural plants. New Hampshire Agric. Exp. Stat. Bull., 11, 9.
- Kraybill, H. R., 1923. Effect of shading and ringing upon chemical composition of apple and peach trees. New Hampshire Agric. Exp. Stat. Techn. Bull., 23, 3.
- Lang, A., 1954. Entwicklungsphysiologie. Fortschr. der Botanik, 16, 342.
- Leopold, C., 1955. Auxins and plantgrowth. University of California Press.
- Maskell, E. J. and Mason, T. G., 1929. Studies on the transport of nitrogenous substances in the cotton plant. I. Preliminary observation on the downward transport of nitrogen in the stem. Ann. Bot., 43.
- Mason, T. G. and Maskell, E. J., 1931. Further studies on transport in the cotton plant. I. Preliminary observations on the transport of phosphorus, potassium and calcium. Ann. Bot., 45.
- Molisch, H., 1909. Das Warmband als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena. (Söding, H.) Зёдинг, Г 1955. Ростовые вещества растений. Изд-во иностр. лит.

- Snow, R., 1929. The young leaf as the inhibiting organ. *New. Phytol.*, 28.
- Stauffer, O., 1892. Untersuchungen über spezifisches Trockengewicht sowie anatomischen bau des Holzes der Birke. *Förl. naturwiss. Zeitschr.*, H. 4.
- Summer, F., 1922—23. Factors governing fruit bud formation. *J. Bath. a. West a. South. Counties Soc.*, 5, ser. 17, 140.
- Thimann, K. V. and Skoog, F., 1933. Studies on the growth hormone of plants. III. The inhibiting action of the growth substance on bud development. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 19.
- Thimann, K. V. and Skoog, F., 1934. On the inhibition of bud development and other function of growth substance in *Vicia Faba*. *Proc. Roy. Soc.*, B. 114.

PUUTAIMEDE PUNGADE ÜLEMINEKU PÕHJUSTEST PUHKEPERIOODI

Bioloogiakand. A. Perk

Resümee

Kirjanduses esineb mitmesuguseid seisukohti taimede, nende üksikute osade ja organite puhkeperioodi ülemineku põhjuste kohta. Taimede puhkeperioodi põhjustavate faktorite hulgas qmis-tati seni vähe tähtsust veele.

Käesoleva artikli autori poolt uuriti mitme aasta jooksul puu-taimede pungade puhkeperioodi ülemineku põhjusi. Seejuures põhitähelepanu pöörati nende korrelatiivsete seoste selgitamisele, mis kujunevad vegetatsiooniprotsessis «katteteht—pung» süstee-mis. Teostatud uurimistega selgitati, et lehed avaldavad tuge-vat mõju pungade veerežiimile ja koos sellega nende kasvuprot-sside iseloomule ning rütmile.

Käesoleva uurimise kokkuvõttena esitatakse järgmised põhi-lised järeldused:

1. Meie puuliikide pungade üleminek puhkeseisundisse, mis toimub looduslikes tingimustes siis, kui ümbritsevas keskkonnas on veel kasvuks kõige soodsamad tingimused, on tingitud lehtede tegevusest. Lehed põhjustavad pungade puhkust, hoides neid enneaegselt puhkemisest.

2. Lehepinna vähenemisega nõrgeneb lehtede pidurdav mõju pungade puhkemisele. Ainult lehepinna tunduva vähenemise kor-ral omandavad pungad puhkemisvõime.

3. Lehe pidurdav mõju pungade puhkemisele ei piirdu ainult selle pungaga, mis asetseb vahetult tema kaenlas, vaid levib ka temast ülal- ja allpool asetsevatele pungadele. Iga leht võrsel või tüvel avaldab allpool asetsevatele pungadele tugeva-malt pidurdavat toimet kui ülalpool asetsevatele pungadele

4. Lehtede pidurdava toime füsioloogiline olemus pungade puhkemisele seisneb selles, et lehtede intensiivse transpiratsiooni tulemusel on taime pungad puuduliku veevarustuse tingimustes.

5. Lehtede eemaldamisega tõuseb pungade veesisaldus, mis süsivesikutesisalduse vähenemise kõrval mõjub soodsalt nende puhkemisele.

6. Puutaimede pungade puhkemise stimuleerimiseks mitmesuguste leiste mõjustamisvõtete (pintseerimine, kärpimine, rõngastamine, okste asendi muutmine) puhul omab samuti tähtsust veevaru suurenemine pungades.

7. Lehtede eemaldamine võib esile kutsuda puutaimede pungade puhkemist ainult teatud ajani. Mida hiljem toimub lehtede eemaldamine, seda väiksemat mõju avaldab see pungade puhkemisele. Lehtede transpireerivast tegevusest tingitud pungade puudulik veevarustus põhjustab neis rea täiendavaid muutusi, millega ühenduses pungade puhkus aja jooksul tugevneb.

8. Pungade puuduliku veevarustuse tingimused peegelduvad pungade ehituse kseromorfsetes iseärasustes ja nende nõrgas varustatuses vettjuhtivate elementidega.

ÜBER DIE URSACHEN DES ÜBERGANGS DER KNOSPEN UNSERER HOLZGEWÄCHSE IN DEN RUHEZUSTAND

A. Perk

Zusammenfassung

In der Fachliteratur begegnen wir verschiedenen Anschauungen über die Ursachen für die Vegetationsruhe der Pflanzen, ihrer Einzelteile und Organe. Unter den die Ruheperiode auslösenden Faktoren hat man dem Wasser bisher nur wenig Beachtung geschenkt.

Der Verfasser des vorliegenden Artikels hat sich im Laufe von mehreren Jahren eingehend mit der Frage nach den Ursachen der Winterruhe der Knospen unserer Holzgewächse beschäftigt, wobei das Hauptaugenmerk auf die Klarstellung der Wechselbeziehungen gerichtet war, die sich während des Vegetationsprozesses im System «Deckblatt—Knospe» entstehen. Die Untersuchungen haben gezeigt, daß die Blätter auf den Wasserhaushalt der Knospen und dadurch auf Charakter und Rhythmus des Wachstumsprozesses einen starken Einfluß ausüben.

Die Ergebnisse der Untersuchungen lassen sich unter folgenden Punkten zusammenfassen:

1. Der Übergang der Knospen unserer Gehölzarten in den Ruhezustand, was sich unter den natürlichen Umweltverhältnissen und den günstigsten Wachstumsbedingungen vollzieht, wird durch das Verhalten der Blätter hervorgerufen. Die Blätter sind es, die den Ruhezustand der Knospen bewirken und ihr allzufrühes Erwachen verhindern.

2. Eine Verringerung der Blattfläche vermindert den hemmenden Einfluß der Blätter auf das Austreiben der Knospen. Erst nach einer beträchtlichen Verringerung der Blattfläche erlangen die Knospen die Fähigkeit zur Entfaltung.

3. Der hemmende Einfluß eines Blattes auf das Austreiben der Knospen ist nicht nur auf die Knospe beschränkt, die unmittelbar in seiner Achsel sitzt, sondern erstreckt sich auch auf die über und unter ihm befindlichen Knospen. Jedes Blatt am Sproß oder am Stengel hat auf die Knospen unter ihm einen stärkeren hemmenden Einfluß als auf die über ihm befindlichen.

4. Physiologisch läßt sich der hemmende Einfluß der Blätter auf die Entfaltung der Knospen dadurch erklären, daß durch intensiveres Transpirieren der Blätter in den Knospen ein Wasserdefizit eintritt.

5. Mit der Entfernung der Blätter steigt der Wassergehalt der Knospen, was bei gleichzeitiger Senkung des Kohlenstoffgehaltes ihr Austreiben günstig beeinflusst.

6. Auch bei verschiedenen anderen Verfahren, die ein Austreiben der Knospen fördern sollen, wie Entgipfeln, Entspitzen, Ringen, Veränderung der Aststellung, ist die Vergrößerung des Wasservorrats in den Knospen von Bedeutung.

7. Durch Entfernen der Blätter können die Knospen von Holzgewächsen nur bis zu einem bestimmten Zeitpunkt zum Treiben gebracht werden. Je später das Entfernen der Blätter geschieht, desto geringer ist sein Einfluß auf die Entfaltung der Knospen. Das durch Transpiration der Blätter in den Knospen hervorgerufene Wasserdefizit löst in ihnen eine Reihe von zusätzlichen Veränderungen aus, die ihrerseits den Ruhezustand der Knospen vertiefen helfen.

8. Das Wasserdefizit der Knospen findet seine Widerspiegelung in xeromorphen Besonderheiten ihres Baues sowie ihrer unzureichenden Versorgung mit wasserleitenden Organen.

СТИМУЛЯЦИЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ У РАСТЕНИЙ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИ ПРЕДПОСЕВНОМ НАМАЧИВАНИИ СЕМЯН В РАСТВОРАХ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ

Л. Сарану

1. Стимуляция физиологических процессов у растений

Проблема стимуляции физиологических процессов у растений издавна интересовала исследователей. Особое внимание этому вопросу уделил болгарский ученый М. Попов. Он уже в 1914 году высказал свои положения относительно стимуляции жизненных функций клетки (Popoff, 1931). Изучая искусственный партеногенез, Попов обнаружил много веществ, с помощью которых возможно его вызвать. Позднейшие его исследования показали, что эти вещества вызывают также стимуляцию соматических клеток. Много работ Попова посвящено изучению вопроса предпосевной стимуляции семян.

Согласно взглядам советского ученого Ю. В. Ракитина (1953, 1956) под стимуляцией следует понимать усиление физиологических процессов, вызываемое действием факторов, не отвечающих норме требований организма.

Из литературных данных (Попов, 1953; Ракитин, 1953 и др.) известно, что обмен веществ у организмов можно стимулировать самого разнообразного рода воздействиями: механическими и физическими агентами, различными излучениями, электрическим током, ультразвуком, минеральными веществами, витаминами, ростовыми веществами, органическими кислотами, соловым экстрактом, растительными соками и т. д. Многие приемы (протравление семян, кормление молодых животных антибиотиками, предпосевная обработка семян растворами различных веществ и т. д.) находящие широкое применение в практике сельского хозяйства, тесно связаны со стимуляцией физиологических процессов у растений.

Обращает на себя внимание то обстоятельство, что перечисленные факторы, вызывающие стимуляцию у растений, очень различны по своей природе. Часть из них является необходи-

мыми условиями существования организмов, другие факторы не имеют значения для их развития, третьи — характеризуются сильным антибиотическим действием.

Среди внешних факторов, которые в той или иной степени могут оказывать влияние на жизнедеятельность организмов, по Ракитину (1953) следует различать: 1) условия существования, необходимые для нормального их развития и 2) факторы воздействия, не требуемые организмом. Условия существования в тех дозах, к которым организмы приспособились в течение эволюции, обуславливают у них усиление физиологических процессов тем, что они включаются в обмен веществ как его необходимые компоненты. Таковы химические соединения, относящиеся к условиям существования, например, поступающие в растение минеральные питательные соли, вода, кислород, углекислота, или возникающие в растении углеводы, аминокислоты, витамины и ауксины, если они действуют в нормальных для организма количествах. В этом случае они не оказывают стимулирующего действия и полученный эффект обусловлен улучшением условий существования. Повышение продуктивности растений путем более полного удовлетворения их потребностей в питательных веществах не может быть отнесено за счет стимуляции. Факторы, относящиеся к условиям существования, играют соответственно их природе определенную специфическую роль в процессах обмена веществ живых организмов. Они являются незаменимыми и необходимыми для организма и отсутствие их приводит к нарушению нормального хода обмена веществ в организме. Однако возбуждение организма к более активной жизнедеятельности, например, с помощью чуждых ему ядовитых веществ в соответствующих дозах, является уже стимуляцией.

Необходимые для развития организмов условия в таких количествах и соотношениях, к которым они приспособились, не являются стимуляторами. Положение значительно усложняется, если условия существования будут влиять в количествах и соотношениях, не отвечающих норме требований организма. Условия существования в этих случаях, наряду с удовлетворением потребностей растений, оказывают также и стимулирующее влияние на их физиологические процессы.

Величина стимулирующей дозы того или другого внешнего фактора определяется в значительной мере степенью участия данного фактора в развитии организма в прошлом. Те факторы, которые не встречались в филогенезе организмов, уже в незначительных количествах оказывают на них сильное физиологическое действие. Если же организмы с ними ранее сталкивались в филогенетическом процессе, то величины стимулирующих доз этих факторов должны быть более значительными. Факторы, обычно встречающиеся в среде обитания организмов в больших количествах, имеют соответственно и большую величину стимулирующей дозы.

При более значительном увеличении дозы фактора его стимулирующее воздействие на растения сменяется тормозящим действием, могущим иметь следствием смерть организма (гербицидное действие).

Еще известный русский физиолог Введенский (1935) пришел к заключению, что самые различные внешние воздействия (разнообразные физические агенты и химические вещества, в том числе наркотики и яды) при известной силе и продолжительности их приложения вызывают в живом теле принципиально одинаковые реакции: сперва отмечается возбуждение или активация функций (первая фаза), затем происходит их торможение (вторая фаза). Отсюда вытекает первый, характерный признак влияния самых различных внешних факторов: зависимость физиологического действия факторов от их дозировки и продолжительности действия.

Указанная закономерность была обнаружена еще в прошлом столетии и вошла в биологическую науку под названием правила Арндта-Шульца. Согласно этому закону, малые дозы действующего фактора оказывают на живой организм противоположное действие по сравнению с большими дозами. В качестве иллюстрации можно привести влияние тех веществ, которые в зависимости от дозировки находят применение одновременно как в качестве стимуляторов роста, так и в качестве гербицидов. Исследованиями установлено, что наиболее сильным гербицидным действием характеризуются именно те вещества, которые в малых дозах оказываются наиболее активными стимуляторами (Ракитин, 1953).

Следовательно, эффект стимуляции зависит прежде всего от количества (дозы) действующего фактора. Само понятие «стимулятор» связано с количеством действующего вещества или фактора.

Внешние воздействия в стимулирующей дозе применяются для прерывания периода покоя у растений, при предпосевной обработке семян, для искусственного ускорения созревания плодов, предупреждения их от преждевременного опадения, укоренения черенков и т. д. Воздействие в тех дозах, которые тормозят физиологические процессы у растений, используются, например, для задержки прорастания клубней картофеля и пробуждения почек у плодовых деревьев весной, а также в медицине для наркоза. В высоких дозах некоторые физиологически активные вещества находят применение в качестве гербицидов.

Еще шире и более последовательно используют положительное действие несколько варьирующихся условий внешней среды организмы в природе. Для постоянного использования стимулирующего действия слегка измененных внешних условий, у организмов возникла для скрещивания разнополюсных и другие приспособления, обеспечивающие слияние различных половых клеток в процессе оплодотворения. Та положительная роль, которая

выявляется от слияния различающихся воспроизводящих клеток по сравнению со слиянием более сходных половых клеток, также обусловлена стимуляцией.

Илиев (1956) пишет, что сходство между явлениями стимуляции и гетерозисом настолько велико, что оно не может не вызывать мысли об однообразности этих двух биологических феноменов. Поэтому он считает гетерозис частью общей проблемы стимуляции.

Эффект стимуляции в большой мере зависит от физиологического состояния организма: на начальных фазах развития организма влияние стимуляции проявляется полнее по сравнению с более возрастным состоянием его. По этой причине предпосевное стимулирование семян следует признать важным приемом стимулирования растительных организмов.

Для выяснения сущности стимуляции очень важным является, по нашему мнению, и вопрос о неспецифическом и специфическом действии самых разнообразных внешних факторов на физиологические процессы. Если мы получаем при помощи самых разнообразных по своей природе внешних факторов однообразные, неспецифические ответные реакции организмов, тогда имеем дело со стимуляцией. Однообразность действия на организмы является вторым, характерным признаком действия самых разнообразных внешних факторов, не отвечающих норме требований организма. Стимуляцию обуславливает не столько природа воздействующего фактора, сколько то, что он взят в несколько несвойственной для организма дозе и поэтому возбуждает его жизнедеятельность. Отличие стимулирующего действия внешних факторов от их действия в качестве условий существования, в том числе и факторов питания, заключается в том, что в первом случае определяющим является доза воздействующего фактора, во втором случае — его природа. Наблюдаемое при стимуляции усиление жизнедеятельности организма — является не столько ответом на химическую природу внешних агентов, сколько ответом на известное различие в дозировке воздействующего фактора от нормы требований организма.

В тех случаях, когда повышение обмена веществ организма достигается действием взаимозаменяемых факторов, тогда мы имеем дело со стимуляцией; в противоположном случае — с более полным удовлетворением организма необходимыми условиями существования.

Стимуляция охватывает неспецифическое действие внешних факторов; она является общей однообразной реакцией, которой организмы отвечают на самые разнообразные внешние воздействия. Специфическое же действие внешних факторов на организмы не является стимуляцией.

На основании результатов многолетних исследований Насонов и Александров (1940) пришли к заключению, что самые разнообразные воздействия (термические, высокое гидростатиче-

ское давление, электрический ток, асфиксия, кислоты, щелочи, соли многовалентных, щелочных и щелочноземельных металлов, гипо- и гипертония) на различных объектах — животных, растениях, низших организмах — вызывают в живой протоплазме ряд одинаковых изменений: в малых дозах ускоряют движение протоплазмы, увеличивают дисперсность и содержание воды коллоидов протоплазмы, а также уменьшают ее вязкость. При воздействии теми же факторами в больших дозах внутриклеточные изменения протекают в обратном направлении.

Говоря об однообразии в действии разнообразных веществ на организмы, мы вполне солидарны с Ракитиным (1953), который указывает, что «различные по своей природе соединения, взятые, например, в стимулирующих дозах и поэтому усиливающие обмен веществ, будут оказывать наряду с этим еще и некоторые специфические действия, соответственно своим физическим и химическим свойствам».

Приведенные выше соображения о явлении стимуляции физиологических процессов близки с теорией Филатова (1951). Филатов полагает, что при неблагоприятных условиях в тканях возникают биогенные стимуляторы. Биогенные стимуляторы возникают везде, где происходит приспособление к новым условиям. Они скопляются в тканях и организмах под влиянием таких внутренних и внешних факторов, которые нарушают нормальный обмен веществ. Введенные в организм биогенные стимуляторы активируют в нем процессы жизнедеятельности.

Имеющийся в современной науке фактический материал указывает на то, что основой стимуляции физиологических процессов является повышение интенсивности обмена веществ: усиление обмена газов, повышение активности ферментов, ускорение различных биохимических превращений веществ (Ракитин, 1953).

Несвойственная норме требований организма стимулирующая доза фактора, обуславливая изменения в нормальном обмене веществ растений, приводит к некоторому усилению процессов диссимиляции в протоплазме. В результате этого высокомолекулярные соединения частично переходят в более простые и одновременно в более активные соединения. Продукты распада, накапливаясь до соответствующих концентраций, могут, в свою очередь, оказывать стимулирующее влияние. Таким путем продукты гидролиза могут усиливать первоначальное действие стимулятора.

В ряде случаев решающая роль при стимуляции принадлежит именно продуктам распада (Ракитин, 1953). Продукты нарушенного обмена веществ, способные усиливать физиологические функции, Филатов (1951) назвал биогенными стимуляторами. Основываясь на физиологических эффектах, вызываемых

действием биогенных стимуляторов, он ввел в медицинскую практику метод тканевой терапии при разных заболеваниях.

Продукты распада также активируют непрерывно происходящие в организме процессы самообновления живого вещества, в результате чего происходит преобразование свойств протоплазмы в направлении частичного омоложения.

Поскольку продукты обмена веществ оказывают большое влияние на структуру протоплазмы (Белорусова, 1946), то возникает вопрос — какие внутриклеточные изменения обуславливает стимуляция?

Известно, что протоплазма в клетках по мере их старения — спада жизнедеятельности — становится все менее дисперсной. Одновременно со старением повышается вязкость протоплазмы и понижается ее проницаемость и гидрофильность. Уменьшаются при старении клеток также адсорбционная способность структурных элементов протоплазмы и устойчивость белков. Последние легче денатурируются под влиянием различных воздействий. Согласно современным взглядам, с возрастом в живом организме увеличивается количество устойчивых, стабильных, неспособных к быстрой перестройке химических частиц. Живое вещество постепенно уплотняется. Жидкие и полужидкие золи, содержащие в молодой плазме мелкие, легко подвижные, с большим запасом энергии и с активными поверхностями мицеллы, постепенно переходят в полные гели, теряя при этом свой электрический заряд, подвижность и активную поверхность (Нагорный, 1948). При старении уменьшается интенсивность обновления живого вещества (Медведев, 1953)

Наука уже располагает некоторыми экспериментальными данными об изменениях физико-химических свойств протоплазмы клеток при стимуляции. Так, опытами Максимова (1946) и Можяевой (1948) показано, что гетероауксин в стимулирующих дозах повышает проницаемость протоплазмы и уменьшает ее вязкость. Можяева пишет, что так как повышенная проницаемость и низкая вязкость свойственны молодым клеткам, то, следовательно, воздействие гетероауксином способствует как бы некоторому «омоложению» клеток. Оно приводит протоплазму в состояние более высокой степени дисперсности и гидратации коллоидов, свойственное клеткам в состоянии более высокой физиологической активности. Отравляющие дозы гетероауксина вызывают противоположные изменения в свойствах протоплазмы.

Основой рассматриваемых изменений в физико-химических свойствах протоплазмы являются соответствующие изменения каких-то, до сих пор еще малоизвестных, в основном высокомолекулярных, особенно белковых, соединений в клетках.

При сопоставлении изменений, происходящих в протоплазме при стимуляции, с теми изменениями, которые происходят в ней в связи со старением, видим, что стимуляция есть явление, про-

тивоположное непрерывно происходящему в природе процессу сгущения и инактивирования высокомолекулярных соединений. Судя также по физико-химическим свойствам протоплазмы, при стимуляции происходит распад высокомолекулярных соединений на относительно более простые соединения и вместе с тем имеет место некоторое обновление и повышение биохимической активности протоплазмы. Повышение набухаемости, дисперсности, гидрофильности, проницаемости и уменьшение вязкости протоплазмы свидетельствуют, прежде всего, об увеличении количества протоплазматических частиц и повышении их активности.

Таким образом, небольшое изменение среды стимулирует протоплазму к более интенсивной жизнедеятельности, переводя ее в такое состояние, при котором возможен более интенсивный обмен веществ. В таком состоянии протоплазма становится более молодой. Поэтому можем говорить, что стимулирование обмена веществ организмов является одновременно в известной мере также процессом их частичного омоложения.

Следствием стимуляции является повышение общего уровня обмена веществ. Однако конечный результат стимуляции, как указывает Ракитин (1953), зависит от присущей данному живому организму специфики обмена веществ, его физиологического состояния и внешних условий. Если в растении происходит энергичное накопление углеводов, то эффект стимуляции может проявиться именно в усилении этого признака. Если стимулировать объект, способный к осуществлению ростовых изменений, то обычно усиливаются эти изменения. Влияя на закончивших рост плоды томатов соответствующими стимуляторами, нет основания ждать усиления их роста. В этом случае происходит ускорение созревания плодов. Если условия благоприятствуют повышению холодостойкости, то стимуляция при предпосевном намачивании семян выявляется в этом признаке. В засушливых районах можно с помощью данного приема добиться также повышения засухоустойчивости.

Обобщая предыдущий материал, видим, что стимуляция обмена веществ может быть достигнута с помощью несколько необычных для природы растения доз внешних агентов и их сочетаний. Далее выясняется, что при действии несколько измененными внешними условиями на растения происходят изменения в обмене веществ, приводящие к соответствующим изменениям в свойствах клеточных коллоидов. Это преобразование свойств протоплазмы с помощью несколько необычных для природы растений условий, особенно при влиянии на начальные фазы развития, может быть настолько глубоким, что оно оставляет след на всем дальнейшем процессе их жизнедеятельности.

2. Значение стимуляции при предпосевном намачивании семян в растворах микроэлементов

Значение стимуляции при предпосевном намачивании семян в растворах микроэлементов остается неясным, поскольку данному вопросу до сих пор уделялось незаслуженно мало внимания.

По отношению к предпосевной стимуляции семян микроэлементами Школьник (1950) справедливо отмечает, что «вопрос о стимуляции семян должен быть подвергнут полному пересмотру».

Несомненно, что микроэлементы следует рассматривать в качестве незаменимо необходимых элементов питания, количественная необходимость которых для растений очень мала. В пользу этого говорят полученные Школьником (1956) и другими исследователями многочисленные данные, указывающие на участие микроэлементов в биохимических процессах у растений. Однако значение микроэлементов при предпосевном намачивании семян в их растворах не ограничивается только их функцией, как необходимых элементов питания растений.

Ссылаясь на свои более ранние работы, Школьник (1952) пишет, что эффект от предпосевной обработки семян микроэлементами является результатом не только и не столько обогащения семян микроэлементами, используемыми затем взрослым растением, как это предполагают некоторые исследователи, сколько результатом глубочайших внутренних изменений клеток зародыша, сохраняющихся в течение всей вегетации и даже в потомстве.

Кроме того, Школьник, Стеклова и Макарова (1947) указывают на однообразность действия различных микроэлементов на обмен углеводов и выдвинули гипотезу о косвенном влиянии микроэлементов на обмен веществ у растений через изменение свойств протоплазмы клеток. Они показали, что можно говорить лишь о некоторой специфике в действии отдельных микроэлементов на превращение углеводов в растениях. Этот вывод сделан на основе данных опытов, согласно которым пять различных микроэлементов (В, Мп, Zn, Cu, Al) оказывали положительное, но при этом в известной степени сходное действие на углеводный обмен. Это значительное однообразие в действии микроэлементов дало основание указанным авторам для предположения, что микроэлементы не оказывают прямого действия на синтез и превращение углеводов; их действие на углеводный обмен является в значительной степени косвенным — результатом их влияния на коллоиды плазмы. В зависимости же от последних находится как синтез, так и превращение углеводов.

