

Т. А. БАРСКАЯ

НЕКОТОРЫЕ ДАННЫЕ К АНАТОМО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ МОРОЗОСТОЙКИХ ВИДОВ И ГИБРИДОВ КАРТОФЕЛЯ

Выведение морозостойких сортов картофеля имеет исключительно важное значение для сельскохозяйственного производства. Внедрение таких сортов позволит расширить ареал возделывания картофеля и увеличит его доходность, поскольку на севере нашей страны ежегодно происходит значительный недобор урожая вследствие поражения картофеля заморозками.

Под морозостойкостью картофеля понимается способность картофельной ботвы переносить температуры ниже 0° , так как в полевых условиях заморозки поражают ботву картофеля, а клубни остаются неповрежденными, потому что почва обычно не промерзает.

У возделываемых в нашей стране сортов культурного картофеля, принадлежащих в основном к виду культурного картофеля *S. tuberosum*, ботва не выносит заморозков, и повреждения листьев возникают уже при температуре $-1, -2^{\circ}$ (Новиков, 1937; Лехнович, 1948, 1952).

Селекция морозостойких сортов картофеля осуществляется в основном путем половой и вегетативной гибридизации культурных сортов с южно-американскими морозостойкими видами картофеля: *S. ripae*, *S. schreiteri*, *S. demissum* и *S. curtilobum*, открытыми советскими учеными С. М. Букасовым и С. В. Юзепчуком (Букасов и Камераз, 1948). Наиболее полно исследование морозостойкости отражено в работах советских ученых Максимова, Любименко, Туманова и др.

Советские ученые рассматривают морозостойкость растений, как свойство, связанное с комплексом внутренних факторов, с изменением всего обмена веществ. Морозостойкость рассматривается также как результат взаимодействия растений с внешней средой, как свойство, зависящее не только от природы растений, но и от внешних условий.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

В данной работе мы пытались установить особенности углеводного обмена между культурными неморозостойкими сортами и морозостойкими видами и гибридами картофеля, поскольку в комплексе внутренних факторов, обуславливающих морозостойкость растений, углеводный обмен имеет существенное значение. В литературе имеется большое количество работ, указывающих на связь морозостойкости с углеводным обменом, например работы Максимова (1913; 1941); Туманова (1931; 1940); Новикова (1931) и др.

Все исследования проводились на надземной части картофельного растения — листьях и стеблях. Содержание растворимых сахаров и крахмала изучалось в динамике в течение суток и по фазам роста.

Материал для анализов брался в следующие сроки: в середине июля — период бутонизации, в конце июля — начало цветения, в середине августа — период цветения и клубнеобразования и в начале сентября — в период резкого снижения температуры в ночное время.

Фиксация материала проводилась 6 раз в течение суток: в 2 часа, в 6, в 10, в 14, в 18 и 22 часа. В указанные часы суток проводил фиксацию листьев В. Г. Александров с сотрудниками (1926), который установил суточные отличия в распределении крахмала у растений, имеющих вокруг мелких жилок резко выраженную паренхиматозную обкладку. Сахара определялись микрометодом Ильина, причем учитывались фракции моно- и дисахаров. Для определения сахаров брались листья 5-го и 6-го ярусов, считая от цветоноса, и фиксировались в парах кипящей воды в течение 10 минут.

Анализы по определению содержания сахаров в основном проводились Ю. Е. Новицкой и Т. В. Стерлиговой.

Проводилось также определение содержания сахаров в листьях картофеля микрохимическим способом — реакция с фелинговой жидкостью (Джапаридзе, 1953). Определения проводились в конце июля и в конце августа на растениях, растущих в глиняных вазонах в полевой обстановке, и на этих же растениях, выдержанных в течение 3 часов в холодильнике при температуре $+1$, $+2^{\circ}$.

Для определения крахмала брались листья 5-го и 6-го ярусов с отрезками стеблей. Фиксация проводилась в 65% спирте. Крахмал определялся микрохимическим методом. Анатомические срезы окрашивались иодхлоралгидратом, приготовленным следующим способом: 5 г хлоралгидрата растворялись в 5 г воды, затем, после полного растворения хлоралгидрата, раствор насыщался металлическим иодом. Джапаридзе (1953) указывает, что иодхлоралгидрат дает синее окрашивание даже с ничтожными следами крахмала.