Школьник, Стеклова и Макарова считают, что влияние микроэлементов на физико-химические свойства биокolloидов является одной из важнейших сторон их физиологической роли.

Автором настоящей статьи проводились специальные опыты с целью выяснения в какой степени при предпосевном намачивании семян в слабых растворах микроэлементов может иметь значение стимуляция.

При разрешении данного вопроса мы исходили из следующих теоретических предпосылок. Если предположить, что в результате намачивания семян мы только удовлетворяем потребность растений в соответствующих микроэлементах, т. е. улучшаем условия питания растений в самом широком смысле, то эффект от повторного или многократного намачивания семян в ряде поколений должен быть выше или, по крайней мере, не ниже эффекта, полученного от однократного намачивания семян.

Если при этом имеют значение и процессы стимуляции, то однократное намачивание должно иметь преимущество перед повторным и многократным намачиванием.

Из литературных данных в пользу того, что при предпосевном намачивании семян в растворах микроэлементов могут иметь значение и процессы стимуляции, говорят две группы обстоятельств: 1) наличие заметного последствия намачивания (Школьник, 1941; Макарова, 1955; Каргополова, 1956) и 2) намачивание в воде без микроэлементов, дает почти такой же результат, как и намачивание в растворах микроэлементов (Школьник, 1940).

Для экспериментальной проверки правильности исходных теоретических предположений нами проводились полевые опыты в течение пяти лет (1954—1958 гг.) по следующей общей схеме: 1) семена намачивались в растворах микроэлементов только в одной генерации (однократное намачивание); 2) семена подвергались намачиванию в течение двух (повторное намачивание) или большего числа поколений (многократное намачивание); 3) прослеживалось последствие однократного, повторного и многократного намачивания; 4) варьировали условиями намачивания, которое достигалось тем, что при каждом последующем намачивании изменяли дозу микроэлемента или же использовали другой микроэлемент, чем при предыдущем намачивании. Для намачивания, кроме растворов микроэлементов, применялось дистиллированная вода. Контролем служили семена, не подвергавшиеся никакой обработке. Намачивание семян проводилось в течение 24 часов при комнатной температуре. Отношение веса семян к раствору составляло 1 : 3. После намачивания семена подсушивались на воздухе и затем высевались на однометровых опытных делянках. На каждой делянке высевали по 500 зерен. Опыты проводились в 1954 г. в двух, в 1955 и 1956 гг. в четырех, в 1957 и 1958 гг. в шести повторностях.

В 1954 году опыты были проведены на биологической станции Тартуского государственного университета в Квистентале с семенами трех сортов зерновых культур: яровой пшеницы

Варианты опыта	Концентр. раствор. в мг/л	Пшеница „Диамант“				Ячмень „Иыгева 1104“				Ячмень „Мая“			
		Урожай зерна		Содерж. в семенах в % к сух. веществу		Урожай зерна		Содерж. в семенах в % к сух. веществу		Урожай зерна		Содерж. в семенах в % к сух. веществу	
		кг/100 м ²	в % к контр.	крахм.	сырого протеина	кг/100 м ²	в % к контр.	крахм.	сырого протеина	кг/100 м ²	в % к контр.	крахм.	сырого протеина
Контроль		33,7	100,0	56,7	14,1	31,1	100,0	56,7	11,2	32,0	100,0	50,4	10,6
Дестиллиров. вода		35,6	105,6	56,9	14,4	34,1	109,6	57,8	11,3	32,5	101,6	53,8	10,6
H ₃ BO ₃	6	38,0	112,8	59,2	14,7	33,8	108,7	57,8	11,6	38,2	119,4	53,3	10,6
	12	37,4	111,0	63,3	14,4	34,7	111,6	58,3	11,6	32,9	102,8	53,3	10,7
CuSO ₄	10	33,8	100,1	63,1	14,4	32,3	103,9	61,5	13,0	32,1	100,6	57,2	10,6
	20	35,4	105,0	56,9	15,1	33,5	107,7	56,9	11,7	32,8	102,5	50,9	10,0
KBr	400	33,7	100,0	62,5	13,3	34,4	110,6	61,9	12,8	34,1	106,6	61,0	10,9
	700	34,0	100,9	58,5	13,3	27,7	89,1	59,5	12,1	31,2	97,5	58,9	10,6
Таннин	80	31,8	94,4	62,9	13,6	28,9	92,9	60,8	12,8	32,6	101,9	60,9	10,9
	100	33,0	97,9	63,7	13,9	30,4	97,7	61,7	12,6	29,3	91,6	62,3	10,3

«Диамант», ячменя «Йыгева 1104» и «Мая». Варианты опыта выясняются из таблицы 1.

Как следует из приведенных в таблице данных, реакция различных сортов на намачивание семян в отношении количественных и качественных показателей урожая оказалась неодинаковой. Наиболее отзывчивыми в этом отношении оказались яровая пшеница «Диамант» и ячмень «Йыгева 1104». Из использованных растворов наиболее благоприятное влияние на урожайность растений и их физиолого-биохимические процессы оказала борная кислота.

Из анализа биохимических показателей урожая выясняется, что предпосевное намачивание семян положительно сказалось на содержании крахмала. Выявились обратные коррелятивные отношения между содержанием в семенах крахмала и сырого протеина: так, например, у ячменя «Мая» намачивание семян почти не оказало влияния на содержание сырого протеина, тогда как содержание крахмала у него было самым высоким. Также в варианте опыта с КВг и таннином содержание сырого протеина во многих вариантах оказалось ниже, чем у контроля; по содержанию же крахмала, наоборот, эти варианты заметно выделялись в положительную сторону, особенно при использовании таннина. Содержание сырого протеина и величина урожая семян по сортам и вариантам опыта изменялись в одном направлении, тогда как между величиной урожая и содержанием в нем крахмала имели место обратные отношения.

В 1954 году нами проводились опыты также с сахарной свеклой и редисом. Самые высокие урожаи корнеплодов сахарной свеклы были получены от 36 час. намачивания семян в растворе гидрохинона 25 мг/л. Превышение контроля по урожайности в этом варианте было на 19%. С редисом лучшие результаты были получены от 8 час. намачивания семян в растворе КВг 600 мг/л; прибавка в урожае корней составляла 22%.

Поскольку положительное влияние намачивания является общепризнанным, то для более детального изучения ближайшего механизма влияния при этом микроэлементов, мы в последующие годы продолжали опыты в основном с сортом яровой пшеницы «Диамант», используя для намачивания растворы борной кислоты.

Во все последующие годы опыты проводились на опытной базе Сангате Эстонского научно-исследовательского института земледелия и мелиорации. Исползованная в опытах почва была средний суглинок, с рН около 5,0—5,1. В годы проведения опытов в почву вносились удобрения из расчета на га: суперфосфата 400 кг и 60% калийной соли 250 кг. В предшествующий опыту год в почву, наряду с минеральными удобрениями, вносились также и органические удобрения. Содержание бора составляло 6 мг на кг воздушно-сухой почвы. Варианты опыта 1955 г выясняются из таблицы 2.

Таблица 2

№ вар.	Варианты опыта	Общий урожай (зерно + солома)		Урожай зерна		Содержание в семенах в % к сухому весу	
		кг/100 м ²	в % к контролю	кг/100 м ² (м ± т)	в % к контролю	крахмала	сырого протеина
1	Контроль	65,6	100,0	23,3 ± 1,4	100,0	64,6	12,8
2	В дистиллированной воде	71,3	108,7	24,5 ± 0,7	105,6	64,7	13,4
3	6 мг/л Н ₃ ВО ₃	72,5	110,5	24,4 ± 1,7	105,2	65,1	12,6
4	12 мг/л Н ₃ ВО ₃	75,8	115,5	24,6 ± 0,1	106,0	64,3	13,8
5	2 г. 6 мг/л Н ₃ ВО ₃	69,7	106,2	24,3 ± 0,8	104,8	65,2	12,9
6	2 г. 12 мг/л Н ₃ ВО ₃	72,6	110,7	24,8 ± 2,4	106,9	62,3	14,3
7	6 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954 г. последействие на 1 г	67,4	102,7	24,6 ± 0,8	106,0	62,3	12,9
8	12 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954 г. последействие на 1 г.	74,6	113,7	25,3 ± 0,4	113,4	65,2	13,2
9	400 мг/л КВ в 1954 г. и 6 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1955 г.	72,0	109,8	24,6 ± 0,6	106,0	65,4	12,5
10	0,005% α-нафтилукусная кислота	71,0	108,2	25,4 ± 1,3	109,5	64,2	12,3

При анализе данных урожайности, приведенных в таблице 2, выясняется, что растения с опытных вариантов оказались более продуктивными, чем контрольные растения. По всем опытным вариантам прибавки в урожае зерна составляли в среднем 6,5% и в урожае соломы — 11,9%. Вес 1000 зерен повышался в зависимости от вариантов опыта в пределах 1—7%.

В отношении продуктивности растений (урожай зерна + солома) можно отметить некоторое преимущество однократного намачивания (вар. 3, 4) перед повторным намачиванием (вар. 5, 6). По показателям урожайности заметно выделялся вариант, в котором прослеживалось последствие от намачивания семян в растворе H_3BO_3 12 мг/л (вар. 8).

В опытах 1956 г., как видно из таблицы 3, опытные варианты по урожайности были лучше контроля. В результате обработки семян общий урожай наземной части растений повысился по всем вариантам в среднем на 9,8%, урожай соломы — на 11% и урожай зерна — на 7,1%.

При намачивании семян только в дистиллированной воде однократное намачивание имело преимущества перед многократным намачиванием (вар. 2 и 4). В последнем случае (вар. 4) эффект почти отсутствовал.

Намачивание семян в прудовой воде (вар. 3) дает незначительные результаты, поскольку в данном случае имеем дело с уравновешенным раствором и, следовательно, обычным для проращивания семян условием.

Сравнивая однократное действие микроэлементов (вар. 5 и 6) с многократным действием (вар. 8 и 9), видим, что эффект от многократного действия не выше эффекта однократного действия, несмотря на то, что в первом случае потребности растения в соответствующих микроэлементах должны быть полнее удовлетворены.

Как видно из данных наших опытов, полученные результаты от повторного и многократного воздействия микроэлементами не могут быть обусловлены их длительным односторонним воздействием. Так, например, в вариантах опыта с борной кислотой (вар. 10) стоило лишь при повторном воздействии повысить дозу, чтобы получить лучшие результаты, чем при повторном использовании меньшей дозы того же микроэлемента (вар. 9).

Вариант опыта, в котором при многократном намачивании микроэлементы чередовались (вар. 11), в отношении урожая зерна относится к числу средних.

Сравнивая варианты, в которых прослеживалось последствие, видим, что последствие однократного намачивания характеризуется сравнительно высокими показателями (вар. 13 и 14). Последствие во втором году от однократного намачивания (вар. 15 и 16) по показателям урожайности растений уступает последствию первого года. Наилучшие результаты дало последствие от намачивания в течение двух лет подряд

Таблица 3

№№ пп	Варианты опыта	Общий урожай (зерно + солома)		Урожай зерна		Содержание в семенах в % к сухому весу	
		кг/100 м ²	в % к контролю	кг/100 м ² (M±T)	в % к КОНТ-ролю	крах-мала	сырого протеина
1.	Сухой контроль	131,7	100,0	30,3±0,9	100,0	61,6	14,6
2	В дистиллированной воде	141,0	107,1	32,7±1,6	107,9	62,0	14,6
3	В прудовой воде	141,2	107,2	31,4±0,5	103,6	62,7	14,2
4	3 г в дистиллированной воде	136,1	103,3	30,3±0,3	100,0	63,9	15,0
5	6 мг/л Н ₃ ВО ₃	139,5	105,9	31,1±3,1	102,6	60,1	14,5
6	12 мг/л Н ₃ ВО ₃	143,0	108,6	32,7±1,2	107,9	61,2	14,4
7	18 мг/л Н ₃ ВО ₃	150,5	114,3	33,6±2,8	110,9	61,6	14,4
8	3 г. 6 мг/л Н ₃ ВО ₃	141,0	107,1	31,4±2,1	103,6	62,3	14,5
9	3 г. 12 мг/л Н ₃ ВО ₃	143,2	108,7	31,6±1,4	104,3	62,3	14,7
10	12 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954, 1955 гг.	145,0	110,1	32,6±1,2	107,6	63,4	14,1
	18 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1956 г.						
11	400 мг/л КВ в 1954 г.	142,9	108,5	32,3±1,0	106,6	62,6	14,6
	6 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1955 г.						
12	20 мг/л CuSO ₄ в 1956 г.	141,7	107,6	32,5±0,9	107,3	63,2	14,6
	400 мг/л КВг в 1954 г.						
13	6 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1955 г.	144,5	109,7	33,1±1,2	109,2	63,1	14,3
	Последействие на 1 г.						
14	6 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1955 г.	148,9	113,1	32,9±1,2	108,6	63,5	14,8
	Последействие на 1 г.						
15	12 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954 г.	138,9	104,8	31,0±0,8	102,3	63,3	14,0
	Последействие на 2 г.						
16	12 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954 г.	151,0	114,7	32,5±1,4	107,3	62,9	14,6
	Последействие на 1 г.						
17	6 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954 г. и 1955 г.	148,7	112,9	34,0±1,5	112,2	63,2	14,4
	Последействие на 1 г.						
18.	12 мг/л Н ₃ ВО ₃ в 1954 и 1955 гг.	162,2	123,2	36,3±1,7	119,8	62,5	14,7
	Последействие на 1 г.						

(вар. 17 и 18). Следовательно, чередование намачивания с ненамачиванием оказывает значительное стимулирующее действие на растения. Отсюда следует, что стимуляция при предпосевном намачивании семян может быть достигнута как путем увеличения дозы воздействующего фактора, так и за счет его уменьшения. Эти данные являются наиболее веским доказательством в пользу значения стимуляции при предпосевной обработке семян в растворах микроэлементов, поскольку является мало вероятным, что те ничтожные количества микроэлементов, которыми обогащаются семена при предпосевном намачивании, могли оказывать прямое действие в течение всей вегетации растений и даже на протяжении нескольких поколений.

В 1957 году опыты проводились по схеме, выясняющейся из таблицы 4.

Как видно, в опытах этого года однократное намачивание семян в дистиллированной воде имело преимущество перед многократным намачиванием (вар. 2 и 3). Последействие многократного намачивания (вар. 4) оказывается лучше самого варианта многократного намачивания семян (вар. 3).

Сравнивая вариант однократного действия борной кислоты (вар. 5) с вариантом многократного действия ее (вар. 9), видим, что у первого варианта по сравнению со вторым эффект значительно больше. Все же результаты, полученные от предпосевного намачивания семян в течение четырех поколений

Таблица 4

№	Варианты опыта	Общий урожай (зерно + солома)		Урожай зерна		Содержание в семенах в % к сухому весу	
		кг/100 м ²	в % к конт-ролю	кг/100 м ² (M ± T)	в % к конт-ролю	крах-мала	сырого протеина
1	Сухой контроль	94,7	100,0	20,9 ± 0,5	100,0	63,5	13,9
2	В дистиллированной воде	102,2	107,9	22,6 ± 0,6	108,6	63,4	14,1
3	3 г в дистиллированной воде	95,2	100,5	21,6 ± 0,6	103,3	64,2	13,9
4	3 г в дистиллированной воде						
	Последействие на 1 г.	102,6	108,3	23,5 ± 0,6	112,4	64,3	13,4
5	12 мг/л H ₃ BO ₃	105,8	111,7	23,9 ± 0,5	114,4	63,4	13,5
6	35 мг/л H ₃ BO ₃	90,9	96,0	21,4 ± 0,4	102,4	62,9	13,8
7	100 мг/л H ₃ BO ₃	92,8	98,0	20,9 ± 0,6	100,0	63,6	13,5
8	200 мг/л H ₃ BO ₃	94,0	99,3	21,1 ± 0,5	101,0	60,9	13,8
9	3 г 12 мг/л H ₃ BO ₃	96,3	101,7	21,8 ± 0,5	104,3	63,4	13,5
10	12 мг/л H ₃ BO ₃ в 1954, 1955 гг.						
	18 мг/л H ₃ BO ₃ в 1956 г.						
	33 мг/л H ₃ BO ₃ в 1957 г.	96,3	101,7	21,9 ± 0,4	104,8	63,7	14,4
11	12 мг/л H ₃ BO ₃ в 1954, 1955 гг.						
	18 мг/л H ₃ BO ₃ в 1956 г.						
	100 мг/л H ₃ BO ₃ в 1957 г.	103,1	108,9	22,5 ± 0,4	107,7	63,2	14,2
12	12 мг/л H ₃ BO ₃ в 1954 и 1955 гг.						
	18 мг/л H ₃ BO ₃ в 1956 г.						
	200 мг/л H ₃ BO ₃ в 1957 г.	97,7	103,2	22,3 ± 0,7	106,7	64,0	14,1
13	18 мг/л H ₃ BO ₃ в 1956 г.						
	Последействие в 1957 г.	98,4	103,9	21,9 ± 0,3	104,8	62,6	13,6
14	12 мг/л H ₃ BO ₃ в 1954, 1955 гг.						
	18 мг/л H ₃ BO ₃ в 1956 г.						
	Последействие в 1957 г.	96,4	101,8	21,9 ± 0,7	104,8	63,7	14,1
15	12 мг/л H ₃ BO ₃ в 1954, 1955 гг.						
	Последействие в 1956 г.						
	Последействие в 1957 г.	96,5	101,9	20,8 ± 0,7	99,5	63,6	13,7
16	12 мг/л H ₃ BO ₃ в 1954 г.						
	Последействие в 1955 г.						
	Последействие в 1956 г.	93,6	98,8	22,0 ± 0,6	105,3	63,6	13,8
	35 мг/л H ₃ BO ₃ в 1957 г.						

подряд в растворе борной кислоты, остаются выше контроля. Это объясняется тем, что при предпосевном намачивании семена обогащаются малыми количествами бора, которые дают возможность растению в период его начального роста лучше снабжаться данным микроэлементом, вследствие чего урожай такого варианта бывает лучше контроля. В случае многократного намачивания наблюдаемое повышение продуктивности растений является результатом улучшения условий их питания. Однако положительное действие многократного намачивания ниже действия однократного намачивания, так как в первом случае стимуляция уже может и не проявляться в связи с привыканием растений к данной дозе воздействующего микроэлемента. Разница в положительном действии между однократным и многократным намачиванием в пользу однократного намачивания может быть отнесена за счет стимуляции. В условиях нашего опыта это различие в отношении урожайности было больше, чем различие в урожайности между многократным воздействием и контролем. Следовательно, эффект однократного воздействия следует считать суммарным — результатом улучшения условий питания и стимуляции.

Увеличение концентрации борной кислоты при однократном воздействии приближает показатели урожайности к контролю (вар. 5—8), тогда как повышение концентрации борной кислоты в тех же пределах в вариантах повторного влияния приводит к улучшению результатов (вар. 9—12). Это объясняется тем, что при однократном воздействии употребляемая доза микроэлемента является более необычайной для растений, чем та же доза при многократном воздействии. Поэтому для достижения стимуляции при многократном воздействии оказывается необходимым из года в год несколько повышать или уменьшать дозу используемого микроэлемента. Следует отметить, что аналогичное явление наблюдается также при фармакодинамическом действии ядов: «Если яды попадают в организм повторно и он привыкает к ним, то они вообще не освобождают больше раздражения, и не обуславливают реакции — они остаются бездейственными», понимая под привыканием «свойство живого существа не реагировать больше на такие раздражения, которые раньше освобождали сильные реакции. Привыкание к яду заключается в том, что при повторном потреблении яда следующие дозы освобождают более слабые фармакодинамические реакции, чем предыдущие. Если желают следующими дозами получить эффект прежних доз, то надо их постепенно увеличивать» (Kingisepp, 1948; 61). Конечно, «привыкание» организма будет относительным и только к известной дозе действующего фактора.

При прослеживании содержания сырого протеина и крахмала в семенах на протяжении опытных лет отмечались следующие закономерности (табл. 1, 2, 3, 4). В опытах 1954 г. и 1956 г. у пшеницы «Диамант» влияние микроэлементов проявилось в

повышении содержания крахмала в зернах, в то время как по содержанию сырого протеина заметных различий от контроля не наблюдалось. В опытах же 1955 г. эффект выявился главным образом в накоплении в зернах протеина, тогда как в отношении содержания крахмала по сравнению с контролем изменений почти не наблюдалось. По мнению автора, эти различия были обусловлены метеорологическими условиями: в 1954 и 1956 гг. вегетационный период был дождливым, а в 1955 г. — исключительно сухим. Известно, что влажная погода с относительно низкой температурой благоприятствует накоплению крахмала в растениях, а сухая погода с относительно высокой температурой — накоплению белковых веществ (Шарапов, 1954). Здесь уместно подчеркнуть, что в отношении указанных показателей различные сорта одной и той же культуры могут несколько различно реагировать на одинаковую предпосевную обработку семян. Так, в 1954 году предпосевная обработка семян у ячменя «Йыгева 1104» обусловила повышение в урожае в основном содержания протеина, у ячменя «Мая» — повышение содержания крахмала. Эти обстоятельства, по нашему мнению, свидетельствуют о том, что микроэлементы при намачивании семян оказывают не только узко специфическое влияние, но и общее неспецифическое действие на разнообразные процессы и звенья обмена веществ растений. Влияние микроэлементов при предпосевном намачивании семян находится в зависимости от сортовых особенностей и последующих метеорологических условий в период вегетации растений.

В опытах 1957 года закономерных изменений в зернах по рассматриваемым биохимическим показателям не было отмечено.

На протяжении всего периода проведения опытов мы выясняли, какие изменения в ходе роста и развития, а также в некоторых важнейших процессах жизнедеятельности возникают у подопытных растений в связи с предпосевной обработкой семян. С этой целью определялись энергия прорастания, полевая всхожесть, энергия кущения, содержание сухого вещества и хлорофилла в листьях, а также интенсивность дыхания их. Пробы листьев для анализов брались с растений в фазах колошения и цветения. Выяснилось, что благоприятное влияние предпосевной обработки семян более отчетливо сказывается на энергии прорастания, чем на полевой всхожести их и энергии кущения растений.

Наблюдения за общим состоянием растений показали, что опытные растения отличались более мощным развитием и интенсивным ростом по сравнению с контрольными растениями. Об этом можно судить по ряду показателей, в том числе по различиям в степени оводненности листьев. Оказалось, что интенсивному росту листьев соответствует более высокое процентное содержание в них воды.

Заслуживающие внимание данные были получены нами при определении интенсивности дыхания листьев в различных вариантах опыта. Интенсивность дыхания листьев, отнесенная к единице их сырого веса, у опытных растений оказалась близкой к интенсивности дыхания листьев контрольных растений. Однако подопытные растения имели более развитую листовую поверхность, вследствие чего и количество CO_2 , выделенного в процессе дыхания одинаковым количеством листьев, оказалось у них выше, чем у контроля.

На содержании хлорофилла в листьях влияние предпосевной обработки семян по годам проявилось неодинаковым образом. В опытах 1954 и 1955 гг. отмечалось по этому показателю отчетливо положительное влияние, тогда как в другие годы результаты по своему знаку оказались более разнородными.

Результаты опытов, полученные в 1958 г., подтверждают данные опытов предшествующих лет.

Как следует из результатов опытов, приведенных в таблице 5, однократное намачивание семян в дистиллированной воде (вар. 2) по показателям продуктивности растений превосходило многократное намачивание (вар. 3). Последствие многократного намачивания (вар. 4) оказывается лучше самого вариан-

Таблица 5

№№	Варианты опыта	Общий урожай (зерно + солома)		Урожай зерна	
		кг/100 м ²	в % к контр.	кг/100 м ² (м±т)	в % к контр.
1.	Контроль	81,9	100,0	18,8±0,8	100,0
2.	Дистиллированная вода в 1958 г.	88,2	107,8	20,8±1,0	110,6
3.	Дистиллированная вода в 1954—1958 гг.	82,0	100,1	20,0±0,7	106,4
4.	Дистиллированная вода в 1954—1957 гг.	85,0	103,8	20,9±0,7	111,2
	Последствие в 1958 г.				
5.	12 мг/л H_3BO_3 в 1954—1958 гг.	98,0	119,7	23,3±1,1	123,9
6.	35 мг/л H_3BO_3 в 1957—1958 гг.	88,3	107,8	20,6±0,4	109,7
7.	12 мг/л H_3BO_3 в 1954—1958 г.	84,3	102,9	19,5±0,4	103,6
8.	35 мг/л H_3BO_3 в 1957—1958 г.	95,5	116,6	23,5±0,7	125,0
9.	12 мг/л H_3BO_3 в 1954—1957 гг.	95,0	116,0	21,7±0,7	115,4
	Последствие в 1958 г.				
10.	35 мг/л H_3BO_3 в 1957 г.	100,0	122,1	23,9±1,6	127,1
	Последствие в 1958 г.				
11.	100 мг/л гермизана в 1958 г.	102,0	124,5	23,8±1,1	126,6
12.	100 мг/л гермизана в 1957—1958 гг.	85,2	104,0	21,8±1,4	116,0
13.	100 мг/л гермизана в 1957 г.				
	Последствие в 1958 г.	81,7	99,7	20,1±0,8	196,9

та многократного намачивания (вар. 3). Следовательно, чередование намачивания с ненамачиванием оказывает подобное же влияние, как и варьирование в оптимальных пределах дозами воздействующего фактора.

При однократном намачивании семян лучшей оказывается доза борной кислоты 12 мг/л (вар. 5). Показатели урожайности от многократного намачивания в течение пяти лет (вар. 7) с использованием указанной дозы микроэлемента оказываются ниже, чем от однократного намачивания.

При пользовании более высокой дозой борной кислоты (35 мг/л) лучшие результаты получаются при двухкратном намачивании (вар. 8) по сравнению с однократной обработкой (вар. 6), поскольку в первом случае более высокая концентрация H_3BO_3 становится для семян уже менее «чуждой», чем во втором случае.

Последствие однократного намачивания с использованием борной кислоты в концентрации 35 мг/л (вар. 19) по рассматриваемым показателям имеет некоторое превосходство перед последствием однократной обработки при меньшей дозе борной кислоты 12 мг/л (вар. 9). Выясняется, что при пользовании более высокой дозой воздействующего фактора выявляемый эффект в год воздействия оказывается менее значительным, чем последствие. Последнее обстоятельство особенно убедительно говорит в пользу того утверждения, что положительное влияние микроэлементов при предпосевной обработке не может быть объяснено только обогащением ими семян. Как видно, в этом случае эффективность последствия почти равна эффективности двукратного намачивания (вар. 8—10). Последствие четырехкратного намачивания (вар. 9) по результатам имеет преимущества перед самим вариантом многократной обработки (вар. 7).

Если при предпосевной обработке семян имеют место процессы стимуляции, то результаты, близкие приведенным здесь, могут быть также получены при использовании, кроме микроэлементов, многих других веществ. С целью выяснения, в какой мере правдоподобным оказывается сделанное предположение, нами проводились опыты с использованием для предпосевной обработки семян растворов гермизана, находящего применение в сельскохозяйственной практике для протравливания семян. Согласно взглядам некоторых исследователей (Croker a. Barton, 1955; Илиев, 1955), протравители оказывают, кроме дезинфицирующего действия на семена, еще и стимулирующее влияние. Поскольку эти препараты не имеют для растений питательного достоинства, то наблюдаемое, вследствие их применения, у растений усиление физиологических процессов может быть объяснено исходя из основных положений выше изложенной теории стимуляции. Опыты с гермизаном проводились по методике, ранее описанной для опытов с микроэлементами.

Данные опытов 1957 года приведены в таблице 6. На основании данных урожая оптимальной дозой для гермизана при намачивании семян в течение 24 часов была доза 100 мг/л.

Таблица 6

Концентрация гермизана мг/л	Общий урожай		Урожай зерна	
	кг/100 м ²	в % к контр.	кг/100 м ²	в % к контр.
Контроль	68,7	100,0	18,2±0,6	100,0
12	67,7	98,5	18,1±0,9	99,6
35	74,2	108,0	20,1±0,5	110,4
100	75,7	110,2	20,5±0,5	112,4
200	71,0	103,3	19,2±0,7	105,5

Из результатов проведенных опытов с гермизаном в 1958 г. (табл. 5) выясняется, что при использовании его выявляются в основном те же закономерности, что и в опытах с микроэлементами. Отчетливо проявляется большая эффективность однократного воздействия гермизана (вар. 10) по сравнению с двухкратным воздействием (вар. 12). Последствие однократного воздействия (вар. 13) по рассматриваемым показателям уступало вариантам одно- и двухкратного воздействия.

Данные этих опытов указывают на близкое сходство в действии далеко стоящих по своей химической природе веществ на растительные организмы.

При сравнении результатов, полученных от намачивания семян в воде, с результатами обработки их микроэлементами видим, что они существенным образом не отличаются. В этом отношении наши данные подтверждают взгляды Школьника (1940), указывавшего, что эффект, который получается от предпосевной обработки семян микроэлементами, является суммарным и складывается из эффекта, который дает намачивание и подсушивание, и из дополнительного эффекта, получаемого в результате действия находящихся в растворе микроэлементов; при этом эффект, который дает только обработка водой, является более постоянным и часто основным.

Все рассмотренные данные подтверждают правильность ранее сделанных нами предположений и согласуются с основными положениями вышеизложенной теории стимуляции. Из данных проведенных опытов видно, что при предпосевном намачивании семян в слабых растворах микроэлементов мы имеем дело не только с более полным удовлетворением потребностей растений в соответствующих микроэлементах, и наблюдаемые результаты от применения этого приема не могут быть сведены только к специфическому и прямому — в широком смысле слова — влиянию микроэлементов в качестве необходимых элементов питания

растений. Из данных проведенных опытов видно, что при повторном, но однотипном влиянии микроэлементов при намачивании растительный организм как бы «привыкает» к воздействию фактору, последний входит в норму требований организма, и процессы стимуляции все меньше дают о себе знать, сохраняется лишь усиление физиологических процессов, вызванное более полным удовлетворением потребностей растений в соответствующем элементе питания. При предпосевном намачивании семян в слабых растворах микроэлементов, наряду с характерным для каждого элемента специфическим и прямым (питательным) влиянием, имеем дело также с присущим для весьма различных внешних воздействий общим, косвенным и однообразным стимулирующим действием, уменьшающимся по мере «привыкания» организма к воздействию фактору. Последствие однократного воздействия оказывается обычно весьма заметным и зачастую превышающим повторное и особенно многократное воздействие. Отсюда вытекает в практическом отношении важный вывод, что предпосевное намачивание семян в слабых растворах микроэлементов следует проводить не в течение нескольких генераций подряд, а периодически, с известными промежутками времени, по крайней мере, через 2—3 года.

В пользу правильности взгляда о значении стимуляции при предпосевной обработке семян могут служить также и следующие дополнительные соображения.

Для питания растений необходимы не отдельные микроэлементы, а их комплекс. Однако из данных опытов ряда исследователей (Раппо, 1954; Макарова, 1955; Лашкевич, 1955) выясняется, что использование микроэлементов в смеси не имеет преимущества перед использованием их в отдельности.

Сабинин (1955) указывает, что при обработке растительной клетки отдельными ионами можно почти полностью вытеснить данными ионами все ионы, находящиеся в протоплазме в лабильном состоянии. Следовательно, отдельно взятые ионы вызывают в протоплазме глубокие изменения, вследствие чего они, будучи взяты в дозах и сочетаниях, несколько несвойственных норме требований растений, могут стимулирующим образом сказаться на процессах их жизнедеятельности. Применением смеси ионов можно лучше удовлетворить потребности растений в соответствующих элементах питания, но если в среде нет недостатка в необходимых элементах питания, то влияние смеси может даже уступать влиянию отдельных его компонентов. Последнее положение находит подтверждение в том, что эффект от предпосевного намачивания семян в растворах микроэлементов обнаруживается также на тех почвах, которые содержат достаточное количество микроэлементов (Абуталыбов, 1956, Михельсон, 1956).

Используемые в качестве удобрения минеральные соли калия при внесении вместе с другими удобрениями в почву свя-

зываются почвенным поглощающим комплексом, вследствие чего почвенный раствор поддерживается в уравновешенном состоянии. Усиление роста растений в данном случае связано с питательным влиянием калия, так как корни поглощают его из уравновешенного раствора. Однако при воздействии растворами солей калия при предпосевной обработке (Кокин и др., 1952) на молодые эмбриональные ткани семян, отличающиеся особой пластичностью и чувствительностью к воздействиям внешней среды, они оказывают на процессы прорастания семян и дальнейший рост растений, наряду с питательным действием, также и стимулирующее влияние.

Известно также, что внесение в почву хлористого натрия не дает эффекта, так как для питания растений он обычно не нужен. Предпосевное же намачивание семян в слабых растворах хлористого натрия приводит к повышению урожая (Школьник, 1940), поскольку при этом он действует в качестве стимулирующего фактора.

Несмотря на то, что расходы микроэлементов при предпосевном намачивании семян являются минимальными, этот прием дает все же лучшие результаты, чем внесение в значительных количествах этих элементов в почву или опрыскивание ими листьев во время роста растений (Ламбин, 1952; Кокин, 1956; Новицкая, 1956).

Подчеркивая необходимость выяснения значения стимуляции при воздействии микроэлементами на растительные организмы и их органы, мы несколько не умаляем их значения в качестве необходимых элементов питания растений, а также в роли факторов, оказывающих влияние на микробиологическую деятельность почвы.

Проведенными нами химическими анализами выяснено, что при предпосевном намачивании семян пшеницы в слабых растворах борной кислоты (12 мг/л) содержание бора в семенах мало изменяется. Семена нового урожая с растений, выросших из обработанных семян, по содержанию бора не отличались от контрольных семян. Аналогичные результаты приводит Кедров-Зихман (1952) в опытах с клевером при использовании борных удобрений.

При пользовании более высокими концентрациями (200 мг/л) растворов борной кислоты содержание бора в семенах хотя и повышалось, однако оно не оказывало положительного влияния на урожай. Из этого видно, что наблюдаемые при предпосевном намачивании семян результаты нельзя сводить лишь к некоторому обогащению при этом семян соответствующими микроэлементами.

Если уже в семенах первой репродукции содержание бора не повышалось, то совершенно невозможно объяснить наблюдаемое в течение нескольких поколений последствие обработки тем, что в семенном материале якобы содержалось больше

микроэлементов. Важно отметить, что намачивание только в воде также приводит к повышению урожая и имеет заметное последствие (Школьник и др., 1947)

Наконец, наиболее веским доводом в пользу значения стимуляции при предпосевном намачивании семян служат данные, указывающие, что влияние однократного намачивания сохраняется в течение нескольких поколений. Положительное последствие трудно объяснить иначе, как косвенным влиянием микроэлементов на свойства протоплазмы. При намачивании специфическое действие микроэлементов может проявляться главным образом в самый ранний период развития растений, тогда как проявление их положительного действия в дальнейших фазах развития и последующих поколениях должно быть отнесено за счет изменения свойств протоплазмы.

При предпосевной обработке семян растворами микроэлементов значение стимуляции может изменяться в зависимости от конкретных условий. В тех условиях, когда в среде нет острого недостатка в микроэлементах, эффект от предпосевного намачивания семян в растворах отдельных микроэлементов в большой степени обуславливается явлением стимуляции. В случае же отсутствия микроэлементов в среде при намачивании семян повышается их значение в качестве необходимых элементов питания растений. Однако тех количеств микроэлементов, которыми семена обогащаются при предпосевном намачивании, оказывается недостаточно для удовлетворения потребностей растений. В природных условиях, где ощущается недостаток в микроэлементах, их следует вносить в почву. В этих случаях предпосевное намачивание семян в растворах микроэлементов не может заменить их дополнительного внесения непосредственно в почву. При достаточной обеспеченности почвы микроэлементами прием предпосевного намачивания обычно дает лучшие результаты, чем внесение микроэлементов в почву.

Рассмотренные в настоящей работе возможности повышения эффективности приема предпосевной обработки семян путем некоторого варьирования воздействующего фактора заслуживает дальнейшего углубленного изучения с охватом и других приемов внешних воздействий, используемых в практике растениеводства с целью повышения продуктивности сельскохозяйственных культур.

Выводы

На основе изложенного материала можно сделать следующие выводы:

1. Все факторы, воздействующие на живые организмы, могут быть разделены на две группы: а) условия существования и б) факторы воздействия.

2. При действии внешних факторов на физиологические про-

цессы можно различить три связанных между собой переходами основных случая:

а) Условия существования, действуя в нормальных (обычных) для организма дозах, включаются в обмен веществ как его необходимые компоненты, вызывая его усиление, которое однако не может быть еще названо стимуляцией; б) условия существования, взятые в дозах, несколько превышающих норму требований организма, стимулируют его на более высокую жизнедеятельность. В данном случае повышение жизнедеятельности складывается как за счет более полного удовлетворения потребностей организма, так и за счет стимуляции. Также условия воздействия, взятые в несколько несвойственной для организма дозе, стимулируют его физиологические процессы. По мере «привыкания» (приспособления) организма к стимулирующей дозе фактора, эффект стимуляции сходит на нет; в) условия существования и факторы воздействия, взятые в высоких (чрезмерно «несвойственных») для организма дозах, уже не усиливают, а, наоборот, тормозят его жизнедеятельность.

3. Стимуляция вызывается однообразным и положительным действием на физиологические процессы различных внешних факторов, в том числе и необходимых элементов питания, если они взяты в дозах и сочетаниях, несколько несвойственных норме требований организма.

4. Следствием стимуляции является повышение уровня обмена веществ организмов. Степень количественной и качественной выраженности стимуляции находится в зависимости от дозировки и химической природы воздействующего фактора, а также от специфических особенностей и условий обитания организмов.

5. При предпосевном намачивании семян в воде и растворах микроэлементов в молодых эмбриональных клетках происходят изменения, сказывающиеся на дальнейшем росте и развитии и, в конечном итоге, на продуктивности растений.

6. При сопоставлении данных, полученных от предпосевной обработки семян в растворах микроэлементов и в воде, выявляется, что эффект, который дает обработка семян только водой, является более постоянным и часто основным. Следовательно, положительные результаты от предпосевной обработки семян не могут быть сведены только к некоторому обогащению их при этом микроэлементами. Здесь имеют большое значение изменения, происходящие в эмбриональных частях семян в процессе их намачивания и последующего подсушивания.

7. При однократном воздействии микроэлементами в дозах и сочетаниях, несвойственных норме требований растений, эффект является суммарным — результатом улучшения условий питания и стимуляции.

8. С каждым повторным воздействием микроэлементами в неизменяющихся дозах урожай растений снижается, прибли-

жаясь к урожаю контрольных растений, вследствие того, что по мере привыкания растений к воздействию фактору эффект стимуляции постепенно исчезает.

9. Во избежание снижения стимуляции при многократном воздействии микроэлементами следует при каждой последующей обработке семян или изменять дозу воздействующего фактора, или же проводить намачивание не в каждой репродукции семян, а с известными перерывами. Эффект при предпосевном намачивании семян оказывается больше в том случае, если фактор воздействия каждый раз в известной мере является новым. Таким образом, поддержание стимуляции на необходимом уровне может быть достигнуто как повышением, так и уменьшением дозировки воздействующего фактора.

10. При обработке семян с использованием микроэлементов в повышенных дозах, максимальный эффект выявляется после двукратного намачивания и при прослеживании последствия. По показателям урожайности растений указанные варианты могут давать лучшие результаты, чем получаемые от однократного применения микроэлементов в оптимальных дозах.

11. Микроэлементы при предпосевном намачивании семян оказывают, кроме характерного для каждого элемента специфического прямого (питательного) влияния, также и свойственное очень различным факторам общее косвенное действие, проявляющееся в усилении физиологических процессов у растений.

12. В сельскохозяйственной практике предпосевную обработку семенного материала одной репродукции в растворах микроэлементов целесообразнее не повторять ежегодно, а проводить с известными перерывами, через 2—3 года.

13. При предпосевном намачивании семян в растворах гермизана выявляются в основном те же закономерности, что и в опытах с микроэлементами. Полученные данные указывают на то, что протравители оказывают, наряду с дезинфицирующим действием, еще и стимулирующее влияние на семена.

14. Физиологическая природа стимулирующего действия факторов воздействия остается мало изученной. Очевидно, здесь имеет значение улучшение свойств протоплазмы клеток, вследствие чего они становятся способными к более активной жизнедеятельности, сохраняющейся в течение нескольких поколений.

15. Выявленные в настоящей работе возможности повышения эффективности приема предпосевной обработки семян путем некоторого варьирования дозами и сочетаниями воздействующих факторов заслуживают дальнейшего углубленного изучения с охватом и других приемов внешних воздействий, используемых в практике растениеводства с целью повышения продуктивности сельскохозяйственных культур.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуталыбов М. Г., 1956. Значение микроэлементов в жизни растений и в повышении урожайности сельскохозяйственных культур в условиях Азербайджана. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», Изд-во АН Латв. ССР, 255—269.
- Белоусова А. К., 1946. Определение структурной вязкости как способ изучения строения протоплазмы. Диссертация, МГУ
- Введенский Н. Е., 1935. Возбуждение, торможение и наркоз. Соч., т. IV (I полутом). Л.
- Каргополова Н. Н., 1956. Ускорение созревания томатов и картофеля под влиянием микроэлементов. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», Изд-во АН Латв. ССР Рига.
- Кедров-Зихман О. К., 1952. Применение микроудобрений в сельском хозяйстве Советского Союза. В сб.: «Микроэлементы в жизни растений и животных», Изд. АН СССР, 21—32.
- Кокин А. Я., 1956. Влияние микроэлементов на урожай зерновых культур. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», Изд-во АН Латв. ССР, 271—280.
- Кокин А. Я., Рачкова, Д. А., Гульнина, К. И., 1952. Влияние микроэлементов на повышение урожая зерновых культур. В сб.: «Микроэлементы в жизни растений и животных», Изд-во АН СССР, М., 150.
- Ламбин А. З., 1952. Влияние допосевной обработки семян растворами микроэлементов на урожай сельскохозяйственных растений. В кн.: «Микроэлементы в жизни растений и животных», Изд-во АН СССР, М., 381.
- Лашкевич Г. И., 1955. Применение микроудобрений на торфяных почвах. Гос. изд-во БССР, Минск.
- Макарова Н. А., 1955. Влияние микроэлементов на урожай и некоторые биохимические процессы картофеля. Экспериментальная ботаника, 10, 253—263.
- Максимов Н. А., 1946. Ростовые вещества, природа их действия и практическое применение. Успехи совр. биол., 22, 2(5), 161—180.
- Медведев Ж. А., 1953. Биохимические закономерности роста, старения и обновления клеточных форм живой материи. Успехи совр. биол. 35, 3, 338—354.
- Михельсон Х. К., 1956. О содержании микроэлементов и эффективности микроудобрений на дерново-карбонатных почвах Эстонской ССР В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», Изд. АН Латв. ССР
- Можяева Л. В., 1948. Действие гетероауксина на коллоидно-химические свойства протоплазмы клеток лука. ДАН СССР т. 59, 6.
- Нагорный А. В., 1948. Старение и продление жизни. Гос. изд-во «Сов. Наука», М.
- Насонов Д. Н. и Александров, В. Я., 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия. Изд-во АН СССР, М.-Л.
- Новицкая Ю. Е., 1956. Влияние предпосевного намачивания семян в растворах микроэлементов на урожай и внутренние процессы у растений. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», Изд-во АН Латв. ССР.
- Попов М., 1953. Увеличение урожайности сельскохозяйственных растений стимулированием семян. Отдельный оттиск из «Изв. Бислог. ин-та Болгарской АН», вып. III, София.
- Ракитин Ю. В., 1953. Проблема стимуляции растений в связи с задачами сельского хозяйства. Усп. совр. биол., 3(6).
- Ракитин Ю. В., 1956. Управление жизнедеятельностью растений. «Знание».
- Сабинин Д. А., 1955. Физиологические основы питания растений. Изд-во АН СССР.
- Филатов В. П., 1951. Тканевое лечение (Учение о биогенных стимуляторах). Природа, 11 и 12.

- Шарапов Н. И., 1954. Химизм растений и климат. Изд. АН СССР, М.-Л.
- Школьник М. Я., 1940. О предпосевной обработке семян микроэлементами. Сов. бот., 5—6, 167—188.
- Школьник М. Я., 1941. Изменение химической природы растений под влиянием минерального питания и предпосевной обработки семян. Сов. бот., 1—2, 51.
- Школьник М. Я., 1950. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. Изд. АН СССР, М.-Л., 231, 244.
- Школьник М. Я., 1952. О физиологической роли микроэлементов у растений. В сб.: «Микроэлементы в жизни растений и животных», Изд-во АН СССР, 39—54.
- Школьник М. Я., 1956. Современное состояние вопроса о физиологической роли микроэлементов у растений. В сб.: «Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине», Изд-во АН Латв. ССР, 23—40.
- Школьник М. Я., Макарова Н. А. и Стеклова М. М., 1947. Влияние микроэлементов на углеводный обмен растений. Бот. журн., 32, 6, 238—253.
- Илиев Петр., 1955. Стимулирование как основной биологический метод борьбы с болезнями растений. Известия на института по биология «Методий Попов», т. 6.
- Илиев Петър., 1956. За правилно отношение към въпроса за стимулацията на организмите. Природа, 4 (София).
- Kingiserr, K. 1948. Framakoloogia. RK «Teaduslik Kirjandus», Tartu, 43, 61.
- (Crosker, W. a. Barton, L. V.) Крокер, В. и Бартон, А., 1955. Физиология семян. Изд-во Иностр. лит., М., 355.
- Popoff, M., 1931. Die Zellstimulation. Berlin.
- Rahno, P. 1954. Kasulike mulla mikroorganismide arengu soodustamine külvi-seemne töötlemise abil mikroelementide ja teiste stimuleerivate ainete-ga. ENSV TA Toimetised, 2.

TAIMEDE FÜSIOLOOGILISTE PROTSESSIDE STIMULATSIOON JA SELLE TÄHTSUS KÜLVISE LEOTAMISEL MIKROELEMENTIDE LAHUSTES

L. Sarapuu

R e s ü m e e

Stimulatsioon on väga mitmesuguste välisfaktorite (ainete) organismi nõudluste normile teatud määral mitteharilike dooside kaudne ja ühetaoline füsioloogilisi protsesse tugevadav mõju, vastandina harilikes hulkades esinevate faktorite spetsiifilisele ja otsesele toitelisele mõjule.

Viie aasta (1954—1958) jooksul teostatud põldkatsete ülesandeks oli selgitada, milline osatähtsus on taimede füsioloogiliste protsesside stimulatsioonil külvise leotamisel mikroelementide lahustes.

Püstitatud ülesande lahendamisel lähtuti järgmistest teoreetilistest kaalutlustest. Kui oletada, et külvise leotamisega rahuldame täielikumalt taimede vajadusi toiteelementide järele, siis efekt mikroelementide korduval (iga-aastaselt) kasutamisel peaks olema suurem või vähemalt mitte väiksem esmakordsel leotamisel saadud efektist. Kui aga külvise leotamisel omab tähtsust ka stimulatsiooniprotsess, siis esmakordne leotamine peaks omama eeliseid korduva leotamise ees.

Saadud andmed näitavad, et külvise leotamisel vees ja mikroelementide lahustes toimuvad noortes embrüonaalsetes rakkudes muutused, mis põhjustavad erinevusi katsetaimede hilisemas kasvus ja saagis.

Andmete kõrvutamisel, mis on saadud külvise leotamisel vees ja mikroelementide lahustes, selgub, et efekt, mida annab töötlemine ainult veega, on sageli põhiline. Järelikult ei saa külvise leotamise positiivset mõju seletada ainult seemnete rikastamisega mikroelementide toimel. Siin omavad veel suurt tähtsust need muutused, mis toimuvad seemnete embrüonaalsetes rakkudes leotamise ja pärastise kuivatamise ajal.

Taimede esmakordsel mõjustamisel nende nõuete normi suhtes ebaharilike mikroelementide annustega on efekt toitetingimuste ja stimulatsiooni summaarne tulemus.

Külvise korduval mõjustamisel ühesugustes tingimustes hakkab saak, võrreldes esmakordse mõjuga, langema, sest taime harjumisel mõjuva faktoriga kaob stimulatsiooni efekt. Selle vältimiseks tuleb kas lahuse kontsentratsiooni igal järgneval leotamisel muuta, või jätta seemned üldse mõjustamata. Mõlemal juhul saak suureneb uuesti. Seega efekt külvise leotamisest on suurem sel juhul, kui mõjuv faktor iga kord on teatud määral uus. Seda võib saavutada nii faktori annuse suurendamise kui ka vähendamisega.

Külvise töötlemine optimaalsest suurema mikroelemendi-annusega annab esimesel aastal väiksema efekti kui optimaalne annus. Hea efekti annab optimaalsest tugevam annus kaheaastasel mõjustamisel. Ka tugevama doosi järelmõju on parem optimaalse annuse järelmõjust.

Mikroelemendid avaldavad külvise leotamisel peale iga elemendi loomusele iseloomuliku spetsiifilise ja otsese (toitelise) mõju ka väga mitmesugustele faktoritele omast üldist, kaudset ja ühetaolist, ainevahetust tugevdavat stimuleerivat mõju.

Külvise leotamisel boorhappe- ja germisaanilahustes avalduvad üldjoontes samad seaduspärasused. Saadud andmed osutavad sellele, et puhised avaldavad peale desinfitseeriva ka veel stimuleerivat mõju.

Põllumajanduspraktikas ei ole soovitatav külvise töötlemist korrata igal aastal, vaid teostada seda teatud vaheaegadega — 2 kuni 3 aasta järel.

Stimuleerivate faktorite mõju mehhanism on veel vähe uuritud. Nähtavasti omab siin suurt tähtsust rakkude protoplasma nooremise. Selle tulemusena suureneb taimede ainevahetuse intensiivsus, mis säilib mitme põlvkonna jooksul.

DIE STIMULIERUNG DER PHYSIOLOGISCHEN PROZESSE DER PFLANZEN UND IHRE BEDEUTUNG BEIM WEICHEN DES SAATGUTES IN LÖSUNGEN VON SPURENELEMENTEN

L. Sarapuu

Zusammenfassung

Die erhaltenen Resultate zeigen, daß das Weichen der Samen in schwachen Spurenelement-Lösungen ertragsteigernd wirkt. Außer Erfüllung der Bedingungen, die zum Wachstum und zur Entwicklung der Pflanzen nötig sind, haben Spurenelemente eine stimulierende Wirkung..

Die bei den Versuchen festgestellte Tatsache, daß die gleiche Beeinflussung während mehrerer Generationen den Effekt im Vergleich zur erstmaligen Behandlung herabsetzte, erklärt sich der Verfasser mit der stimulierenden Wirkung der Lösungen von Spurenelementen. Die günstige Wirkung der Spurenelemente kommt dann zum Vorschein, wenn sie in Mengen auftreten, die von den Konzentrationen, an die die Pflanzen gewöhnt sind, abweichen. Bei mehrfacher gleichmäßiger Beeinflussung gewöhnen sich die Pflanzen an die wirkenden Faktoren, wodurch die stimulierende Wirkung aufhört. Die Ergebnisse beim Behandeln der Samen in Lösungen von Spurenelementen zeigen eine viel bessere Wirkung, falls sich die Bedingungen verändern; dabei wird neben der Befriedigung der Bedürfnisse der Pflanze auch eine ihr Wachstum stimulierende Wirkung (auf die Getreidekeimlinge) erzielt.