Растворимые сахара и крахмал определялись у картофеля, растущего на осушенных торфяниках низинного типа. Необходимо отметить, что на окультуренных торфяниках более резко выражены суточные колебания температуры воздуха, по сравнению с минеральными почвами, и естественно — наиболее вероятна возможность заморозков. Это, по нашему мнению, должно было отразиться на обмене веществ у растений, и отличия в динамике углеводов между морозостойкими и неморозостойкими образцами должны быть наиболее ярко выражены.

Фиксацию материала мы проводили при самых различных температурных условиях. Так, например, в 1954 г., при взятии материала для фиксации 28–29 июля, ночной минимум температуры был $+9,5^{\circ}$. Днем температура была 31° . 18 и 19 августа минимальная температура $+20$, максимальная $24,5^{\circ}$. В ночь с 6-го на 7-е сентября ночная температура опускалась до 0° , а с 8-го на 9-е сентября ночной минимум температуры был $-4,5^{\circ}$.

Во все анализы включались дикие морозостойкие виды картофеля, гибриды от скрещивания морозостойких видов картофеля с культурными сортами и культурные сорта картофеля.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Динамика растворимых углеводов

Определение содержания растворимых сахаров в листьях картофеля показало, что содержание сахаров у картофельного растения претерпевает значительные изменения в течение суток и по фазам роста и находится в тесной зависимости от температурных условий.

В наших исследованиях минимальное содержание сахаров наблюдалось в 6 час. утра, максимальное — в 14 час. дня (см. табл. 1).

У большинства образцов в 18 час. наблюдалось понижение в содержании сахаров, очевидно вследствие оттока сахаров в клубни и стебли; в 22 часа — снова некоторое повышение в содержании сахаров, возможно, в связи с понижением температуры, а затем снова падение.

С возрастом растений содержание сахаров в листьях увеличивалось. Так, например, у всех изучавшихся образцов 27—28 июля содержание сахаров в листьях было более низким, чем 18—19 августа (см. табл. 1 и 2).

В ночное время, особенно при пониженных температурах, у диких морозостойких видов картофеля наблюдалось в листьях большее содержание сахаров, чем у культурных неморозостойких сортов (см. табл. 1, 2 и 3).

Таблица 1

Суточная динамика растворимых сахаров в листьях картофеля
(период цветения — середина августа)

Содержание сахаров в процентах на сухое вещество

Наименование сортов, гибридов	6 ч. утра т-ра +7°		10 ч. утра		14 ч. дня		18 часов		22 часа т-ра +5°		2 ч. ночи т-ра +2°	
	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза
Мурманский	1,7	1,4	1,6	1,5	2,6	4,4	2,6	2,7	3,0	3,7	1,8	4,3
Берлихинген	1,4	1,6	2,6	1,8	2,8	4,2	2,6	3,9	3,1	3,3	2,6	3,6
32—102 Эпикур × S. curtilobum	1,6	1,2	1,4	3,1	3,0	5,9	2,0	3,4	4,0	3,0	3,5	1,1
S. punae . . .	1,8	2,4	1,9	0,8	7,2	4,5	5,2	4,0	3,4	4,2	5,4	2,3
S. demissum .			1,6	2,9	2,6	5,2	3,0	3,5	1,6	4,4	2,6	1,6

Таблица 2

Содержание сахаров в листьях картофеля 18—19 июля
(в процентах на сухое вещество)

Наименование сортов, гибридов	14 часов		22 часа	
	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза
Имандра	0,8	1,6	0,4	0,22
Мурманский	1,3	2,0	1,01	1,6
Берлихинген	1,2	2,9	1,01	1,8
32—102 Эпикур × S. curtilobum	1,3	2,0	0,96	2,0
S. punae	1,04	4,4	1,06	2,9
S. schreiteri	1,4	2,8	1,05	2,9
S. demissum v. orientale	1,2	3,0	0,85	1,45

Таблица 3

Содержание сахаров в листьях картофеля в почное время
6-7 сентября (в процентах на сухое вещество)

Наименование сортов, гибридов	10 ч. вечера		2 ч. ночи		6 ч. утра	
	т-ра +5°		т-ра 0°		т-ра +7°	
	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза	моноса- хара	сахароза
Трудовой	3,09	4,7	1,7	4,4	3,02	5,1
32-102 Эпикур × <i>S. curtilobum</i>	3,3	4,6	3,05	4,3	2,9	4,9
<i>S. schreiteri</i>	5,2	6,7	5,6	6,5	4,2	5,9
<i>S. demissum</i>	3,0	7,1	2,06	5,7	2,8	4,9

Поэтому мы считаем, что у морозостойких образцов картофеля в большей степени, чем у неморозостойких, выражена способность накапливать растворимые сахара при пониженных температурах в ночное время. Это согласуется с данными Заленского (1955), который сообщает, что в условиях высокогорного Памира у морозостойких форм ячменя в осенние месяцы замедляется отток ассимилятов из листьев.