Da die Nachwirkung erstmaliger Beeinflussungen die Resultate mehrmaliger Einwirkungen in vielen Fällen überragt, scheint es ratsam, die Samen nicht jedes Jahr, sondern in Abständen von 2—3 Jahren mit Spurenelementen zu behandeln.

KASVUKOHA VAHELDUSE TAGAJÄRJEL KARTULIS TOIMUVATEST FÜSIOLOOGILISTEST JA BIOKEEMILIS- TEST MUUTUSTEST NING NENDE MÕJUST MUGULATE SEEMNE KVALITEEDILE

L. Viileberg

Kogemused on näidanud, et pikemat aega samades agro-ökoloogilistes tingimustes kasvatamisel kaotab kartul oma head sordiomadused ja muutub madalasaagiliseks tunduvalt kiiremini kui paljud teised kultuurid. Selle nähtuse olemus on kausaalses seoses kartuli vegetatiivse paljundamisviisiga, mis soodustab pärilike omaduste halvenemist ning mitmesuguste taimehaiguste ja -kahjurite progresseeruvat levikut. Tagajärjeks on füsioloogiliste protsesside intensiivsuse langus, mis vähendab assimileerimisvõimet ja põhjustab taime eluavalduste üldist surutust.

Ülalnimetatud pahede vastu võitlemiseks on tootmises juba ammugi kasutatud seemnekartuli uuendamist ja vahetamist erinevatest agro-ökoloogilistest tingimustest. Selle võtte efektiivsust saagikuse taastamisel põhjendas teaduslikult Ch. Darwin (1951), väites, et väike elutingimuste muutmine avaldab nii taimedele kui ka loomadetele soodsat mõju.

Senised uurimised kasvutingimuste mõju selgitamiseks on toimunud peamiselt agrotehnilises suunas. Võrdlemisi vähe on aga uuritud nimetatud küsimuse bioloogilist mehhanismi. Seetõttu ei ole kuni käesoleva ajani suudetud seostada paljusid nähtusi kasvutingimuste ja seemnekartuli saagikuse vahel.

Üheks niisuguseks küsimuseks Eesti NSV-s on seemnekartuli kasvatamine turvasmuldadel. Paljudes liiduvabariikides, samuti mitmes välisriigis on turvasmuldadel kasvatatud seemnekartul andnud mineraalmuldadel tähelepanuväärseid enamsaake (M. M. Maksimovitš, 1951; S. M. Bukassov, 1952; N. S. Batsanov, 1953; A. V. Volodko, 1954; W. Baden, 1955; L. Hilpsteiner, 1955, jt.) Meie vabariigis varem tehtud uurimused aga väitsid, et turvasmuldadel kasvatamine ei paranda seemnekartuli kvaliteeti (J. Aamisepp, 1930; L. Rinne, 1932).

Selleks, et anda Eesti NSV tingimustes õige hinnang turvasmuldade mõjust seemnekartulile, korraldati Tartu Riikliku Üli-

kooli taimefüsioloogia kateedri ning Eesti Põllumajanduse Akadeemia taimekasvatuse ja sordiaretuse kateedri (K. Viileberg, 1958) poolt kompleksne uurimine aastail 1952—1958. Käesoleva artikli autori ülesandeks oli uurida kartulis kasvutingimuste muutmise tagajärjel toimuvaid füsioloogilisi ja biokeemilisi muutusi selleks, et võida seemnekartuli seisukohalt kasulikke muutusi suurendada ja kinnistada ning kahjulikke eemaldada.

Uurimisobjektiks oli Eesti NSV-s rajoonitud hiline kartulisort «Jõgeva kollane» ja turvasmuldadel üks sobivamaid sorte — keskvalmiv «Virulane».

Nimetatud sorte kasvatati vahelduvalt Eesti Põllumajanduse Akadeemia Raadi õppe- ja katsemajandi (edasises käsitluses: «Raadi») nõrgalt leetunud kergel liivsavimullal ning Eesti Maa-viljeluse ja Maaparanduse Teadusliku Uurimise Instituudi Tooma katsebaasis (edasises käsitluses: «Tooma») pilliroo-tarnaturbaga (*Phragmiteto* — *Caricetum*) sügaval madalloomullal. Mõlemas katsekohas oli kontrolliks samade sortide kohalik seemnematerjal.

Põldkatsetel ilmnenud muutusi katsetaimedes püüti selgitada spetsiaalsete vaatluste ja analüüsidega.

Kartulivarte keskmine pikkus ja arv puhma kohta määrati õitsemisfaasi teisel poolel. Selleks mõõdeti ja loeti varred igal viiendal puhmal ning võeti nende aritmeetiline keskmine. Lehtede ja varte kaalu suhte määramiseks valiti igast kordusest viis keskmist puhmast ja lõigati nende varred mullapinna kõrguselt. Seejärel eraldati lehed vartest, kaaluti ja arvutati nende suhe. Kartulilehtede laboratoorseteks analüüsideks koguti iga korduse viiendalt taimelt teise liitlehe teine sulglehekeste paar, segati ja moodustati nendest katsevariandi keskmine proov. Lehtede üldlämmastikuisaldus määrati Kjeldahli meetodil, klorofüllisisaldus foto-elektrokolorimeetriliselt, hingamise intensiivsus CO₂ hulga järgi.

Mugulates toimunud muutusi analüüsiti keskmisest proovist pärast koristamist. Määrati: tärklisesisaldus erikaalu kaudu Reimanni kaaluga, tärklise kliisterdumistemperatuur A. I. Jermakovi jt. (1952) järgi, üldlämmastikuisaldus Kjeldahli meetodil, seotud vesi M. M. Okuntsovi ja O. P. Levtsova (1952) järgi, rakumahla viskoossus viskosimeetriga, rakumahla kontsentratsioon refraktomeetriga, rakumahla pH potentsiomeetriga, protoplasma permeaablus Kohlrauschi silla abil.

Järgnevas katsete tulemuste kirjelduses märgitakse katsevariandid lühidalt tingmärkidega: M — mineraalmuld (Raadi õppe- ja katsemajandi kerge liivsavimuld), T — turvasmuld (Tooma katsebaasi madalloomuld) M ja T üksikult näitavad, et seemnematerjali on antud mullal alatiselt kasvatatud (kontroll), kombinatsioonides tähistab iga täht ühte seemnematerjali kasvatamise aastat vastaval mullal.

Uurimistulemused

Alljärgnevas esitatakse mõningaid andmeid muutustest, mis toimusid kartuli haabituses, füsioloogilis-biokeemilistes protsessides, rakkude füüsikalises-keemilistes omadustes ja mugulate saagikus seennematerjali kasvukoha muutmise tagajärjel.

Tabelis 1 on toodud andmeid Tooma katsebaasi madalsoomullalt Raadi õppe- ja katsemajandi kergele liivsavimullale viidud kartulisordi «Virulane» esimese (TM) ja teise (TMM) reproduktsiooni kohta, võrreldes kohaliku reproduktsiooniga (M — kontroll)

Esitatud andmetest selgub, et turvasmullalt pärineva seemnematerjali reproduktsioonidel olid kartulivarred 1,4—9,7 sm ehk 2—17% pikemad kui kontrollil. Varte keskmine arv puhmas vähenes kuni 0,9 varre võrra ehk 16%. Lehtede üldlämmastiksisaldus oli 1955. ja 1956. aastal 0,11—0,26% võrra kõrgem, 1957. aastal 0,82% võrra madalam kui kontrollil. Lehtede klorofüllisisaldus esimesel reproduktsiooniaastal (välja arvatud 1957 a.) suurenes 0,53—1,00 mg võrra ehk 2—9%, teisel reproduktsiooniaastal vähenes 0,19—0,25 mg võrra ehk 1—2% võrreldes kontrolliga. Lehtede hingamise intensiivsuses ei olnud seaduspäraseid erinevusi.

Mugulasaak kujunes turvasmullalt pärineva seemnematerjali reproduktsioonidel 1955. ja 1957. aastal 5,4—15,0 ts/ha ehk 3—6% madalamaks, 1956. aastal 5,0—27,3 ts/ha ehk 2—9% kõrgemaks kui kontrollil. Mugulate tärglisesisaldus suurenes 1955. aastal 0,75—1,03% võrra, 1956. ja 1957. aastal aga vähenes 0,12—1,50% võrra. Seetõttu kujunes turvasmullalt pärineva seemnematerjali reproduktsioonidel tärglisesaak 1955. ja 1956. aastal kontrolliga praktiliselt võrdseks, 1957. aastal jäi aga 3,5 ts/ha ehk 13% madalamaks.

Uus kasvukoht avaldas mõju ka tärglise omadustele: tärglise kliisterdumistemperatuur langes 0,5—2,5° C võrra, tärgklisterade polarisatsiooni tasapinna nurk suurenes enamikul juhtudel 0,5—1,6 kraadi võrra.

Mugulate üldlämmastiksisaldus oli turvasmullalt pärineva seemnematerjali reproduktsioonidel järjekindlalt 0,04—0,46 (keskmiselt 0,23) % võrra kontrollist kõrgem. See tingis ka üldlämmastikusaagis märgatavat tõusutendentsi.

Turvasmullalt mineraalmullale viidud seemnematerjali reproduktsioonidel suurenes kontrolliga võrreldes rakumahla viskoosus (välja arvatud 1957 a.) 0,19—0,27 sentipuaasi võrra ehk 12% rakumahla kontsentratsioon (välja arvatud 1957 a.) 0,67—1,82% võrra, rakkude imemisjõud kuni 5,6 atm võrra ehk 2,4 korda, seotud vee sisaldus (välja arvatud 1957 a.) kuni 9,70% võrra ehk rohkem kui 1,5 korda, rakkude protoplasma erielektri-

Turvasmullalt mineraalmullale viidud kartuli reproduktsioonides toimunud

Näitaja	Aasta ja variant	1955	
		M	TM
Varte keskmine kõrgus sm		85,4	86,8
Varte keskmine arv puhmas		4,3	4,0
Lehtede üldlämmast. absol. kuivast aineist %		6,09	6,35
Lehtede klorofüllisisaldus mg 1 g absoluutselt kuiva aine kohta		11,50	12,50
Lehtede hingamise intens. 1 g tooraine kohta mg CO ₂ /t		1,36	1,40
Mugulasaak ts/ha		247,0±11,7	234,9±10,0
Tärglisesisaldus %		15,30	16,05
Tärglisesaak ts/ha		37,79	37,70
Tärglise kliisterdumistemperatuur kraadides		63,5	62,0
Tärglisterade polarisatsiooni tasapinna muutumise nurk kraadides		168,0	169,6
Üldlämmastikuisaldus % absol. kuivast aineist		1,49	1,53
Üldlämmastikusaak (mugulates) ts/ha		0,83	0,83
Rakumahla viskoossus sentipuaasides		1,64	1,83
Rakumahla kontsentratsioon %		6,81	8,42
Rakumahla pH		5,68	5,71
Rakkude imemisjõud atm		6,7	8,1
Seotud vee sisaldus % toorainest		53,16	59,20
Rakkude protoplasma läbitavus elektrolüütidele (erielektrijuhtivus x 10 ⁶)		174,36	262,41

Mineraalmullalt turvasmullale viidud kartuli reproduktsioonides toimunud

Näitaja	Aasta ja variant	1955		
		T	MT	MTT
Varte keskmine kõrgus sm		105,2	102,8	96,4
Varte keskmine arv puhmas		4,3	4,5	4,2
Varte ja lehtede kaalu suhe		1:1,1	1:1,3	1:1,4
Lehtede üldlämmast. absol. kuivast aineist %		5,61	5,32	5,48
Lehtede klorofüllisisaldus mg 1 g absoluutselt kuiva aine kohta		15,0	19,8	23,6
Lehtede hingamise intensiivsus 1 g tooraine kohta mg CO ₂ /t		0,98	1,11	1,19
Mugulasaak ts/ha		221,6±7,9	238,2±12,7	269,3±0,0
Tärglisesisaldus %		16,54	16,51	16,28
Tärglisesaak ts/ha		36,64	39,33	43,85
Tärglise kliisterdumistemperatuur kraadides		61,0	62,0	60,0
Tärglisterade polarisatsiooni tasapinna muutumise nurk kraadides		178,0	178,4	179,6
Üldlämmast. % absol. kuivast aineist		2,74	1,69	1,54
Üldlämmastikusaak (mugulates) ts/ha		1,42	0,85	0,89
Rakumahla viskoossus sentipuaasides		2,61	2,43	2,44
Rakumahla kontsentratsioon %		10,16	8,42	8,81
Rakumahla pH		6,0	5,72	6,04
Rakkude imemisjõud atm		12,7	8,1	11,1
Seotud vee sisaldus % toorainest		34,4	62,39	57,60
Rakkude protoplasma läbitavus elektrolüütidele (erielektrijuhtivus x 10 ⁶)		339,16	346,59	342,43

Tabel 1

muutusi, võrreldes alatiselt mineraalmullal kasvatatud kartuliga (sort «Virulane»)

TMM	1956			1957	
	M	TM	TMM	M	TM
187,2	124,0	126,5	129,5	58,7	68,4
4,1	4,5	4,5	4,2	5,5	4,6
6,32	5,49	5,63	5,60	6,38	5,56
11,25	22,42	22,95	22,23	31,16	29,87
1,36	0,85	0,85	0,80	0,71	0,66
232,0±4,0	303,3±11,1	330,6±2,9	308,3±13,4	186,2±0,3	180,8±0,2
16,33	13,24	12,60	13,12	14,12	12,62
37,89	40,16	41,66	40,58	26,30	22,80
61,0	62,5	61,5	61,5	62,5	62,0
168,5	169,2	169,8	169,0	—	—
1,95	1,58	1,70	1,84	1,54	1,82
0,94	1,11	1,21	1,16	0,54	0,59
1,87	2,27	2,54	—	2,30	1,75
8,63	7,24	7,91	8,24	6,97	6,32
5,67	5,90	6,03	6,03	5,22	5,45
6,7	4,0	9,6	6,7	5,3	6,7
55,20	17,60	27,30	27,24	34,63	29,44
189,32	136,77	276,20	249,10	141,30	248,50

Tabel 2

muutusi, võrreldes alatiselt turvasmullal kasvatatud kartuliga (sort «Virulane»)

1956			1957		
T	MT	MTT	T	MT	MTTTT
55,2	53,3	38,4	67,4	65,2	60,7
5,0	5,2	3,1	5,1	5,4	4,2
1:1,0	1:0,9	1:1,5	1:0,9	1:1,2	1:0,9
5,94	5,73	5,79	5,78	5,12	5,32
14,45	14,73	16,23	16,75	27,65	16,37
—	—	—	0,66	0,70	0,57
271,8±6,2	340,7±11,2	361,4±15,1	136,9±0,79	183,8±0,39	137,8±0,8
11,09	12,43	11,87	11,49	10,81	11,00
32,35	42,37	42,80	15,72	18,86	15,83
60,5	61,3	61,0	61,5	66,0	62,2
177,5	178,0	179,0	—	—	—
0,88	1,94	1,42	1,35	1,71	—
0,52	1,33	0,98	0,30	0,47	—
2,13	2,32	2,19	1,67	1,28	1,50
6,07	5,33	5,51	6,12	5,93	5,64
6,04	5,93	6,03	—	—	—
9,6	6,7	9,5	3,9	3,9	3,9
25,98	80,63	29,40	30,20	36,92	34,10
485,35	589,74	582,87	169,05	100,57	126,75

Oheaastase turvasmullal kasvatamise tagajärjel kartuli reproduktsioonides toimu

Näitaja	Aasta ja variant	1955	
		M	MTM
Varte keskmine kõrgus sm		85,4	82,8
Varte keskmine arv puhmas		4,3	4,1
Lehtede üldlämmastikuis. absol. kuivast aineist %		6,09	6,71
Lehtede klorofüllisis. mg 1 g absol. kuiva aine kohta		11,50	12,50
Lehtede hingamise intensiivsus 1 g tooraine kohta mg CO ₂ /t		1,36	1,52
Mugulasaak ts/ha		247,0 ± 11,7	212,7 ± 13,3
Tärklisesisaldus %		15,0	16,69
Tärklisesaak ts/ha		37,79	35,51
Tärklise kliisterdumistemperatuur kraadides		63,5	63,0
Tärkliserade polarisatsiooni tasapinna muutumise nurk kraadides		168,0	176,0
Üldlämmastikuisaldus % absol. kuivast aineist		1,49	1,64
Üldlämmastikusaak (mugulates) ts/ha		0,83	0,75
Rakumahla viskoossus sentipuaasides		1,64	2,12
Rakumahla kontsentratsioon %		6,81	8,42
Rakumahla pH		5,68	5,77
Rakkude imemisjõud atm		6,7	6,7
Seotud vee sisaldus % tooraine kohta		53,16	75,88
Rakkude protoplasma läbitavus elektrolüütidele (erielektri juhtivus x 10 ⁶)		174,36	271,83

Oheaastase turvasmullal kasvatamise tagajärjel kartuli reproduktsioonides toimu

Näitaja	Aasta ja variant	1955		
		M	MTM	MTMM
Varte keskmine kõrgus sm		48,2	46,8	52,4
Varte keskmine arv puhmas		3,3	3,1	3,5
Varte ja lehtede kaalu suhe		1 : 1,1	1 : 1,1	1 : 1,2
Lehtede üldlämmast. absol. kuivast aineist %		5,92	6,39	6,07
Lehtede klorofüllisisaldus mg 1 g absoluut- selt kuiva aine kohta		11,00	12,30	12,00
Lehtede hingamise intensiivsus 1 g tooraine kohta mg CO ₂ /t		1,12	1,34	1,06
Mugulasaak ts/ha		188,2 ± 7,1	182,4 ± 14,3	197,9 ± 13,9
Tärklisesisaldus %		15,62	14,86	14,92
Tärklisesaak ts/ha		29,4	27,1	29,5
Tärklise kliisterdumistemperatuur kraadides		65,0	64,0	65,0
Tärkliserade polarisatsiooni tasapinna muu- tumise nurk kraadides		177,5	179,0	177,5
Üldlämmast. % absol. kuivast aineist		1,37	1,62	1,53
Üldlämmastikusaak (mugulates) ts/ha		0,61	0,66	0,63
Rakumahla viskoossus sentipuaasides		1,99	2,14	2,04
Rakumahla kontsentratsioon %		8,75	8,92	7,07
Rakumahla pH		5,73	5,82	5,79
Rakkude imemisjõud atm		6,7	9,6	9,6
Seotud vee sisaldus % tooraine kohta		22,47	41,63	—
Rakkude protoplasma läbitavus elektrolüüti- dele (erielektri juhtivus x 10 ⁶)		330,53	342,43	338,0

Tabel 3

nõud muutusi, võrreldes alaliselt mineraalmullal kasvatatud kartuliga (sort «Virulane»)

1956			1957		
M	MTM	MTMM	M	MTM	MTMM
124,0	123,9	124,2	58,7	61,9	60,2
4,5	4,2	4,0	5,5	4,8	4,2
5,49	5,72	5,61	6,38	6,62	6,43
22,42	22,65	22,23	31,16	29,60	35,86
0,85	0,71	—	0,71	0,64	0,77
303,3 ± 11,1	324,6 ± 5,7	298,6 ± 8,8	186,2 ± 0,3	188,3 ± 0,4	202,7 ± 0,3
13,24	12,89	13,00	14,12	13,76	13,71
40,16	41,84	38,82	26,3	25,9	27,8
62,5	62,0	62,5	62,5	62,0	62,5
169,2	170,4	170,0	—	—	—
1,58	2,29	2,45	1,54	1,85	1,67
1,11	1,51	1,43	0,56	0,67	0,65
2,27	2,43	2,24	2,30	1,99	1,87
7,24	8,18	7,79	6,97	6,64	6,42
5,90	5,98	5,86	5,22	—	5,34
4,0	9,6	6,7	5,3	3,9	6,7
17,60	37,96	27,30	34,63	31,3	33,7
136,77	162,30	149,1	141,30	150,07	228,22

Tabel 4

nõud muutusi, võrreldes alaliselt mineraalmullal kasvatatud kartuliga (sort «Jõgeva kollane»)

1956			1957		
M	MTM	MTMM	M	MTM	MTMM
97,5	100,0	96,5	91,4	81,6	89,3
4,0	4,2	4,5	3,7	3,9	3,1
1 : 1,10	1 : 1,14	1 : 1,12	—	—	—
5,49	6,03	5,98	6,04	6,33	6,25
15,52	16,59	15,72	26,19	24,15	27,02
0,62	1,11	1,00	1,04	1,01	1,11
257,1 ± 8,0	294,8 ± 4,9	269,9 ± 13,5	182,7 ± 0,5	185,5 ± 0,4	196,5 ± 0,3
12,79	12,75	12,28	12,08	12,18	12,73
32,9	37,6	33,1	22,1	22,6	25,0
64,5	64,0	65,5	61,0	62,0	61,0
178,0	178,5	178,0	—	—	—
0,98	2,18	2,04	1,65	1,80	2,00
0,52	1,37	1,02	0,52	0,57	0,72
2,23	2,40	2,40	2,14	2,30	1,98
6,82	8,78	7,12	7,60	8,02	7,16
5,83	6,05	5,92	5,72	—	5,29
3,95	8,85	3,95	6,7	3,9	3,9
58,41	75,08	62,20	28,8	21,40	17,34
124,79	304,14	114,90	153,75	186,75	145,50

juhtivus kuni 2 korda. Rakumahla pH muutus 0,03—0,23 ühiku võrra neutraalsemaks.

Samasugused vaatlused ja analüüsid teostati Raadi õppe- ja katsemajandi kergelt liivsavimullalt Tooma katsebaasi madalsoomullale viidud «Virulase» esimesest (MT) kuni neljandast (MTTTT) reproduktsioonist. Nendes katsetes olid kontrolliks sama sordi kohalikud reproduktsioonid (T).

Uurimistulemused on koondatud tabelisse 2.

Tabelis 2 esitatud andmed näitavad, et mineraalmullalt pärineva seemnematerjali reproduktsioonidel jäid kartulivarred (vastupidi tab. 1 toodud andmetele) 1,9—16,8 sm ehk 4—31% kontrollist lühemaks. Varte keskmine arv puhmas esimese reproduktsiooni puhul suurenes 0,2—0,3 varre võrra ehk 5—6%, järgmistel reproduktsioonidel aga vähenes kuni 1,9 varre võrra ehk 38%. Varte ja lehtede suhtest nähtub, et mineraalmulla päritoluga seemnematerjali reproduktsioonidel olid pealsed enamikul juhtudel leherikkamad kui kontrollil. Lehtede üldlämmastikuisaldus jäi kontrollist 0,13—0,66% võrra madalamaks. Lehtede klorofüllisisaldus suurenes kuni 10,9 mg võrra ehk 65% kontrollist.

Mugulasaak oli mineraalmullalt pärineva seemnematerjali reproduktsioonidel keskmiselt 45,1 ts/ha ehk 22% kontrollist kõrgem. Mugulate tärklisesisaldus oli aga samadel variantidel 1955. a. praktiliselt võrdne kontrolliga (0,03 kuni 0,26% võrra kontrollist madalam), 1956. a. ületas kontrolli 0,78 kuni 1,34% võrra, 1957. a. jäi aga kontrollist 0,49—0,68% võrra madalamaks.

Tärklisesaak aga kujunes kõigil kolmel katseaastal mineraalmullalt pärinevatel reproduktsioonidel 0,11 kuni 10,45 ts/ha kõrgemaks (keskmiselt 5,6 ts/ha). Tärklise kliisterdumistemperatuur tõusis võrreldes kontrolliga 0,5 kuni 4,5 kraadi võrra. Tärklisterade polarisatsiooni tasapinna nurk suurenes 0,4 kuni 1,6 kraadi (keskmiselt 1 kraadi) võrra.

Mugulate üldlämmastikuisaldus 1955. a. vähenes mineraalmullalt pärinevatel reproduktsioonidel keskmiselt 1,1% võrra, 1956. ja 1957. a. suurenes 0,36 kuni 1,06% (keskmiselt 0,65%) võrra. Üldlämmastiku saak ha-lt vähenes 1955. a. keskmiselt 0,55 ts, 1956. ja 1957. a. aga tõusis keskmiselt 0,44 ts võrra.

Mineraalmullalt turvasmullale viidud seemnematerjali reproduktsioonidel 1955. ja 1957. a. vähenes kontrolliga võrreldes rakumahla viskoossus 0,17 kuni 0,39 (keskmiselt 0,22) sentipuaasi võrra, 1956. a. tõusis 0,06 kuni 0,19 (keskmiselt 0,12) sentipuaasi võrra. Rakumahla kontsentratsioon vähenes kolmel katseaastal 0,19 kuni 1,74 (keskmiselt 0,84) % võrra. Rakkude imemisjõud vähenes 1955. ja 1956. a. 0,10—4,60 (keskmiselt 2,30) atm võrra. Seotud vee sisaldus suurenes 3,42—54,65 (keskmiselt 20) % võrra. Rakumahla pH oli kõikidel mineraalmullalt toodud seemnematerjali esimese reproduktsiooni mugulatel võrreldes kontrolliga 0,11 kuni 0,28 ühiku võrra happelisem, teise repro-

duksiooni mugulatel aga muutus praktiliselt võrdseks kontrol-
liga. Protoplasma erielektrijuhtivus suurenes 1955. ja 1956. a.
3,27—104,39 (keskmiselt 53,15) ühiku võrra.

Kõrvutades tabelites 1 ja 2 esitatud andmeid näeme, et tur-
vasmull soodustab kartulipealsete kasvu. Kõikidel katse aastatel
(välja arvatud 1956) ületas pealsete kõrgus turvasmullal pealsete
kõrguse mineraalmullal. Mineraalmullal tõusis mugulasaak pea-
aegu proportsionaalselt pealsete kõrguse suurenemisega. Turvas-
mullal võis täheldada samasugust seaduspärasust, välja arvatud
1956. a., kus mugulasaagi suurenemine oli vastupidises seoses
pealsete kõrguse suurenemisega.

Esitatud katseandmete põhjal võib konstateerida puhma kõr-
guse ja varte arvu vahel põhiliselt vastupidist sõltuvust. Kõige
pikemate pealsete puhul esines väikseim varte arv puhmas. Järe-
likult erinevused puhma pealsete massis olid vähem märgatavad
kui pealsete kõrguses. Mugulasaagi formeerumiseks tuleb pidada
kõige optimaalsemateks neid tingimusi, millistes varred on nii-
võrd kaetud lehtedega, et lehtedel on fotosünteesiks normaalsed
tingimused valguse suhtes.

Lehtede üldlämmastiksisalduse ja hingamise intensiivsuse
poolest ületas mineraalmullal kasvatatud kartul enamikul juhtu-
del turvasmullal kasvatatud kartuli.

Mineraalmullal olid mugulasaagid kõrgemad kui turvasmul-
lal. Tähelepanu väärib see, et mineraalmullalt pärinev seemne-
materjal andis turvasmullal nii I kui ka II reproduktsiooni puhul
suurema mugulasaagi, võrreldes pikemat aega nii turvas- kui ka
mineraalmullal kasvatatud samade sortide mugulasaakidega.
Eeltoodust ilmneb selgesti mõnevõrra varieeruvate kasvutingi-
muste positiivne mõju kartulikasvatusele.

Seemnematerjali vahetamisel vastupidises kombinatsioonis
(TM) andis turvasmullalt pärinev seemnematerjal mineraal-
mullal enamasti madalama mugulasaagi võrreldes kohaliku
seemnematerjali (M) saagiga, kuid ületas märgatavalt sama
seemnepartii saagikuse turvasmullal. Tärgklisesisaldus oli mine-
raalmullal kasvatatud mugulates kõrgem võrreldes turvasmullal
kasvatatud mugulatega. Need andmed ühtivad ka mõningate
teiste uurijate poolt saadud andmetega (I. S. L u p i n o v i t š, 1952).
Erandiks oli 1955. aasta katse, kus turvasmullalt saadud mugul-
ad olid tärgliserikkamad kui mineraalmullalt saadud mugulad.
Et mineraalmullal oli üldiselt mugulasaak ja mugulate tärgklise-
sisaldus kõrgem kui turvasmullal, siis kujunes ka tärgklisesaak
pinnaühikult kõrgemaks. Seemnematerjali vahetamise tagajärjel
aga saagid suurenesid, mistõttu ka tärgklisesaak ha-lt suurenes,
võrreldes pikemat aega ühes ja samas kasvukohas paljundatud
mugulate samade näitajatega. Enamasti tõusis seemnematerjali
vahetamise tagajärjel ka üldlämmastikusaak pinnaühikult.

Järelikult tähtsamate, majanduslikult hinnatavamate näita-

jate poolest loob mullavaheldus kartulikasvatases suuri eeliseid, võrreldes vahelduseta kasvatamisega ühel ja samal mullal.

Sordiaretajad püüavad uusi söödakartuli sorte luues tõstade üldlämmastikisisaldust. Juba mõne kümnendiku protsendi võrra mugulates tõstetud üldlämmastikisisaldust peetakse suureks saavutuseks. Turvasmullal kasvatamine võimaldab aga tõsta üldlämmastikisisaldust ilma mingisuguste raskusteta tihti kuni ühe protsendi võrra.

Mineraal- ja turvasmullal kasvatatud kartulimugulate rakkude füüsikalise-keemilise omaduse võrreldes selgub, et mineraalmullal kasvatatud mugulates on rakumahla viskoossus, kontsentratsioon ja samuti seotud vee sisaldus suuremad kui turvasmullal kasvatatud mugulatel. Seotud vee suhteliselt suure sisalduse puhul omab protoplasma suuremat dispersust ja hüdrofiilsust. Turvasmullal kasvatatud mugulad omavad suuremat rakumahla pH, imemisjõudu ja protoplasma läbilaskvust elektrolüütide suhtes, võrreldes mineraalmullal kasvatatud mugulate samade näitajatega.

Seemnematerjali kasvukoha vahetuse tagajärjel muutub rida mugulate biokeemilise näitajaid ja rakkude füüsikalise-keemilise omaduse sellises suunas, mis lubab järeldada, et seemnematerjali vahetamise tulemuseks on mugulate osaline noorenemine.

Eespool (tab. 1 ja 2) toodud andmetest selgus, et uues kasvukohas ilmnesid sügavad muutused taimedes ja mugulates, mis kajastusid ka saagikuses mitme reproduktsiooniaasta vältel. Tekib küsimus, kas need muutused toimuvad ainult siis, kui alaliselt ühel ja samal kasvukohal paljundatud kartul viiakse uuele, mõnevõrra erinevale kasvukohale, või on samasuguseid tulemusi võimalik saavutada ka seemnematerjali lühiajalise kasvatamisega erinevates kohtades.

Nimetatud küsimust selgitavad tab. 3 ja 4, milles on toodud uurimistulemusi muutustest, mis toimusid üheaastase turvasmullal kasvatamise tagajärjel kartuli esimesel (MTM) ja teisel (MTMM) reproduktsioonil mineraalmullal, võrreldes alaliselt mineraalmullal kasvatatud kartuliga (M — kontroll).

Kui võrrelda esitatud andmeid tab. 1 toodud andmetega, siis selgub, et seemnekartuli üheaastane kasvatamine turvasmullal avaldab nii sordi «Virulane» (tab. 3) kui ka sordi «Jõgeva kollane» (tab. 4) järgmistele reproduktsioonidele üldjoontes samasugust mõju, nagu see ilmnes alaliselt turvasmullal kasvatatud seemnekartuli mineraalmullale viimise tagajärjel.

Esitatud andmetest selgub, et kartuli üheaastane paljundamine uutes kasvutingimustes on küllaldane selleks, et tõsta tema füsioloogilist toonust. Seemnematerjal, mida kasvatati ainult ühe aasta jooksul uutes tingimustes, andis vähemalt 2 aasta kestel suurema mugulasaagi kui kontroll (M) Mugulasaagi tõusuga kaasnes üldlämmastikisisalduse suurenemine lehtedes ja mugulates. Samuti tõusis ka tärglise- ja lämmastikusaak ha-lt.

Mugulates suurenes pH arvuline väärtus, rakumahla viskoossus ja kontsentratsioon ning protoplasma läbilaskvus elektrolüütidele.

Füsioloogilisest seisukohast on saadud tulemused väga huvitavad, sest nad kinnitavad konkreetsetes katse tingimustes saadud tulemustega üldtuntud seaduspärasust, et kasvutingimused kajastuvad taimede eluavaldustes. Saadud tulemuste seostamine saagikusega on aga suure tähtsusega seemnekartuli kasvatuseteoreetiliste ja praktiliste küsimuste lahendamisel.

On teada, et « kartulitaimed on tundlikud kasvutingimuste suhtes oma sordipärase loomuse muutumise mõttes» (T. D. L õ s s e n k o, 1949). Vegetatiivse paljundamisviisi tõttu ei ole kahtlust, et muutused kartulisordi loomuses on tingitud peamiselt seemnemugulates toimunud muutustest.

Kahtlemata ei ole kasvukoha mõjul mugulates toimunud muutused seemnekartuli saagikuse seisukohalt võrdse väärtusega. Tõenäoliselt on ühed muutused tähtsamad kui teised, ühed on saagikusega kausaalses, teised kaudses seoses, ühed on primaarsed, teised sekundaarsed, jne. Kõik see vajab selgitamist, sest kirjanduse allikais leidub vastavaid uurimusi väga piiratud ulatuses. Kasvukoha mõju bioloogilise toimemehhanismi selgitamiseks on samuti vajalik uurida, mis oli kartulis toimunud muutuste põhjuseks. Neid teoorias ja praktikas suurt tähtsust omavaid küsimusi püütakse selgitada alljärgnevas arutelus.

Uurimistulemuste arutelu

Alustagem arutelu kasvukohtades esinenud kasvutingimuste võrdleva analüüsiga seemnekartuli kasvatamise aastatel (1954—1956). Tabelis 5 toodud andmed näitavad, et vegetatsiooniperioodi keskmine õhutemperatuur oli turvasmullal 0,7—0,9 (keskmiselt 0,8) kraadi võrra kõrgem, mullatemperatuur aga 1,0—2,2 (keskmiselt 1,5) kraadi võrra madalam kui mineraalmullal. Mineraalmullal öökülmad kartulipealseid praktiliselt ei kahjustanud. Turvasmullal lõppes aga kartuli vegetatsiooniperiood igal aastal öökülmade tagajärjel. Peale selle esines turvasmullal ka suviseid öökülmi (eriti 1956. a.), mis noori kartulitaimi tugevasti kahjustasid. Sademeid langes vegetatsiooniperioodil katse läbiviimise kohtades turvasmullal 6,6—40,7 (keskmiselt 20,9) mm rohkem kui mineraalmullal. Suurem sademete hulk osutus 1955. a. kuiva suve puhul kartulile soodsaks. Nimetatud aastal, kui mineraalmullal langes augustis erakordselt vähe sademeid (9,1 mm), oli turvasmullal langenud sademete hulk üle 4 korra suurem (37,3 mm). 1954. ja 1956. aastal põhjustas aga suurem sademete hulk turvasmullal liigniiskust.

Tabelis 6 esitatud andmetest selgub, et 0—20 sm sügavuses kihis oli üldlämmastiku hulk turvasmullal ligi 2 korda suurem

Katsekohtade agrokliimatilisi näitajaid aastail 1954—1957
 M — mineraalmullal (Tartus), T — turvasmullal (Toomal)

Aasta	Kuu	Õhu t°C 2 m kõrgu- sel		Mulla t°C 10 sm süga- vusel		Tugevamate kui -2° öökülmade arv		Sademete hulk mm	
		M	T	M	T	M	T	M	T
1954	Mai	12,0	12,9	15,1	6,3	—	—	41,4	38,7
	Juuni	15,6	16,1	16,3	14,8	0	7	77,3	88,3
	Juuli	16,7	17,7	18,0	17,9	0	0	138,7	117,0
	August	15,5	16,0	16,0	15,8	0	0	155,7	130,5
	September	11,4	11,8	11,9	11,8	0	3	59,0	113,1
	Keskmine Kokku	14,2	14,9	15,5	13,3	—	—	—	—
		—	—	—	—	0	10	472,1	487,6
1955	Mai	7,5	8,0	7,2	6,9	—	—	65,8	83,3
	Juuni	12,8	14,0	13,1	12,4	0	18	35,6	23,1
	Juuli	17,6	18,8	18,1	17,0	0	1	65,9	39,1
	August	18,0	18,9	19,2	17,3	0	1	9,1	37,3
	September	13,8	14,1	14,3	13,3	0	1	56,0	56,2
	Keskmine Kokku	13,9	14,8	14,4	13,4	—	—	—	—
		—	—	—	—	0	21	232,4	239,0
1956	Mai	9,8	11,2	11,4	8,2	—	—	40,0	32,9
	Juuni	17,5	18,2	17,3	16,5	0	6	94,9	74,0
	Juuli	15,1	16,0	16,0	15,9	0	1	72,1	114,4
	August	13,0	13,5	13,5	11,5	0	8	85,4	111,9
	September	8,9	9,5	9,4	8,9	1	7	19,6	19,5
	Keskmine Kokku	12,9	13,7	13,5	12,2	—	—	—	—
		—	—	—	—	1	32	312,0	352,7
1957	Mai	—	—	—	—	—	—	—	—
	Juuni	13,5	14,4	14,5	12,7	0	—	44,5	54,2
	Juuli	17,4	18,4	18,4	16,4	0	1	58,7	90,0
	August	15,1	15,6	16,0	15,2	0	2	79,0	123,2
	September	9,8	8,6	10,7	11,1	1	2	72,9	101,7
	Keskmine Kokku	14,0	14,2	14,9	13,8	—	—	—	—
		—	—	—	—	1	5	255,1	369,1

Katsekohtade mulla toitereziiim aastail 1954—1957

Näitajad	Raadil	Toomal
Üldlämmastikusisaldus Kjeldahli j. %	0,2	2,9
Üldlämmastiku hulk 0—20 sm sügavuses kihis kg/ha	6342	11600
Liikuva P ₂ O ₅ sisaldus laktaatmeetodil mg/100 g mullas	16,2	5,0
Liikuva P ₂ O ₅ hulk 0—20 sm sügavuses kihis kg/ha	489	20
Liikuva K ₂ O sisaldus Kirsanovi j. mg/100 g mullas	19,4	6,4
Liikuva K ₂ O hulk 0—20 sm sügavuses kihis kg/ha	586	26
Kartulile antud väetised:		
sõnnik t/ha	30 ¹	—
N kg/ha	75	—
P ₂ O ₅ kg/ha	100	90 ²
K ₂ O kg/ha	175	180 ³

kui mineraalmullal. Liikuva P₂O₅ hulk oli aga turvasmullal rohkem kui 24 korda ja liikuva K₂O hulk ligi 23 korda väiksem kui mineraalmullal. Mineraalmullal kasutatud sõnnik ja lämmastikväetised aitasid teataval määral tasandada erinevusi muldade lämmastikurežiimis. Muldade fosfori- ja kaaliumirežiimis suurenesid aga erinevused veelgi väetussüsteemi tagajärjel (eriti 1954. a.).

Kasvukohtade erinev temperatuuri-, vee- ja toitereziiim olid kahtlemata väga tähtsateks taimede kasvu ja arenemist mõjustavateks teguriteks. Turvasmullal oli mineraalmullaga võrreldes lühike külmavaba periood, kõrgem õhu- ja madalam mulla temperatuur, rohkesti niiskust ja lämmastikku. Sellistes tingimustes jäid mugulad kahtlemata füsioloogiliselt nooremaks kui mineraalmullal. Erinevus mugulate füsioloogilises seisundis tingis muutusi nende biokeemilises koostises ja rakkude füüsikaliskemilistes omadustes. Kasvutingimuste mõjul toimunud muutused tervikuna määrasid mugulate füsioloogilise seisundi ja selle kaudu suurel määral ka nende reproduktsioonivõime.

Edasi on püütud eespool toodud andmeid seostada kasvutingimuste, mugulate füsioloogilise seisundi ja reproduktsioonivõime seisukohalt.

1954. aastal esines turvasmullal suhteliselt vähe tugevaid öökülmi. Muld oli kõrge põhjavee seisu ja rohkete sademete tõttu äärmiselt niiske. Liigniiskus ja nõrk väetamine põhjustasid ebasoodsat toitereziiimi. Ebasoodsad kasvutingimused kajastusid ka sordi «Virulane» saakides, mis jäid nimetatud aastal võrdlemisi madalaks (84,1—168,5 ts/ha). 1955. aastal andis selle seemne-

¹ 1956. a. sõnnikut ei antud

² 1954. a. anti P₂O₅ 60 kg/ha

³ 1954. a. anti K₂O 120 kg/ha

materjali reproduktsioon turvasmullal suhteliselt soodsamates kasvutingimustes tunduvalt kõrgema saagi (mugulasaak 221,6—269,3 ts/ha) kui eelmisel aastal. Mineraalmullal kõrge agrofooni tingimustes andis sama seemnematerjal pisut (ca 5%) madalama saagi kui kontroll (M), kuid oli siiski 13,3 ts/ha kõrgem võrreldes sama reproduktsiooni saagiga turvasmullal. Kasvukoha vaheldusega (TM) kaasnev efekt jäi, võrreldes uue kasvukoha kontrolliga (M), varjatuks kasvukohtade agrofooni liiga suure erinevuse tõttu. Võrreldes aga uues kasvukohas moodustunud saaki endises kasvukohas saadud sama seemnematerjali saagiga (T), ilmnes efekt selgesti.

Ka Raadi kergel liivsavimullal esines 1954. aastal rohkete sademete tagajärjel liigniiskust. Vegetatsiooniperioodil öökülmade puudumise ja tugeva väetamise tõttu ei avaldunud liigniiskuse negatiivne mõju kartulile nii ekstreemselt kui turvasmullal. Sordi «Virulane» puhul oli mugulasaak 213,7—231,1 ts/ha. Saadud seemnematerjal andis 1955. aastal mineraalmullal 212,0—247,0 ts/ha, turvasmullal 231,1—277,0 ts/ha ehk keskmiselt 14,2% kõrgema saagi, võrreldes alatiselt turvasmullal kasvatatud seemnekartuli saagiga. 1955. aastal, millal toimus teataval määral mineraal- ja turvasmulla agrofoonide ühtlustamine, ilmnes kasvukoha vahelduse efekt eriti selgesti.

1955. aastal oli väheste sademete tagajärjel veerežiim turvasmullal kartulile soodne, mineraalmullal ebasoodne. Fosfor-kaaliväetiste annuse suurendamine ühe kolmandiku võrra parandas lämmastikurikkas turvasmullas tunduvalt taimede toiterežiimi. Soodsa vee- ja toiterežiimi tagajärjel olid kartulipealsed lopsakad ja leherikkad. Lehed sisaldasid rohkesti üldlämmastikku ja klorofüllil ning olid suhteliselt kõrge hingamise intensiivsusega. Suhteliselt vara (30. augustil) saabunud tugev öökülm hävitas kartulipealsed, mistõttu mugulasaagid jäid keskpäraseks ja mugulad füsioloogiliselt nooreks. Saadud seemnematerjal andis 1956. aastal sordi «Virulane» puhul mineraalmullal 27,3 ts/ha ehk 9% enamsaaki, võrreldes kontrolliga (M).

1956. aastal olid agrokliimaatilised tingimused mineraalmullal kartulile soodsad. Turvasmullal esines aga kõikidel vegetatsioonikuudel öökülmi. Tänu erakordselt soodsatele kasvutingimustele juulis andis keskvalmiv sort «Virulane» turvasmullal siiski hea saagi (mugulasaak keskmiselt 324,6 ts/ha). Mineraalmullal oli sama sordi mugulasaak keskmiselt 314,0 ts/ha.

1957. aastal oli sama temperatuuri- ja veerežiim mineraalmullal kartulile enam-vähem soodne. Turvasmullal olid aga kõik vegetatsioonikuud märgatavalt suurema sademete hulgaga kui mineraalmullal. Tugev rahesadu (27 juulil) ja varajased öökülmad (9. ja 10. augustil) turvasmullal tegid kartulipealsetele suurt kahju. Lühikese ja ebasoodsa vegetatsiooniperioodi tagajärjel jäid mugulasaagid turvasmullal suhteliselt madalaks («Virula-

sel» 136,9—183,8 ts/ha). Kuid sama sordi saagid ei olnud ka mineeraalmullal eriti kõrged (180,8—202,7 ts/ha).

Eespool toodud arutelu näitab, et kartulisaakide ja kasvutingimuste seos ei olnud sagedasti otsene, s. o. soodsad kasvutingimused ei andnud alati proportsionaalselt suuremaid mugulasaake. Võrdlemisi tihedat seost võidi konstateerida kasvutingimuste ja seemnemugulate saagikuse (järgmise reproduktsiooni saagi) vahel. See näib olevat põhjustatud kasvutingimustest, mis avaldasid mõju kartuli kasvamisele, arenemisele, füsioloogilistele ja biokeemilistele protsessidele ning tekitasid sügavaid muutusi nii pealsetes kui ka mugulates.

Enamasti (variandid MT, MTM) suurenes kasvukoha vahelduse tagajärjel lehtede osatähtsus, s. o. pealsed olid leherikkamad, võrreldes kontrolliga. Samuti tõusis lehtede klorofüllisisaldus. Järelikult taimede assimileerimise intensiivsus tõusis. Mugulate kuivaine- ja tärklisesisaldus langes, üldläämmastikuisaldus, seotud vee hulk, protoplasma läbilaskvus ja rakumahla pH arvuline väärtus aga suurenesid.

Kui võrrelda seemnematerjali vahetamise tagajärjel mugulates toimunud rakusiseseid muutusi nende muutustega, mis toimuvad rakkudes vananemise tagajärjel, siis näeme, et nad omavad tihti vastupidist suunda. Kaasaegsete vaadete kohaselt seisneb vananemise füüsikalise-keemiline olemus protoplasma tihenemises. Selle tagajärjel rakud tervikuna ning nende kolloidsed osakesed kaotavad ikka enam ja enam vett kinnihoidvat võimet, see tähendab, et nad dehüdrateeruvad. Dehüdratatsioonile kaasneb dispersusastme langemine ja osaliselt ka elektrilaengute kadumine. Protoplasma kolloidid lähevad soolidest üle sellisesse olekusse, mis ikka enam läheneb geelidele. Kolloidid on rikkad energia poolest, kergesti liiguvad ning võimelised mitmesugusteks reaktsioonideks. Reaktsioonides muutuvad nad aineteks, mis on energiavaru poolest vaesemad, suhteliselt stabiilsemad ja väiksema reageerimisvõimega (A. V. N a g o r n õ i, 1948). Vananemisprotsessis väheneb seotud vee ja üldläämmastikuisaldus rakkudes. Seega väheneb protoplasma hüdrofiilsus, mistõttu väheneb ka vastupanuvõime ebasoodsate kasvutingimuste suhtes, sest protoplasma elutegevus oleneb suurel määral tema veesisaldusest. Vananemisel protoplasma viskoossus suureneb, rakkude permeaablus ja imemisjõud vähenevad, samuti täheldatakse hingamise intensiivsuse langust ning fermentatiivsete reaktsioonide aeglustumist. Rakumahla kontsentratsioon on suhteliselt vanades rakkudes madalam, millega kaasneb rakkude imemisjõu vähenemine.

Füsioloogiliselt nooremaid organisme, vastupidi füsioloogiliselt vanematele organismidele, iseloomustab suhteliselt suurem seotud vee hulk, suurem vee- ja lämmastikuisaldus, suurem rakumahla kontsentratsioon ja viskoossus ning madalam tärklisesisaldus. Suurem üldläämmastiku ja seotud vee hulk tõstab protoplasma hüdrofiilsust ja vastupidavust ebasoodsatele kasvutingimustele.

Rakumahla kontsentratsiooniga võib kaasneda rakkude imemisjõu kui vee defitsiidi näitaja suurenemine. Noortes rakkudes esineb tavaliselt suur hingamise intensiivsus ja aktiivne fermentide tegevus.

Ülaltoodust järeldub, et füsioloogiliselt noortes organismides on eluprotsesse mõjutavad tegurid tunduvalt aktiivsemad, võrreldes täiskasvanud ja füsioloogiliselt vanade organismidega. Järelikult peavad ka suhteliselt noored mugulad olema seemnematerjali seisukohalt soodsa füsioloogilise seisundiga. Mugulate vananemise protsessi võib pidurdada nende kasvu- ja arenemistingimuste suunamisega, seemnematerjali kasvatamisega turvasmullal ja kartulikasvatases oskusliku mullavahelduse abil. Reproduktsioonivõime seisukohalt lähtudes on seemnemugulate füsioloogilisel vanusel tõenäoliselt olemas teatav optimum, millest veelgi nooremad mugulad ei ole enam seemnematerjalina bioloogiliselt täisväärtuslikud. Seda on vaja arvestada kartuli kasvatamisel turvasmulladadel juhul, kui külmavaba periood taimedele vegeteerimiseks osutub liiga lühikeseks.

Uurimistulemused näitasid, et kartuli eluvõime tõstmine on peale seemnemugulate füsioloogilise seisundi ka suurel määral eelnevatest kultiveerimise tingimustest. Üldiselt andis üks aasta turvasmullal kasvatatud seemnekartul (MTM) mineraalmullal paremaid tulemusi kui alatiselt turvasmullal kasvatatud kartul mineraalmullale viiduna (TM). Turvasmullal osutus aga mineraalmullalt pärinev seemnekartul (MT) kindlalt saagirikkamaks, võrreldes kontrolliga (T). Sellist nähtust põhjustas (vähemalt osaliselt) kasvutingimuste erinevus. Pikemat aega turvasmullal suhteliselt ebasoodsates (nõrga väetamise ja ekstensiivse kuivenduse) tingimustes kartuli füsioloogiline toonus langes. Mineraalmullale viiduna ei suutnud nendest mugulatest arenenud taimed uutes tingimustes kohe kohaneda. Alatiselt mineraalmullal kasvatatud kartuli füsioloogiline toonus oli kõrgem, mistõttu ta (MT) suutis turvasmullal kohaneda ja anda kõrgemat saaki, võrreldes kontrolliga. Üheaastane turvasmullal kasvatamine (MTM) osutus küllaldaseks, et suurendada füsioloogiliste protsesside intensiivsust.

Katsetulemused näitavad, et kasvukoha vahelduse tagajärjel jääb efekt varjatuks, kui kasvutingimustes esineb liiga suuri erinevusi, kui agrofoonide erinevuse negatiivne mõju on suurem, võrreldes uue kasvukoha positiivse mõjuga (näiteks variant TM 1955. a. — tab. 1). Kui jälgida tabelites 1 — 4 esitatud andmeid, paistab silma, et kasvukoha vahelduse tagajärjel kartuli biokeemiline koostis ja füsioloogiliste protsesside intensiivsus tõuseb juba vaheldusfoonil kasvatamise esimesel aastal (variandid TM ja MT). Sagedasti jääb aga mugulasaak, mis on majandusliku huvi objektiks, kontrollist (M) madalamaks, kuid annab siiski tunduvalt suurema saagi kui sama seemnepartii (T) endises kasvukohas.

Kõikide esitatud andmete põhjal võib julgesti väita, et kartuli oskusliku kasvatamisega erinevatel muldadel võib märgatavalt mõjustada mugulate seemneomadusi. Nimetatud võtte kasutamisel on võimalik minimaalsete kuludega saada tähelepanuväärseid enamsaake. Meie vabariigi tingimustes on see täiesti võimalik, sest igas majandis (kolhoosis ja sovhoosis) esineb mineraalmuldade kõrval ka küllaldaselt turvasmuldi.

Järeldused

1. Eesti NSV-s levinud madalsoomuldi võib laialdaselt kasutada kartulikasvatases seemnekartuli kvaliteedi parandamiseks. Kartuli kasvupindade laiendamise teel turvasmuldadel tekivad avarad võimalused seemnekartuli vahelduvaks kasvatamiseks mineraal- ja turvasmuldadel. Seda kartuli produktiivsuse suurendamise reservi ei ole meie vabariigis kuni käesoleva ajani ära kasutatud.

2. Seemnematerjali vahelduval kasvatamisel mineraal- ja turvasmuldadel oleneb majandusliku efekti suurus — saak ja rida teisi mugulate hinnatavaid omadusi — paljudest tingimustest, milledest autori katseandmete põhjal omavad suurt tähtsust sordi iseärasuste kõrval toitumistingimused, vee- ja temperatuuri-reežiim.

3. Kasutades mineraalmuldadel seemnematerjalina turvasmullalt päritolevaid mugulaid, saame juba esimese reproduktsiooni puhul mugulate enamsaagi, kui nende muldade agrofoonide tasemed ei ole liiga erinevad. Vastasel korral ilmneb positiivne efekt saagis alles teise reproduktsiooni puhul. Turvasmullalt pärineva seemnematerjali kasvatamisel mineraalmullal esineb pealsete pikuse suurenemine ning tendents varte arvu vähenemiseks, suureneb klorofüllisisaldus lehtedes, suureneb tärklise- ja üldlämmastikusisaldus mugulates, samuti ka tärklise- ja üldlämmastiku- saak pinnaühikult. Mugulate rakkudes suureneb rakumahla viskoossus, kontsentratsioon, pH arvuline väärtus ja seotud vee hulk.

4. Kasutades turvasmullal mineraalmullalt päritolevaid seemnemugulaid saadakse märksa paremaid resultate nii mugulasaagi kui ka selle kvaliteedi näitajate osas, võrreldes pikemat aega turvasmullal kasvatatud kartuli samade näitajatega. Mineraalmullalt pärinevad mugulad annavad turvasmullal suurema tärklise- ja üldlämmastikusaagi pinnaühikult, samuti suureneb real juhtudel ka üldlämmastikusisaldus ja rakumahla kontsentratsioon. Mugulates suureneb rakumahla pH ja seotud vee hulk, võrreldes pidevalt turvasmullal kasvatatud mugulate samade näitajatega.

5. Selleks, et parandada pikemat aega mineraalmullal kasvatatud kartuli seemneomadusi, osutub küllaldaseks, kui kasvatada seda ühe aasta kestel turvasmullal. Üheaastane turvasmullal kas-

vatamine avaldab positiivset mõju lehtede klorofüll- ja üldlämmastikuisaldusele ning hingamise intensiivsusele. Suureneb tärklise- ja üldlämmastikusaak pinnauhikult, samuti suureneb mugulates üldlämmastikuisaldus, rakumahla viskoossus, pH, imemisjõud, seotud vee hulk ja rakkude protoplasma läbilaskvus elektrolüütidele.

6. Kartuli saagikuse tõstmise eesmärgil on soovitatav seemnematerjali vahetada nii mineraal- kui ka turvasmullal iga 2—3 aasta tagant.

7. Sööda seisukohalt väärrib tähelepanu asjaolu, et seemnematerjali vahelduv kasvatamine mineraal- ja turvasmullal tõstab mugulate üldlämmastikuisaldust ja üldlämmastikusaaki pinnauhikult, s. t. suureneb mugulate toiteväärtus söödana.

8. Turvasmullalt pärinevad mugulad erinevad mineraalmullalt saadud mugulatest terve rea füsioloogiliste ja biokeemiliste näitajate ning rakkude füüsikalise-keemiliste omaduste poolest. Turvasmullalt saadud mugulad on füsioloogiliselt nooremad. Turvasmullalt saadud mugulate rakkude imemisjõud on kõrgem, võrreldes mineraalmullalt saadud mugulate rakkude imemisjõuga. Turvasmullalt saadud mugulate rakumahl on neutraalsema reaktsiooniga kui mineraalmullalt kasvatatud mugulate rakumahl.

9. Autori arvates võib üldtuntud asjaolu, et turvasmullal kasvatatud mugulad on suurema vee- ja üldlämmastikuisaldusega ja mõnevõrra madalama tärklisesisaldusega kui mineraalmullal kasvatatud mugulad, seletada nende suhteliselt noore füsioloogilise seisundiga.

10. Turvasmullal kasvatatud mugulatel on tärklise kliisterdumistemperatuur mõnevõrra madalam kui mineraalmullalt saadud mugulatel, mis hästi seletub nende muldade temperatuurirežiimi erineva toimega.

11. Öigesti teostatud seemnematerjali vahelduv kasvatamine turvas- ja mineraalmullal toob endaga kaasa, nagu eespool öeldud, rea olulisi muutusi taimede keemilises koostises ja omadustes. Mullavahelduse tagajärjel taimed ning nende muguljärglased on nooremas olekus, sest lehtedes suureneb klorofüll- ja üldlämmastikuisaldus ning hingamise intensiivsus. Mugulates suureneb rakumahla viskoossus, kontentratsioon, pH, veesisaldus ja protoplasma läbitavus elektrolüütidele. Seega võib seemnematerjali vahetamisele vaadata kui omapärasele võttele, mis soodustab mõningal määral mugulate nooremist ning ühtlasi sellega võimaldab parandada mugulate seemneomadusi.

12. Kartuli seemnematerjali vahetamine meie vabariigi tingimustes on kergesti teostatav, sest peaaegu igas majandis leidub mineraalmuldade kõrval ka põllumajanduslikuks otstarbeks kõlblikke turvasmuldi.

Käsitletud meetodi kasutamine kartulikasvatuses võimaldab saada minimaalsete kulutustega igal aastal kümneid tuhandeid tonne enamsaake.

KIRJANDUS

- Aamisepp, J., 1930. Soo- ja mineraalmullal kasvanud kartuli saagi ja selle väärtuse võrdlev hinne. Jõgeva Sordikasvanduse kirjastus.
- Baden, V., 1955. Wie denken wir heute über Moor und Anmoor als Kartoffelböden? Der Kartoffelbau, 9.
- Hilpolsteiner, L., 1955. Sonderstellung der Moorböden im Kartoffelbau. Der Kartoffelbau, 5.
- Lössenko, T. D., 1949. Agrobioloogia. Tartu.
- Rinne, L., 1932. Kartuli soo- ja mineraalmaa seemnevahelduskatsed Tooma Sookatsejaamas 1923—1930. Sookultuur, 11.
- Viileberg, K., 1958. Kasvutingimuste mõjust kartuli seemne kvaliteedile Eesti NSV-s. (Dissertatsioon.) Tartu.
- Бацанов Н. С., 1953. Агробиологические основы получения высококачественного посадочного материала картофеля. ТСХА. Рефераты докладов научной конференции. Выпуск XVII. Москва.
- Букасов С. М., 1952. Выращивание семенного картофеля. Ленинград.
- Володько А. В., 1954. Методы повышения семенных качеств картофеля в Ленинградской области (в связи с условиями его выращивания). (Автореферат.) Ленинград.
- Дарвин Ч., 1951. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. Соч., т. 4. Москва.
- Ермаков А. И. и др., 1952. Методы биохимического исследования растений. Москва-Ленинград.
- Лупинович И. С. и Голуб Г. Ф., 1952. Торфяно-болотные почвы БССР и их плодородие. Минск.
- Максимов Н. А., 1958. Краткий курс физиологии растений. Москва.
- Нагорный А. В., 1948. Старение и продление жизни. Советская Наука.
- Окунцов М. М., Левцова О. П., 1952. Влияние меди на водный режим и засухоустойчивость растений. ДАН СССР, т. 82, № 4.
- Сабинин Д. А., 1940. Минеральное питание растений. Изд-во АН СССР

О ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И БИОХИМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЯХ У КАРТОФЕЛЯ, ОБУСЛОВЛЕННЫХ ПЕРЕМЕНОЙ МЕСТА ЕГО ВЫРАЩИВАНИЯ, И ИХ ВЛИЯНИИ НА СЕМЕННЫЕ КАЧЕСТВА КЛУБНЕЙ

Л. Вийлеберг

Резюме

Кафедрой физиологии растений Тартуского государственного университета совместно с кафедрой растениеводства и селекции Эстонской сельскохозяйственной академии в период 1952—1958 гг. проводились комплексные исследования с целью выяснить влияние перемены места выращивания на семенные качества клубней и некоторые физиологические и биохимические процессы в картофельном растении. Задачей автора настоящей статьи являлось изучение происходящих при этом физиологических и биохимических изменений в растениях с тем, чтобы можно было полезные изменения усилить и закрепить, а вредные изменения ослабить или устранить.

Соответствующие полевые опыты проводились с районированным в Эстонской ССР позднеспелым сортом «Ййгева коллане» и подходящим для выращивания на торфяных почвах среднеспелым сортом «Вирулане».

Обмен посадочного материала производился между минеральной (легкосуглинистой) и мощной торфяной почвами.

На основании проведенных исследований (1955—1957 гг.) автор приходит к следующим выводам:

1. Распространенные в Эстонской ССР торфяные почвы, особенно низинного типа, можно более широко использовать для выращивания картофеля в целях улучшения семенных качеств клубней. По мере расширения посевных площадей под картофель на торфяных почвах создаются широкие возможности для обмена посадочного материала между торфяными и минеральными почвами, что, в свою очередь, является почти неиспользованным до сих пор в нашей республике дополнительным резервом увеличения производства картофеля.

2. Величина и знак хозяйственного эффекта от обмена посадочного материала между торфяными и минеральными почвами

на урожай и ряд других хозяйственно ценных качеств клубней зависит от многих условий, из которых, согласно данным наших опытов, наряду с сортовыми особенностями большее значение принадлежит условиям питания, водного и термического режима, которые создаются на этих почвах для растений.

3. При использовании на минеральной почве в качестве посадочного материала клубней с торфяной почвы репродукции уже в первый год выращивания наблюдаются прибавки в урожае клубней, если только по уровням агрофонов эти почвы не слишком различаются. В противном случае положительный эффект проявляется лишь на втором году выращивания. При выращивании картофеля происхождения с торфяной почвы на минеральной почве наблюдается увеличение роста ботвы в длину с некоторым уменьшением количества стеблей в кусте, повышение содержания хлорофилла в листьях, процентного содержания крахмала и общего азота в клубнях, валового сбора крахмала и азота с единицы посадочной площади, вязкости, рН и концентрации клеточного сока и связанной воды в клетках клубней.

4. При использовании для посадки на торфяной почве клубней с минеральной почвы достигаются заметно лучшие результаты по урожайности клубней и некоторым другим хозяйственным показателям, чем от выращивания картофеля в одних и тех же почвенных условиях. Клубни с минеральной почвы при выращивании на торфяной почве обеспечивают больший валовой сбор крахмала, а в ряде случаев также и азота с единицы посадочной площади, повышение процентного содержания общего азота, рН клеточного сока, количества связанной воды, а также отчасти концентрации клеточного сока в клетках клубней по сравнению с бессменным выращиванием их на торфяной почве.

5. Для улучшения семенных качеств клубней картофеля, продолжительное время культивируемого в условиях минеральной почвы, оказывается достаточным уже их одногодичное выращивание на торфяной почве. Одногодичное выращивание клубней на торфяной почве положительно сказывается на содержании хлорофилла и азота в листьях, интенсивности дыхания их, валовом сборе крахмала и азота с единицы посадочной площади, на процентном содержании азота, обуславливает повышение вязкости, концентрации, рН клеточного сока, сосущей силы, содержания связанной воды и проницаемости протоплазмы клеток клубней по отношению к электролитам.

6. В целях повышения урожайности картофеля целесообразно производить обновление семенного материала как на торфяных, так и на минеральных почвах через каждые 2—3 года.

7. С точки зрения кормовых качеств картофеля заслуживает внимания то обстоятельство, что вследствие обмена посадочного материала между минеральными и торфяными почвами достигается повышение содержания азота и валового сбора его с единицы посадочной площади.

8. Клубни происхождения с торфяной почвы отличаются по целому ряду физиолого-биохимических показателей и физико-химических свойств клеток от клубней с минеральной почвы репродукции. Торфяная почва способствует вегетативному росту ботвы. Различия в осмотических показателях клеток клубней показывают, что клубни с торфяной почвы являются физиологически более молодыми. В клетках первых клубней величина сосущей силы выше, чем в клетках вторых клубней. Проницаемость протоплазмы клеток для электролитов изменяется в обратном направлении. Клеточный сок клубней с торфяной почвы имеет более нейтральную реакцию по сравнению с клеточным соком клубней с минеральной почвы.

9. Физиологической молодостью клубней с торфяной почвы могут быть объяснены, по нашему мнению, и такие хорошо известные их особенности, как более высокое содержание в них воды и азотистых веществ и несколько пониженное содержание крахмала.

10. Температура клейстеризации крахмала у клубней с торфяной почвы несколько ниже, чем у клубней с минеральной почвы, что обусловлено различиями в температурном режиме этих почв.

11. Правильно проведенный обмен посадочного материала между минеральными и торфяными почвами обуславливает ряд существенных изменений в химическом составе и свойствах растений. В результате чередования почвенных условий растения и их клубни как бы поддерживаются в более молодом состоянии, так как наблюдается увеличение содержания хлорофилла и азота в листьях, усиление интенсивности дыхания их, увеличение вязкости, концентрации и рН клеточного сока, содержания связанной воды и проницаемости протоплазмы по отношению к электролитам. В связи с этим обмен посадочного материала можно рассматривать как прием, способствующий некоторому омоложению клубней и тем самым обуславливающий улучшение их семенных качеств.

12. Проведение обмена посадочного материала в условиях нашей республики легко осуществимо, поскольку на территории почти каждого хозяйства (совхоза и колхоза) наряду с минеральными почвами имеются пригодные для сельскохозяйственного использования торфяные почвы. Использование же данного приема при выращивании картофеля дает ежегодно дополнительно десятки тысяч тонн клубней картофеля при минимальных затратах труда и средств.

ÜBER DIE INFOLGE VON STANDORTWECHSEL IN DER KARTOFFEL AUFTRETENDEN PHYSIOLOGISCHEN UND BIOCHEMISCHEN VERÄNDERUNGEN UND IHREN EINFLUSS AUF DIE QUALITÄT DES PFLANZGUTES

L. Viileberg

Zusammenfassung

Wie die Ergebnisse der Untersuchungen zeigen, hängt bei dem abwechselnd auf Mineral- und Moorböden durchgeführten Anbau von Pflanzkartoffeln der wirtschaftliche Erfolg von vielen Umständen ab, von denen außer den sortenbedingten Eigenschaften den Nahrungs-, Wasser- und Temperaturverhältnissen die größte Bedeutung zukommt. Im Interesse einer Qualitätssteigerung des Pflanzgutes dürfen die Unterschiede zwischen den genannten Faktoren an den verschiedenen Standorten nicht allzu groß sein.

Ein richtig durchgeführter Wechsel des Standortes führt zu einer Reihe von wichtigen Veränderungen sowohl in der chemischen Zusammensetzung als auch in den physiologischen Eigenschaften der Kartoffel: in den Blättern vergrößern sich Chlorophyll- und Stickstoffgehalt, die Atmung wird intensiver, im Zellsaft der Knollen steigen Viskosität, Konzentration, pH-Wert, der Gehalt an gebundenem Wasser sowie die Durchlässigkeit des Protoplasmas für Elektrolyte. Also handelt es sich beim Standortwechsel des Pflanzgutes um ein Verfahren, das gewissermaßen eine Verjüngung der Knollen bewirkt. Aus physiologisch jüngeren Knollen entwickeln sich aber lebenskräftigere Pflanzen, in denen sich die Lebensvorgänge intensiver abspielen, die eine größere Assimilationsfähigkeit besitzen und Knollen mit höherer Reproduktionsfähigkeit liefern.

Somit besitzen wir im zweckmäßigen Wechsel des Standortes eine wichtige Maßnahme zur Steigerung der Qualität wie der Ertragsleistung der Kartoffel.

VIINAPUU VÕRSETE VALMIMISPROTSESSIST EESTI NSV TINGIMUSTES

Bioloogiakand. H. Miidla

Viinapuu on meie vabariigis vana kultuur, kuid tema levikut on pidurdanud kõige enam asjaolu, et tema võrsed ei valmi meie oludes hästi. Teatavasti kannab viinapuu vilja üheaastastel võrsetel ja kui viimaste valmimisaste jääb sügisel enne esimeste külmade tulekut madalaks, siis on teada, et kogu võrse ja temal asuvad pungad talvituvad halvasti — mädanevad ja kopitavad talvel kattematerjali all ning järgmise aasta saak hävib.

Kõige sagedamini hävitavad võrseid, mis pole jõudnud lõpetada oma kasvu, juba sügisesed varajased esimesed külmad, sest viinapuude viimane fenofaas (võrsete valmimine, karastumine, lehtede langemine) avamaa tingimustes ei lõpe normaalselt, mistõttu kasvuhoos viibiv võrse hävib. Seega on meil kasvatatavate viinapuude puhul õigem rääkida talvekindlusest, mille eelduseks on võrse valmimine.

Arvestades neid asjaolusid, on TRÜ taimefüsioloogia kateder püstitanud selle küsimuse lahendamiseks järgmised ülesanded:

1. Selgitada võrsete valmimisprotsessi olemust ja kulgu Eesti NSV-s kasvatatavate viinapuude üheaastastel võrsetel.
2. Selgitada menetlus võrse valmimisastme objektiivseks määramiseks.
3. Välja töötada võtmed võrse valmimisprotsessi kiirendamiseks.

Võrse valmimisprotsessi olemusest

Tavaliselt toimub viinapuu võrsete valmimine lõunarajoonides koos marjade valmimisega. Põhja oludes ja ka meie vabariigi tingimustes ei lange aga need kaks asjaolu kokku. *V. amurensis*'e ja *V. riparia* liigi sortidel algab võrsete valmimine varem kui marjade oma. *V. vinifera* liigi sortidel aga kipub võrsete valmimine jääma hiljemaks kui marjade valmimine, või paremal juhul algab üheaegselt.

Võrse valmimise mõiste ei ole kahjuks veel täiesti piiritletud. Kirjanduses ja ka praktikas kohtame järgmisi termineid: võrse puitumine, võrse valmimine ja võrse korgistumine. Kõige sagedamini on kasutusel termin puitumine. Käesolevate ridade autor peab vajalikuks eraldada viinapuu võrsel neid mõisteid üksteisest. Nii toimub ksüleemis puitumine rakukestade paksenemisega ja neisse ligniini kogunemise teel. Suurtes joontes on puitumisprotsessi näitajaks ka säsi ja ksüleemi vahekord. Mida enam on see puiduosa kasuks, seda paremini on võrse puitunud.

Võrse korgistumise all tuleb mõista felloiddermist ja korgiraku kihtidest koosneva peridermi tekkimist fellogeeni rakkude paljunemise tagajärjel. Kui periderm moodustab suletud ringi, on võrse korgistunud ning korgistumine on seda täielikum, mida enam ta sisaldab korgirakukihte.

Võrse valmimise mõiste hõlmab aga kahte eespool käsitletud nähtust — puitumist ja korgistumist. Seega oleks õigem kasutada aianduse praktikas viinapuu ja ka teiste puittaimede kohta väljendit võrse valmimine, mitte aga puitumine, sest puitunud võrse ei tarvitse alati olla valminud kuid hästi valminud võrse on alati puitunud. Viimane on ainukehtiv aga roheliste pistikute puhul.

Valminud võrsed peavad külmale ja halbadele talvitumistingimustele paremini vastu ja juurduvad kergemini, nagu näitavad A. T. Mišurenko (1947) ja J. I. Potapenko (1949) katsed.

Praktikud määravad tänapäevani võrsete valmimist võrse välise värvuse, murdumistugevuse ja krigisemise järgi. Suurem murdumistugevus oleneb sklerenhüümkiudude väljakujunemisest puidus ja niines ning krigiseva tooni põhjustab koor. Need tundemärgid võivad aga puududa, kui võrse on liiga kuiv või märg, ja nad on erinevad eri liikidel ja sortidel ning olenevad ilmastiku teguritest.

On püütud välja töötada võrse valmimise määramise meetodeid, mis teeniksid praktikat ja oleksid teaduslikult põhjendatud. Esimesed sellealased katsed on tehtud viinapuudega Saksa- ja Prantsusmaal.

F. Schmitt-Henner (1907) peab võrse valmimise kriteeriumiks korgirakke, mis kaitsevad taimi välismõjude eest.

H. Zuderell (1922) märgib, et peridermi kujunemine on võrse valmimise tunnuseks.

F. Linbauer (1913) konstateerib, et puitunud võrsete raku seinad on paksemad kui puitumatuil ja väidab, et hästi valminud võrsel säsi ja puidu suhe peab olema vähem kui pool. I. Hackbarth (1935) ei saanud täpselt vahet teha rakuseinte paksuses puitunud ja puitumata võrsetel.

V. L. Komarov (1946) toob esile võrsete valmimisprotsessis korkkoe tekkimist ja just välise rakukihtide suuremist rikkaliku suberiini eritumisega ja plasma kadumisega. Seda seletab autor

välistingimuste ärritava mõjuga, eriti just järskude temperatuuride muutustega, mis mõjutavad väliseid rakukihte suve lõpul ja sügisel. Hiljem rakkude elutegevus väheneb ja nad surevad. Korkkude on halb soojusjuht ja ta on kaitseks kõikidele kudedele järskude temperatuurimuutuste vastu.

P. V. Ivanov (1946) teeb oma katsetest järelduse, et kork, mis moodustub võrse valmimisel talveks, on kaitseks transpiratsiooni, mitte aga külma vastu.

P. A. Baranov (1946) väidab, et talve vastu «valmistumine» väljendub viinapuul korkkudede moodustumises. Esmalt väljendub korkkudede moodustumine võrse kõige alumiste sõlmevahede pruunistumises. Üheaegselt võrse värvi muutustega kulgeb ka tema puitumine. Korgi tekkimine mõjub kogu taimele. Perifeersed peritsüklid rakud on eraldatud veevarustusest ja hakkavad surema. Surevad rakud sisaldavad palju parkaineid, mistõttu võrse pealispind pruunistub. Peridermi rakukihtide arv on külma- ja talvekindluse tunnus. Mida suurem rakkude arv, seda vastupidavam on liik või sort.

Peale anatoomilis-struktuurse ehituse on teadlased püüdnud võrsete valmimist määrata veel teiste tunnuste järgi.

Nii märgivad D. F. Protsenko ja L. K. Polištšuk (1948), et võrsete valmimine viljapuudel on seotud terve reabiokeemiliste ja anatoomilis-füsioloogiliste protsessidega. Teatavasti koguneb võrsetesse nende valmimisel tärklis, mis muutub talve tulekuga suhkruks.

A. S. Meržanian (1951) märgib, et mida enam on tärklis, seda enam on võrse ette valmistatud talveks. Sellest oleneb ka fellogeeni tegevuse intensiivsus ja võrse vastupidavus külmale, kuid ta hoiatab järelduse tegemisest, nagu oleks side tärklise hulga ja võrse valmimisastme vahel absoluutselt kindel, sest tärklis hüdrolyüsib ja valgub alla juurtesse.

A. P. Wilhelm ja H. Zillig (1938) märgivad, et kõige objektiivsemaks viinapuu võrse valmimise tunnuseks on täieliku rõngana väljaarenenud suletud periderm ja tärklise maksimaalne sisaldus kõikides kudedes.

A. M. Negrul (1956) nimetab viinapuu võrsete valmimisel nende kasvuprotsesside aeglustumist ja vee hulga vähenemist pärast seda, kui kambium lõpetab oma tegevuse. Suurt mõju autori arvates võrsete valmimise algusele avaldab sügisene päeva lühenemine ja suur päeva ja öö temperatuuride kõikumine. Ka toonitab autor tagavaraainete (tärklis) talletamise tähtsust.

I. I. Tumanov (1945) mõistab sügisese võrse valmimise all tagavaraainete kogunemist rakkudesse, mis toimub fotosünteesi resultaadinna suve lõpul ja sügisel peale puitaimede minekut puhkeperioodi. Talvel etendavad need tagavaraained kaitseainete osa külmade vastu. Edasi konstateerib autor, et kui taim

kasvamisolukorras ei ole võimeline karastuma, s. t. ette valmistuma talveks, siis arvatavasti sügisel peavad temast toimuma füsioloogilised muutused, mis loovad võimaluse taluda suuri pakaseid. See asjaolu soodustab viljapuudel sügis-talvist karastumist ja seda nimetabki autor sügiseseks võrsete valmimiseks.

W. H. Chandler (1935, lk. 393—394, tsiteeritud Tumanovi järgi — 1945, lk. 549) kirjutab võrsete valmimise kohta järgmist: «Arvatavasti produtseeritakse lehtedes aasta lõpul teatud ainet, mis, liikudes allapoole, teeb puidu vastupidavaks madalatele temperatuuridele. Võib oletada, et nendeks aineteks on süsivesikud.»

U. Ruge (1935) ja I. I. Tumanov (1945) püüavad võrsete valmimise pidurdumist seletada füsioloogiliselt aktiivsete ainetega — auksiinidega, mis tekivad kasvupunktides ja mis kulgevad ülalt alla, soodustades võrsete kasvu. Seega ladva dekapiteerimise järel aktiivsed ained puuduvad, taime kasv pidurdub ning rakud hakkavad valmima juhul, kui selleks on soodsad välistingimused.

Peab mainima, et kasvuainete tähtsust võrsete valmimisele on vähe uuritud; see asjaolu lubab meil läheneda võrsete valmimisprotsessile uuest füsioloogilisest küljest.

Seos võrse valmimise ja puhkeperioodi vahel

Käesoleval ajal ei ole veel täit selgust, kuidas vaadata võrse valmimisele, kas kui ettevalmistavale etapile üleminekuks puhkeperioodi või kui nähtusele, mis iseloomustab puhkeperioodi astunud taime.

Tavaliselt läheb normaalselt arenenud taim vegetatsiooniperioodi lõpul puhkeperioodi ning selleks ajaks on ka võrse valminud. Kuid see vastavus ei ole absoluutne, sest on teada, et puhkeperiood võib alata, kui võrsed, viljad ja seemned ei ole veel valminud.

N. A. Maksimov (1948) vaatab taimede puhkeperioodile kui kinnistatud pärikkuse nähtusele antud maakohas, mis on kohandatud selleks, et taluda halbu välistingimusi.

K. A. Peretoltšin (1904) arvab, et igale etapile puhkeperioodis vastab kindel aste tagavaraainete muutumises. Näiteks tärgklise maksimum vastab kõige sügavamale puhkeolekule, üleminek tärgklisest rasvaks aga on juba kasvu näitajaks. Sama kinnitavad ka D. F. Protsenko ja L. K. Polištšuk (1948).

J. I. Potapenko ja V. L. Kostina (1950) leidsid, et viinapuu läheb puhkeperioodi kõige kiiremini temperatuuril 0 kuni 3° C; mida kõrgem on temperatuur, seda pikem on puhkeperiood.

J. I. Potapenko (1949) märgib, et võrse valmimisprotsess ei ole alati puhkeperioodi mineku näitaja.

N. A. Maksimov (1938) ja A. M. Negrul (1951) näitavad, et võrse osad ei lähe puhkeperioodi üheaegselt. Eriti põhja oludes läheb viinapuu puhkeolekusse rohelisena.

I. I. Tumanov (1945), D. F. Protsenko (1940), D. F. Protsenko ja L. K. Polištšuk (1948) märgivad, et võrsete valmimine algab peale võrse minekut puhkeperioodi, sest kasvavas olekus ei saa koed valmida ega läbida karastusfaasi.

Võrse valmimise olenevus välistingimustest

Võrsete valmimine ja puhkeperioodi kulg oleneb kohalikest looduslikest tingimustest, milledes moodustus taimorganism, ja vastava aasta meteoroloogilistest oludest.

Korgi moodustumise põhjused võrse valmimisel ei ole veel täielikult selgitatud. Igal juhul ei ole siin tegemist külma mõjuga, sest võrсед korgistuvad ja heidavad lehed sügisel ka soojades tingimustes.

B. S. Moškov (1935) märgib, et päeva ja öö vahekordade muutus kiirendab võrsete valmimist.

J. I. Potapenko ja E. I. Zahharova (1937) konstateerivad, et päeva lühenemine ja kõrge temperatuur kiirendavad võrsete valmimist. Temperatuur ei mõju nii palju võrse valmimise algusele kui just selle protsessi intensiivsusele.

V. L. Kostina (1950) ja M. L. Vartanjan (1952) märgivad niiskuse halvavat mõju võrse valmimisele.

Võrse pintseerimise ja lehepinna vähendamise mõju võrse valmimisele

S. A. Melnik (1926) märgib võrse näpistamise positiivset mõju. N. P. Naumenko (1935) näitab aga, et võrsete pintseerimine Ukraina oludes toob kasu asemel isegi kahju. A. T. Mišurenko (1947) jällegi väidab, et võrsete ja ennakvõrsete näpistamine kiirendab marjade ja võrsete valmimist.

A. S. Meržanian (1951) konstateerib, et peab valima õige aja võrsete pintseerimiseks ja soovitab seda teha kasvu vaibumise perioodil.

A. M. Negrul (1952) ja S. A. Lazaris (1952) soovivad seda agrotehnilist võtet eriti põhja oludes, sest võrsete ja ennakvõrsete latvade eemaldamisega peatame nende kasvu ja soodustame seega plastiliste ainete voolamist mujale.

Materjal ja katsetoodika

Et tuua selgust eespool tsiteeritud ja tihti üksteisele risti vasturääkivatele seisukohtadele, korraldasime katsed viinapuu võrse valmimise uurimiseks kahe viinapuuliigiga. Selleks valisime

V. amurensis'e kui meie oludes paksasekindla ja hea võrsete valmimisega liigi ning *V. vinifera* sordi 'Malingre varajane' kui suhteliselt külmaõrna ja väga halva võrsete valmimisega sordi.

Puitumist jälgiti anatoomilistes lõikudes, alates juunikuu teisest poolest, iga 10 päeva järel. Võrsetel lõigati viienda ja kuuenda sõlmevahe ventraalselt poolelt habemenoaga lõiked, mis pandi vastavale vaarikavärvi skaalale uuriklaasi. Igale lõiguseeriale valati peale 10 tilka 10%-list floroglutsiinilahust ja 5 minuti möödumisel tilgutati peale 3 tilka 15%-list soolhapet. Alates viimasest momendist mõõdeti aega sekundimõõtjaga kuni teatud värvuse ilmumiseni. Märgiti värvumise aja algus ja aeg, mil saavutati soovitud värvitoon. Aeg näitab puitumiseastet ja selle dünaamikat. Samal ajal jälgiti ka esimeste niinekiudude ilmumise aega ja arvu.

Korgistumist (fellogeeni ja peridermi tekkimist) jälgiti anatoomilistes lõikudes. Lõigud soojendati kuni piirituse keemiseni sudaanglütseriinilahuses (0,01 g sudaan III lahustati 5 cm³-s 96%-lises alkoholis ja lisati juurde 5 cm³ glütseriini), pesti seejärel hästi destilleeritud veega ja asetati viieks minutiks Lygoli lahusesse (1 g J+2 g JK lahustati 10 cm³-s destilleeritud vees ja täideti kuni 300 cm³-ni). Pärast ülaltähendatud menetlust muutusid puitunud osad kollakaspruuniks, periderm aga punaseks. Lõikudest valmistati mikrofotod.

Tärgklise ladestumise dünaamikat jälgiti Lygoli lahusega samadel aegadel ülalnimetatud sõlmevahedes *V. vinifera*'l, *V. amurensis*'el, *V. riparia*'l ja *Parthenocissus quinquefolia*'l. Tärgklisesaldust hinnati 5-pallises süsteemis lõigu erinevates anatoomilistes osades (säsis, perimedullaarses tsoonis, puidu ja niine säsi-kiirtes ning puidu ja niine parenhüümis). kusjuures arv 5 näitab maksimaalset tärgklise hulka, 0 aga tärgklise puudumist.

Võrse pungade puhkeperioodi mineku aeg määrati järgmiselt.

Alates juunikuu teisest poolest võeti iga 15 päeva järel põõsald võrsed, lõigati need kolmeks (alumine, keskmine, ülemine) ning asetati vastavad osad eraldi toatemperatuuriga (20° C) vette. Pungade mittepuhkemine tähistab pungade puhkeolekusse minekut.

Võrsete pintseerimisaja ja -tugevuse kindlaksmääramiseks näpistati sordil 'Malingre varajane' võrsed iga 2 nädala tagant, alates 1-st augustist kuni vegetatsiooniperioodi lõpuni, 5-ndalt, 10-ndalt ja 15-ndalt pungalt à 3 võrset kolmes korduses.

Leheaparaadi suuruse mõju selgitamiseks vähendati lehepinda samadel tähtaegadel 1/4, 1/2 ja 3/4 võrra. Kõik tekkinud ennakvõrsed pintseeriti kolmandalt lehelt.

Võrse valmimisastet hinnati mõlemal juhul lehtede langemisel 1) silma järgi (võrse pealmise pinna pruunistumine), 2) tärgklisesalduse ja 3) peridermi moodustumise järgi.

Nagu mikroftodest näha, tekivad niinekiud floeemis (mikrof. 1) *V. vinifera*'l varem (5. augustil) kui *V. amurensis*'el (20. augustil; mikrof. 2). Neid tekib esimesel ka rohkem kui teisel, sest *V. amurensis*'el toimub intensiivne kasv pikkusesse ja need elemendid on välja arenenud nõrgemini. Üldiselt valmivad aga *V. vinifera*'l võrsed halvemini kui *V. amurensis*'el. Seega ei saa niinekiudude arvu pidada otseseks puitumise näitajaks.

Samadelt mikroftodelt näeme, et *V. amurensis*'el tekib fellogeen palju varem kui *V. vinifera*'l. Esimesel on moodustunud korgirakud (20. aug.) ja osaliselt eemaldub esikoor, periderm on aga veel puudulikult arenenud. *V. vinifera*'l samal ajal puudub aga korgikambium veel täielikult.

Lehtede langemisel (27. sept.) on aga *V. amurensis*'el 5-rakukihiline periderm täiesti välja kujunenud (mikrof. 3) ja moodustab suletud ringi. *V. vinifera*'l on aga periderm arenenud katkendlikult (mikrof. 4) ja esikoor eemaldub ainult osaliselt.

Kui võrrelda kahte liiki omavahel, siis näeme, et fellogeen moodustub *V. amurensis*'el varem kui *V. vinifera*'l. Esimene juhtum tagab ka peridermi täieliku väljakujunemise lehtede langemise faasiks, millest oleneb taime korgistumine ja tundlikkus esimeste sügiseste külmade puhul. Seega praktiliselt võime lugeda korgistumise alguseks fellogeeni tekkimise momenti.

Mis puutub tärglise tekkimise dünaamikasse, siis tekib tärglis esmalt peritsükli kiukimpude ümber üksikute suurte tärglisteradena ja kogu esikooses, kus asuvad kloroplastid, mis on võimalised fotosünteesima. Suve teisel poolel ühes võrse valmimisprotsessiga nad kaovad.

Võrse kasvuprotsessi aeglustudes (tabel 1) ladestub tärglis esmalt perimedullaarses tsoonis, siis säsiikiirte säsi poolses osas ja puidu-parenhüümis, kust ta kulgeb esikoore suunas (tabel 2). Hiljem ladestub tärglis ka niine säsiikiirtes ja niine-parenhüümis (tabel 2). Lehtede langemise faasiks on võrse kõik koed saavutanud enam-vähem tärglise maksimumi, ühtlasi on vähenevad ka vee protsent (tabel 3).

Tärglise ladestumise dünaamika ei ole kõikidel liikidel ega sortidel ühesugune. Ühtedel ladestub tärglis juba alates varasest vegetatsiooniperioidist kõrgemate näitajatega kui teistel, kuid püsib samal tasemel kogu aja kuni lehtede langemiseni (*V. vinifera* liik, sort 'Malingre varajane') Teisel liigil *V. riparia* — on tärglise talletamise dünaamika algul väga aeglane, kuid tõuseb kiiresti vegetatsiooniperioidi lõpuks. Kolmandal rühmal — *V. amurensis* — on need näitajad algusest peale kõrgemad kui teistel. Eriti kõrge on tärglisesisaldus lehtede langemise faasis. Viie-

Viinapuu üheaastase võrse valmimise dünaamika 1957. a. (lõiked tehtud 5.—6. sõlmevahelt)

Tabel 1

Kuu	juuni			juuli			august			september		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.	M. v. V. am.
Võrse juurdekasv cm			14,6 17,1	26,0 25,0	26,8 28,2	27,7 22,2	5,9 19,3	12,0 15,0	11,6 10,3	7,0 2,0	1,2 —	
Lõike värvumise aeg sek.				10—37 10—23	9—36 4—22	6—30 4—20	5—30 4—20	5—25 3—12	4—18 3—11	3—18 3—11	4—19 3—10	4—16 3—11
Tärklisesisaldus puidu-parenhüü- mis, pallides	0 0			0 0			1 3			4 5		
Täklisesisaldus puidu säsiikiertes, pallides	0 1			0 1			4 4			5 5		
Niinekiukimpude moodustumise algus							5. VIII —	— 20.VIII				
Fellogeeni moodustumise algus								— 20.VIII		5. IX —		
Ohu keskmine t°	14,71	15,01	12,79	14,35	19,35	17,40	16,83	16,80	13,57	14,60	10,80	3,60
Päeva pikkus tundides	18,05	18,17	18,13	17,59	17,21	16,41	15,52	15,04	14,11	13,19	12,29	11,39
Sademed mm	23	14	9	13	13	50	1	22	53	15	39	22
Võrsete valmimine sõlmevahedes									— 7	4 11	7 15	10 21

M. v. = *V. vinifera* sort 'Malingre varajane'V am. = *V. amurensis*

mase rühma esindajad omavad ka kõrgeimat võrsete valmimisastet.

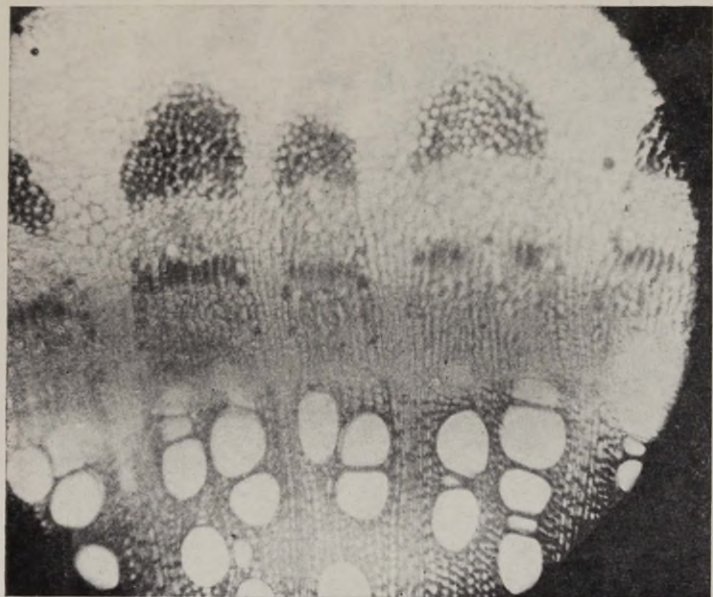
Tabelis 1 näeme, et lõigete värvumiskestus floroglutsiini- ja soolhappelahuses väheneb järsult võrsete kasvu aeglustumise ajal. See näitab, et sellest peale hakkab ka intensiivne valmimisprotsess. Samal ajal võib konstateerida ka tärglisse ladestumise intensiivistumist. Võrreldes puitumis- ja korgistumisprotsessi omavahel, näeme, et esimene eelneb teisele ja algab palju varasemal tähtajal kui teine — ajal, mil ei saa veel sedastada võrse korgistumist. Seega eelneb puitumine korgistumisele ja nad ei kulge teineteisega paralleelselt, olgugi et mõlemad protsessid on teineteisega seotud.

Tabelist 1 selgub, et puitumisprotsess algab mõlematel liikidel peaaegu üheaegselt, kulgeb aga *V. amurensis*'el intensiivsemalt, tema puidu-parenhüüm-rakkude väiksuse ja rakukestade paksuse tõttu. Rakukestad saavutavad ca 90% oma maksimumaldest ajaks, mil tärglisse hakkab ladestuma puidu-parenhüüm. Samal ajal, nagu eespool nimetatud, täheldasime ka fellogeeni tekkimist. Ajaliselt langeb see võrse viienda ja kuuenda internoodiumi ventraalsel poolel *V. amurensis*'el augustikuu keskpaika, *V. vinifera*'l aga septembri algusesse või keskpaika. Näib, et puitumise olemus seisneb peamiselt rakukestade paksenemises sinna ladestuva ligniini ja hemitselluloosi tagajärjel, mis oleneb mitte niivõrd välimistest, kuivõrd sisemistest tingimustest — taime liigist ja sordist, rakkude kujust ja suurusest. Mida väiksemad on rakud, seda enam tuleb neid ühele pinnaühikule ja seda enam puitub võrse. Väikeste ja pikliku kujuga rakkude protoplasma näib olevat vastupidav välistingimustele. Seega tuleb viimaseid näitajaid pidada ka taime vastupidavuse ja kohanemise tunnusteks.

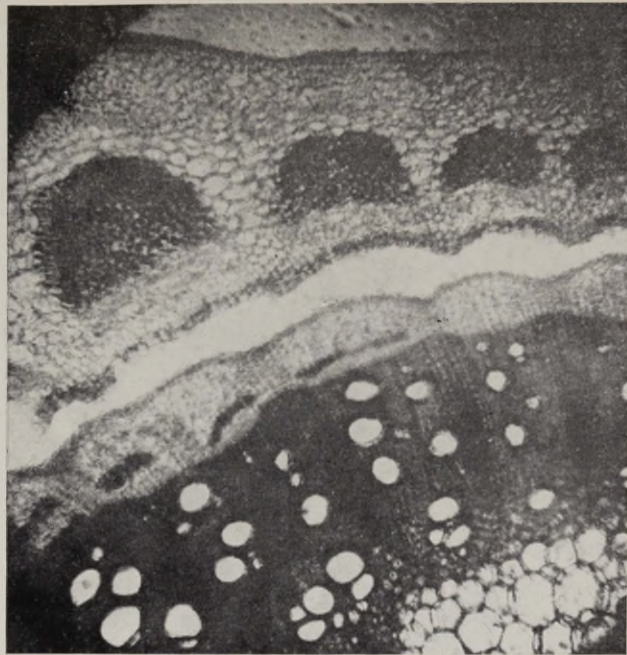
Puitumine, nagu sõna ise ütleb ja nagu eespool fikseeritud, käib kõikide võrses olevate puituvate elementide kohta ja hõlmab seega võrse histoloogilisi omadusi. Puitumise dünamikat on väga vähe uuritud ja meie poolt saadud katseandmed ei ole kaugeltki ammendavad, seepärast nõuab võrsete puitumise küsimus edaspidi täiendavaid uurimisi.

Võrse korgistumise algus langeb ühte, peale tärglisse ladestumise puidu-parenhüüm-rakkude protoplasmasse (viimane protsess inaktiveeribki rakkude kasvu), ka võrse välise vegetatiivkasvu vaibumisega. Samal ajal võib täheldada ka võrse sügavpuhkefaasi saabumist. Võrse korgistumine lõpeb peridermi tekkimisega ja esikoore eraldumisega (mikrof. 3). Selleks ajaks on kõik võrse elusad rakud tärglisteradega enam-vähem täitunud — võrse on valminud. Seega väljendub korgistumine peridermi moodustumises, mis karakteriseerib füsioloogilisi omadusi, s. o. tärglisse-, vee- ja suhkrusisaldust.

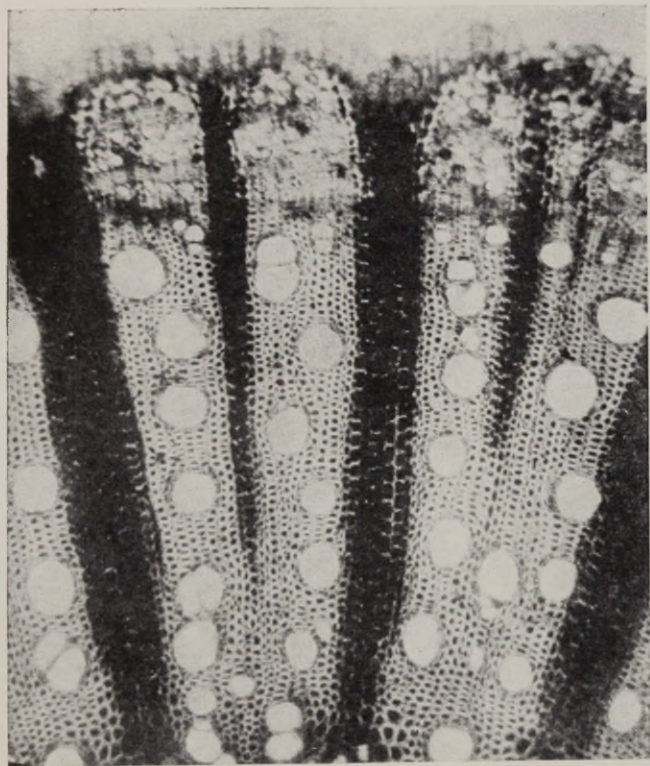
Täiesti rõngana väljakujunenud peridermi võib pidada objek-



Mikrof. 1. Niinekiudude moodustumine. Periderm puudub.
V. vinifera — sort 'Malingre varajane'. 5. VIII, suurend.
5×8.



Mikrof. 2. Peridermi ja osaline niinekiudude moodustumine.
V. amurensis. 20. VIII, suurend. 5×8.



Mikrof. 3. Periderm täiesti välja kujunenud. Näha maksimaalselt tärklisega täitunud rakud. *V. amurensis*. 27. IX, suurend. 5×40.



Mikrof. 4. Periderm osaliselt arenenud, niinekiud hästi välja kujunenud. *V. vinifera* — 'Malingre varajane'. 27. IX, suurend. 5×40.

tiivseks võrse valmimise tunnuseks. Meie katsed ühtivad seega F Schmitthenneri (1907), H. Zuderelli (1922), A. Wilhelmli ja H. Zilligi (1938), H. Birki ja W. Schenki (1955), H. Birki ja H. Zakoseni (1956) ja H. Heringi (1956) seisukohtadega, kes väidavad, et korgistumise eelduseks on tärglise ladestumine võrse elusatesse rakkudesse.

Siinkohal on vaja lisada, et tärglise protsentuaalne üldhulk ei ole veel siiski alati kindlaks võrsete valmimise kriteeriumiks, nagu seda märgib ka I. I. Tumanov (1945), vaid et tärglist kui tagavaraainet peab olema niipalju, et ta pidurdaks rakkude kasvu. See moment saabub alles siis, kui tärglis hakkab ladestuma parenhüümrakkude protoplasmasse ja kui vaibub võrsete vegetatiivne kasv.

Mis puutub sügavpuhkefaasi algusesse, siis langeb see meie katsetes kokku võrsete korgistumise algusega lokaalsel sõlmevahel (juhtumil, kui taimel sügavpuhkefaasi üldse esineb). Sügavpuhkefaasi algus aga ei ole, nagu arvavad J. I. Potapenko (1949) ja I. D. Orlov (1953), seotud otseselt madalate temperatuuridega ega päeva lühenemisega, vaid sügavpuhkefaasi kutsuvad eeskätt esile sisemised tingimused. Nendeks võivad olla tagavaraainete kogunemine, muutused kasvuainete sisalduses (I. I. Tumanov, 1945) ja fermentide aktiivsus (I. N. Kondo, 1955) Viimased aga on omakorda põhjustatud taime olukorra ja välistingimuste poolt. Siin avaldub selgesti organismi ja keskkonna ühtsus.

Mida kompleksfaktoritest lugeda aga võrsete valmimisel primaarseks, kas vegetatiivse kasvu lõppu, tärglise ladestumist puidu-parenhüümrakkude protoplasmasse või sügavpuhkefaasi algust? Meie katsete põhjal võib öelda, et need tegurid hakkavad mõjuma kõik üheaegselt ja ühesuunaliselt ning on üksteisega korrelatsioonis, kuid määravat kohta omab siiski vegetatiivse kasvu pidurdamine (tabel 6). Võrse latvade õigeaegne eemaldamine (s. o. ajal, mil võrse kasv hakkab vaibuma) kutsub esile võrse kasvu seisaku, sest vastavalt I. I. Tumanovi (1945), H. Södingi (1952), U. Ruge (1953) ja E. D. Lobžanidze (1958) seisukohtadele kasvuained, mis töötatakse välja võrse tipu kasvukuhikutes, ei saa enam reguleerida kambiumi kasvu.

Ühtlasi aeglustub võrsete latvade õigeaegse dekapiteerimise tõttu ka vee ja toitainete vool võrsete ülemistesse osadesse, mis põhjustab alumise võrseosa toiterežiimi paranemist ning mille tulemuseks ongi võrse valmimise kiirenemine.

Mis puutub meil kasvavate viinapuu liikide ja sortide järjestuse peridermi täieliku väljakujunemise järgi (tabel 5), siis on siin esikohal amuuri viinapuu ja tema-tüübilised sordid nagu 'Buitur' ja 'Potapenko 10.' Nendele järgnevad *V riparia*-tüübilised, kuna viimasele kohale jäävad *V vinifera* sordid. Viimastest pälvivad tähelepanu 'Triumph' ja 'Madeleine Angevine', kuna 'Malingre varajase' ja 'Madeleine royali' periderm on täielikult

välja kujunenud ainult maksimaalselt 3.—6. sõlmevaheni. Sellega on seletatav ka nende nõrk valmimisaste.

Tärglise ladestumine kestab pärast peridermi moodustumist niikaua, kui põõsal on rohelist lehti. Tärglise ladestumine on seda rikkalikum, mida soodsamad on välistingimused. Eesti oludes, aastate 1891—1935 keskmisena, langevad esimesed sügised öökülmad 5. oktoobrile, erandjuhtumitel aga 6. septembrile

Tabel 2

Tärglise ladestumise dünaamika üheaastase viinapuu võrsetes 1957. a. (pallides)

Liik või sort	Säsi	Perimedul- laarne tsoon	Puidu säsi- kiired	Puidu- pa- renhüüm	Niine säsi- kiired	Niine- parenhüüm	Esikoor	Kokku
Juuni								
I. <i>V. vinifera</i> ('Ma- lingre varajane')	0	1	0	0	0	1	5	7
II. <i>V. riparia</i> ('Alfa')	0	0	0	0	0	1	4	5
III. <i>V. amurensis</i>	0	1	1	0	1	1	5	9
IV. <i>Parthenocissus quin- quefolia</i>	3	2	0	0	0	0	3	8
V. <i>V. vinifera</i> ('Ham- burgi must', kül- kasvuhoonest)	0	2	1	0	2	2	4	11
Juuli								
I.	0	3	0	0	0	0	4	7
II.	0	1	1	0	0	0	1	3
III. — do —	0	3	1	0	0	0	1	4
IV.	2	2	1	0	1	0	1	7
V.	0	3	3	0	1	0	1	8
August								
I.	0	3	4	0	0	0	1	9
II.	0	4	4	3	1	0	0	12
III. — do —	0	3	4	3	0	0	1	11
IV.	2	3	2	1	4	1	4	17
V.	0	5	4	1	1	0	0	11
September								
I.	1	5	5	4	4	0	0	19
II.	0	4	5	4	5	1	1	20
III. — do —	1	5	5	5	5	4	0	25
IV.	—	—	—	—	—	—	—	—
V.	0	4	5	4	5	4	0	22

Tabel 3

Niiskuse dünaamika üheaastase viinapuu võrsetes %

Liik või sort	Analüüsi kuupäevad				
	26. VI	8. VII	26. VII	28. VIII	9. X
I. <i>V. vinifera</i> ('Malingre varajane')	80,2	86,5	80,0	76,3	70,2
II. <i>V. riparia</i> ('Alfa')	80,3	83,2	77,7	75,4	66,0
III. <i>V. amurensis</i>	83,7	82,1	74,9	73,0	61,2
IV. <i>Parth. quinquefolia</i>	86,5	80,7	80,9	78,0	71,4
V. <i>V. vinifera</i> ('Hamburgi must' külmkasvuhööstest)	73,1	77,7	77,7	70,7	—

Tabel 4

Viinapuude sügavpuhkefaasi kestus 1957. a.

'Malingre varajane'		<i>V. amurensis</i>	
Võrsete vette asetamise kuupäev	Pungade puhkemiseks keskmiselt kulunud päevade arv	Võrsete vette asetamise kuupäev	Pungade puhkemiseks keskmiselt kulunud päevade arv
6. VI	25		
20. VI	27	20. VI	23
6. VII	14	18. VII	37
17. VII	12	—	—
1. VIII	25	1. VIII	23
27. VIII	22	26. VIII	41
17. IX	—	11. IX	—
30. IX	—	25. IX	—
16. X	—	16. X	44
26. X	—	26. X	41
13. XI	—	13. XI	31
27. XI	44	26. XI	38
15. XII	27	14. XII	41

ja 24. oktoobrile. Seega ei jõua tihti võrsed avamaal oma kasvu lõpetada ja nad hakkavad enneaegu, olles veel täiesti kasvuhööst. Seepärast on väga oluline kasvatada kõige varasemaid sorte ja rakendada võtteid, mis kiirendaksid võrsete valmimisprotsessi.

Mis puutub võrse valmimisprotsessi kiirendavatesse võtetesse, siis näitavad meie katsed (tabel 6), et liiga varane võrse tagasilõikamine ei kiirenda võrse valmimist, sest pärast seda algab intensiivne ennakvõrsete kasv peaaegu kõikidest võrsel asetsevatest pungadest, mis ei tule kasuks võrse valmimisele, olgugi et sel ajal on võrses olemas juba teatavad tärglisevarud.

Parimaid tagajärgi on andnud võrse tagasilõikamine 30. augustil 10-ndalt pungalt, s. o. ajal, mil võrsete vegetatiivne kasv hakkab vaibuma.

Tabel 5

Peridermi moodustumine ja tärkliisessaldus Eesti NSV-s levinud viinapuude sortidel 1957. a.

Liik või sort	Periderm		Tärkliisesisaldus	
	Mitmeenda sõlmeni täiesti välja kujunenud	Rakukihtide arv	Sõlmevahe	Aste
'Buitur' (<i>V. riparia</i> Michx. × <i>V. amurensis</i> Rupr.)	17	4—5	1—17 17—25	5
<i>V. amurensis</i> Rupr.	15	4—5	1—15 15—20 20—24	5 3 2
'Potapenko 10' (<i>V. vinifera</i> L. × <i>V. amurensis</i> L.)	10	4—5	1—10 10—14 14—16	5 4 2
'Alfa' (<i>V. Labrusca</i> L. × <i>V. riparia</i> Michx.)	8	3—4	1—8 8—15 15—20 20—30	5 3 2 jäljed
'Triumph'	8	3—4	1—8 8—10 10—15	5 4
'Madeleine Angevine'	8	3—4	1—8 8—10 10—15	5 4 2
'Malingre varajane' (tagasilõigatud võrsed 10-ndalt pungalt)	6	3	1—6 6—10	5 4
'Malingre varajane' (võrsed tagasi lõikamata)	4	3	1—4 4—10 10—15	5 4 3
'Madeleine royal'	2—3	2—3	1—3 3—10 10—15	5 4 2
'Broadland'	8	4—5	1—8 8—10	5 3
'Hamburgi must'	5	3	1—5 5—7	5 3

Viiendalt pungalt tehtud tagasilõikamine on samuti taganud võrse kõrge valmimisastme, kuid nii tugevat lõikamist ei saa soovitada, sest sel juhtumil jääks võrse väga lühikeseks ja saagikus langeks, arvestades asjaolu, et meil kasvavad avamaa viinapuu sordid moodustavad reproduktiivseid pungi kõige enam 5.—10. sõlmevahel.

Edasi näitavad meie katsed (tabel 7), et korralikult valminud võrsete saamiseks tuleb vegetatsiooniperioodi esimesel poolel luua taimetele võimalikult suur lehepinna. Varane lehepinna vähendamine sel perioodil kas või $\frac{1}{4}$ võrra mõjub halvavalt võrse valmimisprotsessile, nähtavasti pidurdades orgaanilise aine sünteesi, mis on vajalik võrsete valmimiseks. Septembrikuus mõjub lehtede eemaldamine võrse valmimisele soodustavalt.

Mis puutub välistingimustesse, siis, nagu näitavad mitme aasta vaatlusandmed, omab olulist tähtsust vegetatsiooniperioodi lõpu ilmastik. Kuiv ja soe sügis kiirendab võrsete valmimise algust, öö ja päeva temperatuuride kõikumine kiirendab selle kulgu ja aitab võrsel läbida esimest karastusfaasi. Sademetrikas jahe sügis aga aeglustab võrsete valmimisprotsessi ja kutsub esile uue vegetatiivse kasvu.

Tabel 6

Tagasilõikamise mõju viinapuu võrse valmimisele sordil 'Malingre varajane' 1957. a.

Tagasilõikamise kuupäev	Mitmendalt pungalt tagasi lõigatud	Tärglisesisaldus (pallides) pintseerimise kuupäeval	Mitme sõlmeni periderm täiesti välja kujunenud	Tärglisesisaldus (pallides)	Puitumise aste silma järgi (pallides)
1. VIII	5	2	4	4	4
	10	2	3	4	4
	15	1	2	3	3
15. VIII	5	4	5	5	4
	10	4	7	4	4
	15	3	5	3	3
30. VIII	5	4	5	5	5
	10	3	9	5	5
	15	2	6	4	4
15. IX	5	4	5	5	4
	10	4	7	4	3
	15	2	4	2	1
Kontroll, pintseerimata	—	—	4	3	2

**Lehepinna vähendamise mõju viinapuu võrse valmimisele
sordil 'Malingre varajane' 1957. a.**

Lehepinna vähendamise kuupäev	Lehepinna vähendamise ulatus	Tärglisesisaldus (pallides)	Tärglisesisaldus (pallides)	Tärglisesisaldus (pallides)	Valmimise aste silma järgi (pallides)
				Arvestamise kuupäev	30. IX
1. VIII	$\frac{1}{4}$		3	3	1
	$\frac{1}{2}$	2	2	1	1
	$\frac{3}{4}$		0	1	0
	Kontroll *	—	3	4	4
15. VIII	$\frac{1}{4}$		4	3	3
	$\frac{1}{2}$	3	3	2	2
	$\frac{3}{4}$		2	2	1
	Kontroll	—	7	4	4
30. VIII	$\frac{1}{4}$		5	4	4
	$\frac{1}{2}$	3	3	4	2
	$\frac{3}{4}$		4	3	2
	Kontroll	—	9	5	5
15. IX	$\frac{1}{4}$		6	3	4
	$\frac{1}{2}$	4	6	3	3
	$\frac{3}{4}$		4	4	3
	Kontroll	—	7	4	3

Kõigest eeltoodust nähtub, et viinapuukasvatajatel on võimalik viinapuu kui introdutseeritud kultuuri võrsete valmimisprotsessi teataval määral kiirendada peavõrsete tugeva tagasilõikamise teel. See peab toimuma ajal, mil normaalne vegetatiivne kasv hakkab vaibuma. Võrsete tugeva tagasilõikamisega eemaldame ladva kui poolparasiitliku taimeosa ja peatame kunstlikult tema kasvu, suunates fotosünteesi produktid tagavaraaineteks, mis omakorda soodustavad võrsete korgistumist.

Ei tohi aga unustada, et see võte on efektiivne ainult siis, kui kogu suve jooksul, eriti aga üheaegselt tagasilõikamisega, on teostatud ennakvõrsete kärpimine 3.—4. pungani.

Kokkuvõttes võib öelda:

1. Puitumine ksüleemis toimub rakukestade paksenemisega neisse ligniini kogunemise teel. Seega hõlmab puitumine võrse

* Kontrolliks on võetud pintseeritud võrse 10-ndalt pungalt (tabel 6)

histoloogilisi omadusi ja üksikute rakkude ning kudede suurusvahekordi.

2. Korgistumine väljendub peridermi moodustumises ning karakteriseerib võrse füsioloogilisi omadusi, nagu tärglise-, vee- ja suhkruisaldust.

3. Võrse valmimine hõlmab kahte ülalnimetatud nähtust.

4. Objektiivseks võrse valmimise tunnuseks tuleb pidada hästi väljakujunenud mitme-rakukihilist peridermi, mille tekkimise eelduseks on vegetatiivse kasvu vaibumine ja tärglise ladestumine puidu-parenhüüm-rakkude protoplasmasse.

5. Fellogeeni teke tähistab korgistumise algust.

6. Puitumine eelneb korgistumisele ja mõlemad protsessid on teineteisega seotud, kuid ei kulge üheaegselt.

7. Mida väiksemad on oma mõõtmetelt rakud, seda suurem on nende kestade pind ja seda kiiremini toimub puitumine ning seda vastupidavam on liik või sort antud oludes.

8. Nendel liikidel ja sortidel, millel esineb sügavpuhkefaas on viimane seotud võrsete valmisega. Sügavpuhkefaasi algus ei ole otseselt seotud madalate temperatuuridega ega päeva lühememisega, vaid sügavpuhkefaasi kutsuvad antud momendil esile eeskätt sisemised tingimused (tagavaraainete kogunemine, muutused kasvuainete sisalduses ja fermentide aktiivsus), mis on aga omakorda põhjustatud välistingimustest.

9. Kõige paremini valmivad Eesti NSV tingimustes *V. amurensis*'e, siis *V. riparia* ja kõige halvemini *V. vinifera* liigi sordid.

10. *V. vinifera* sordid võib võrse valmimise paremuselt avala järjendada järgmiselt: 1. 'Triumph', 2. 'Madeleine Angevine' 3. 'Malingre varajane' ja 4. 'Madeleine royal' Katmiklal valmivad paremini 'Broadland' ja 'Hamburgi must'

11. Võrse tagasilõikamisega on võimalik kiirendada peridermi teket, eriti siis, kui see agrovõte langeb ühte vegetatiivse kasvu vaibumisega ja sügavpuhkefaasi algusega.

12. Parimaks võrse tagasilõikamise ajaks on meil augustikuu teine pool, lõikamise tugevusega 10-ndalt sõlmevahelt.

13. Lehepinna vähendamise vegetatsiooniperioodi esimesel poolel ei kiirenda võrse valmimist.

14. Pikk, soe ja kuiv sügis soodustab, sademeterikas ja jahe sügis aga aeglustab võrsete valmimist.

KIRJANDUS

- Birk, H. u. Schenk, W., 1955. Ein Hilfsmittel zur vergleichenden Reifebestimmung des Rebholzes. Die Weinwissenschaft, 9, Heft 2, lk. 1—4.
- Birk, H. u. Zakosen, H., 1956. Über die Holzreife von Unterlagen in italienischen Rebschnittgärten und deren Beziehungen zum Boden. Die Weinwissenschaft, 4.
- Brückbauer, H., 1956. Frostwiderstandsfähigkeit der Winterknospen der Amerikanerreben und der Einfluß der Unterlage auf die Frostresistenz des Edelreises. Die Weinwissenschaft, 3, lk. 84—94.
- Hackbarth, I., Scherz, W., 1935. Versuche über Photoperiodismus. Das vegetative Wachstum verschiedener Rebsorten. Züchter, 7 (12), Berlin.

- Комаров, V L., 1946. Praktiline taime-anatoomia. Tartu.
- Linbauer, F., 1913. Allgemeine Wein-Zeitung.
- Schmitthenner, F., 1909. Landwirtschaftliche Jahrbücher, Band 38.
- Söding, H., 1952. Die Wuchsstofflehre. Ergebnisse und Probleme der Wuchsstoffforschung. Hamburg.
- Zuderell, H., 1922. Wein und Rebe.
- Wilhelm, A. P. u. Zillig, H., 1938. Die Kennzeichen der Holzreife bei Weinreben und Untersuchungen darüber an wichtigen Rebsorten. Die Gartenbauwissenschaft, Band 11, Heft 4.
- Баранов П. А., 1946. Строение виноградной лозы. Ампелография СССР, т. 1, М.
- Вартанян М. Д., 1952. Зависимость морозоустойчивости лозы от биохимических изменений. Винод. и виногр. СССР, № 11.
- Иванов П. В., 1952. Прохождение фаз вегетации в зависимости от температурного режима. Труды Всесоюз. научн. иссл. ин-та «Магарач».
- Кондо И. Н., 1955. О состоянии покоя (непрорастании) почек винограда. ДАН СССР т. 102, № 3.
- Клинг Е. Ф., Силага М. И., 1950. К особенностям обмена веществ в старых листьях. Бюлет. глав. бот. сада, вып. 7.
- Лазарис С. А., 1952. Виноградарство в средней полосе РСФСР, М.
- Лобжанидзе Э. Д., 1958. Первые этапы формирования годичных колец древесны. ДАН СССР, т. 121, № 5.
- Любименко В. Н., 1911. О влиянии затемнения на развитие плодов фруктовых деревьев и винограда. Записки Никит. ботан. сада, вып. IV
- Максимов Н. А., 1938. Об управлении длиной вегетационного периода у растений. Труды по приклад. бот. генет. и селекции. Серия III, № 3/5.
- Мельник С. А., 1926. Влияние зеленой обрезки на виноградные кусты и на качество урожая. Вестник виноделия Украины, № 1.
- Мержаниан А. С., 1951. Виноградарство.
- Мишуренко А. Т., 1947. Зимостойкость виноградной лозы и защита виноградных кустов от зимних повреждений в условиях УССР
- Мошков Б. С., 1935. Фотопериодизм и морозоустойчивость многолетних растений. Труды по приклад. ботан. генет. и селекции. Серия III, № 6.
- Науменко Н. П. и др., 1935. Чеканка виноградного куста. Труды Укр. Н. И. И. Виноградарство, вып. 2.
- Негруль А. М., 1956. Виноградарство, М.
- Негруль А. М., 1953. Использование пасынков в северных районах виноградарства. Винод. и виногр., № 3.
- Перетолчин К., 1904. Изменения запасных веществ наших деревьев в период зимнего покоя. Известия СПб лесного ин-та, вып. II.
- Потапенко Я. И., Костина В. Л., 1950. О годичном цикле развития винограда. Винод. и виногр. СССР, № 12.
- Потапенко Я. И., 1949. К физиологии виноградной лозы. Винод. и виногр. СССР, № 9.
- Потапенко Я. И., Захарова Е. И., 1937. Реакция винограда на световые и температурные условия развития. Труды ЦГЛ им. Мичурина. Изд. ВАСХНИЛ.
- Остапенко Л. А., 1946. Влияние удаленной части на продуктивность и интенсивность фотосинтеза. ДАН СССР, т. LIV
- Проценко Д. Ф., 1940. Зимостойкость плодовых культур. Докт. диссерт.
- Проценко Д. Ф., Полищук Л. К., 1948. О физиологических особенностях морозостойкости плодовых культур. Труды Киевского гос. университета.
- Руге У., 1953. Практикум по физиологии роста и развития растений. М.
- Стоев К. Д., 1952. К биологии пасынков виноградной лозы. Агробиология, № 6.
- Туманов И. И., 1945. Физиология осеннего вызревания плодовых деревьев. Известия Академии Наук СССР, серия биолог., № 5.

О ПРОЦЕССЕ ВЫЗРЕВАНИЯ ПОБЕГОВ ВИНОГРАДА В УСЛОВИЯХ ЭСТОНСКОЙ ССР

Канд. биол. наук Х. Мийдла

Резюме

В предлагаемой работе автор излагает результаты исследования анатомических и биохимических изменений, происходящих в однолетних побегах винограда в связи с их вызреванием. От хода этих процессов зависит успешность перезимовки побегов и последующее плодоношение растений.

Дается обзор приведенных в научной литературе основных данных о процессе вызревания побегов винограда, из которого выясняется, что названный процесс протекает различно в зависимости как от сортовых особенностей винограда, так и от климатических условий. Последнее обстоятельство вызвало у автора интерес к изучению вопроса о процессе вызревания побегов винограда в почвенно-климатических условиях Эстонской ССР тем более, что процесс вызревания побегов является одним из показателей степени приспособленности этой интродуцированной культуры.

В работе выясняется сущность процессов одревеснения и опробковения побегов. Рассматривается вопрос о вызревании побегов в связи с фазой глубокого покоя, а также даются указания о наиболее подходящих сроках и интенсивности подрезки побегов с целью ускорения их вызревания.

Результаты работы приведены в нижеследующих пунктах:

1. Одревеснение паренхимных клеток выражается в утолщении клеточных стенок путем отложения в них лигнина. Процесс одревеснения проявляется в гистологических свойствах побегов и изменениях размеров отдельных клеток и тканей.

2. Процесс опробковения проявляется в образовании перидермы и характеризует физиологические свойства побегов в отношении содержания в них крахмала, сахара и воды.

3. Возникновение феллогена является признаком начала процесса опробковения побегов.

4. Процесс одревеснения предшествует процессу опробковения.

ния и оба процесса находятся во взаимной связи, однако во времени не совпадают.

5. Одревеснение и опробковение побегов являются важнейшими звеньями процесса их вызревания.

6. Объективным признаком вызревания побегов следует считать вполне сформировавшуюся у них многослойную перидерму, предпосылкой образования которой является замедление вегетативного роста и отложение крахмала в протоплазме паренхимных клеток древесины.

7 Одревеснение происходит тем быстрее, чем меньше размеры клеток и, следовательно, больше суммарная поверхность их стенок. В связи с этим мелкоклеточные виды или сорта винограда в наших климатических условиях являются более устойчивыми.

8. Фаза глубокого покоя у тех видов и сортов, у которых она проявляется, связана с вызреванием побегов. Согласно данным наших опытов начало фазы глубокого покоя и вызревания побегов совпадают.

9. В климатических условиях Эстонской ССР лучше всего вызревают сорта вида *V amurensis*, за ними следуют сорта вида *V riparia* и слабее всего вызревают сорта вида *V vinifera*.

10. Сорта вида *V vinifera* по степени вызреваемости побегов в открытом грунте в убывающем порядке могут быть расположены в такой последовательности: 1) 'Триумф', 2) 'Мадлен Анжевин', 3) 'Маленгр ранний' и 4) 'Мадлен роаяль'. В закрытом грунте вызревают относительно лучше других 'Бродланд' и 'Гамбург черный'.

11. Путем чеканки побегов можно ускорить возникновение перидермы, особенно в то время, когда этот агроприем совпадает с замедлением вегетативного роста и началом фазы глубокого покоя побегов.

12. Наилучшим временем чеканки побегов в условиях нашей республики является вторая половина августа с интенсивностью подрезки на 10-ое междоузлие.

13. Уменьшение листовой поверхности в первой половине вегетационного периода не ускоряет вызревания побегов.

14. Продолжительная, теплая и сухая осень благоприятствует вызреванию побегов; дождливая и прохладная осень задерживает процесс их вызревания.

ÜBER DEN REIFUNGSPROZESS DER WEINREBE IN DEN VERHÄLTNISSEN DER ESTNISCHEN SSR

H. Miidla

Zusammenfassung

Der vorliegende Beitrag befaßt sich mit der Untersuchung der anatomischen und biochemischen Veränderungen, die in den einjährigen Trieben des Weinstockes am Ende der Vegetationsperiode vor sich gehen. Von diesen Prozessen hängt es ab, ob die Triebe den gut ausgereiften Zustand erreichen, der sie befähigt, den Winter ohne Schaden zu überstehen und im darauf folgenden Jahr zu befruchten.

Die Versuche haben gezeigt, daß der Reifungsgrad des Holzes vor dem Übertritt der Pflanze in die Winterruhe desto besser ist, je vollständiger sich der Verholzungs- und Verkorkungsprozess vollzogen hat und je größer die Menge der in den Trieben angelagerten Reservestärke ist.

Ermittelt wurde die Wirksamkeit einiger agrotechnischen Verfahren (Gipfeln, Verminderung der Blattfläche), die den Reifungsprozess der Triebe beschleunigen.

Weiter werden die Arten und Sorten der Weinrebe angeführt, die sich in den klimatischen Verhältnissen der Estnischen SSR bewährt haben.

Somit wurden die biologischen Grundlagen geklärt, auf denen die Reifung der Triebe des Weinstockes beruht, und die zur Förderung des Reifungsprozess geeigneten agrotechnischen Maßnahmen ermittelt.

SISUKORD — ОГЛАВЛЕНИЕ

A. Перк. Исследования по физиологии растений, проводимые на кафедре физиологии растений Тартуского государственного университета	3
A. Perk. Taimefüsioloogilised uurimistööd TRÜ taimefüsioloogia kateedrigis	3
A. Perk. Pflanzenphysiologische Forschungen am Lehrstuhl für Pflanzenphysiologie bei Universität Tartu	8
A. Перк. Некоторые вопросы периода покоя у растений	11
A. Perk. Mõningaid küsimusi taimede puhkeperioodist. <i>Resümee</i>	32
A. Perk. Einige Fragen zur Ruheperiode der Pflanzen. <i>Zusammenfassung</i>	34
A. Перк. О причинах вступления почек древесных пород в состояние покоя	36
A. Perk. Puutaimede pungade ülemineku põhjustest puhkeperioodi. <i>Resümee</i>	69
A. Perk. Über die Ursachen des Übergangs der Knospen unserer Holzgewächse in den Ruhezustand. <i>Zusammenfassung</i>	71
Л. Сарапуу. Стимуляция физиологических процессов у растений и ее значение при предпосевном намачивании семян в растворах микроэлементов	73
L. Sarapuu. Taimede füsioloogiliste protsesside stimulatsioon ja selle tähtsus külvisel leotamisel mikroelementide lahustes. <i>Resümee</i>	100
L. Sarapuu. Die Stimulierung des Wachstums der Pflanzen und ihre Bedeutung beim Weichen des Saatgutes in Lösungen von Spurenelementen. <i>Zusammenfassung</i>	102
L. Viileberg. Kasvukoha vahelduse tagajärjel kartulis toimuvatest füsioloogilistest ja biokeemilistest muutustest ning nende mõjust mugulate seemne kvaliteedile	103
Л. Вийлеберг. О физиологических и биохимических изменениях у картофеля, обусловленных переменной места его выращивания, и их влиянии на семенные качества клубней. <i>Резюме</i>	123
L. Viileberg. Über die Infolge von Standortwechsel in der Kartoffel auftretenden physiologischen und biochemischen Veränderungen und ihren Einfluß auf die Qualität des Pflanzgutes. <i>Zusammenfassung</i>	126
H. Miidla. Viinapuu võrsete valmimise protsessist Eesti NSV tingimustes	127
X. Мийдла. О процессах вызревания побегов винограда в климатических условиях Эстонской ССР. <i>Резюме</i>	144
H. Miidla. Über den Reifungsprozess der Weinrebe in den Verhältnissen der Estnischen SSR. <i>Zusammenfassung</i>	146

Тартуский государственный университет
Тарту, ул. Юликооли, 18
ТРУДЫ ПО БОТАНИКЕ, III
(на эстонском, русском и немецком языках)

Toimetaja A. Perk
Korrektoirid L. Brafmann ja L. Treiman

Ladumisele antud 25. V 1959. Trükkimisele antud 29. III 1960. Paber 60×92, 1/16.
Trükipoognaid 9,25. Trükiarv 700. MB-01670. Tellimise nr. 2207. Hans Heide-
manni nim. trükikoda, Tartu, Ülikooli 17/19.

Hind rbl. 6.50

Trükivõgi — Опечатки

Lk. — Стр.	Rida — — Ряд	On trükitud Напечатано	Peab olema Следует читать
21	8. ülalt — — сверху	Эпикур Бояцензе	Эпикур × Бояцензе
78	24. ülalt — — сверху	полные гели,	плотные гели,
84	8. rida 8-й ряд	25,3±0,4	26,3±0,4
90	1. alt — — снизу	196,9	106,9

Tellimine nr 2207