Из изучавшихся нами морозостойких видов картофеля эта способность в наименьшей степени была выражена у дикого вида *S. demissum* v. *orientale*. Этот вид уступал также по общему содержанию сахаров видам *S. punae* и *S. schreiteri*.

Необходимо однако отметить, что вид *S. demissum* v. *orientale* имел меньшую морозоустойчивость, чем виды *S. schreiteri* и *S. punae*.

Микрохимическое изучение содержания сахаров в тканях картофельного растения показало, что у всех изучавшихся образцов, при обработке фелинговой жидкостью, сахара были обнаружены в средней жилке доли листа (см. рис. 1) и в средней жилке сложного картофельного листа. Причем в средней жилке картофельного листа сахара было несколько больше, чем в средней жилке доли (см. рис. 1 и 2). Джапа-

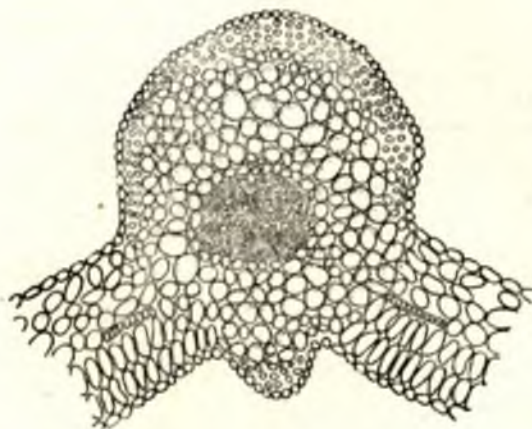


Рис. 1. Поперечный срез через среднюю жилку доли листа дикого вида картофеля *S. schreiteri* после обработки фелинговой жидкостью.



Рис. 2. Поперечный срез через главную жилку листа дикого вида картофеля *S. schreiteri*, обработка фелинговой жидкостью.

ридзе (1953) указывает, что при реакции с фелинговой жидкостью осадок закиси меди, образованный гексозами, не локализован в сахаросодержащих клетках.

Учитывая данные замечания, мы все-таки можем заключить, что моносахара у картофеля в дневные часы, очевидно, находятся, в основном, в жилках листьев, поскольку, при просматривании срезов под микроскопом, можно было ясно обнаружить локализацию сахара в паренхиматических клетках жилок. При выдерживании растений картофеля в холодильнике при температуре $+1, +2^{\circ}$ у всех образцов наблюдалось увеличение сахаров в жилках листьев. У дикого вида *S. demissum* v. *orientale* при обычной температуре обнаруживалось ничтожное количество сахаров, тогда как после выдерживания на холоде в жилках листьев значительно увеличивалось содержание сахаров (см. рис. 3).

Динамика крахмалонакопления в ассимиляционном аппарате у картофеля

Динамика крахмалонакопления у картофеля имеет суточные и сезонные отличия, обусловленные сортовыми и видовыми особенностями. В надземной части картофеля крахмал расположен во внутреннем конечном ряде клеток коровой паренхимы — эндодерме, которая как бы отделяет клетки коровой паренхимы от паренхиматических клеток сосудисто-волокнистого пучка. Крахмалоносные влагалища имеются в стеблях, черешках и жилках листьев картофельного растения.

Кроме того, мы обнаружили крахмал в коровой и сердцевинной паренхиме стебля, в паренхиматических клетках сосудисто-волокнистого пучка и в пластидах паренхиматических клеток листьев. В устьицах картофельного листа всегда обнаруживался крахмал (см. рис. 4). В паренхиме листьев крахмал находится в наиболее неустойчивом состоянии. Так, например, при подсыхании зафиксированных листьев в паренхиме крахмал не обнаруживался, в то время как в крахмалоносных влагалищах жилок листьев и в устьицах, под воздействием иодхлоралгидрата, наблюдалось интенсивное окрашивание пластид. Минимальное содержание крахмала в тканях картофельного растения в наших исследованиях наблюдалось в 6 часов утра. В это время у большинства изучавшихся образцов при воздействии иодхлоралгидратом не обнаружено крахмала

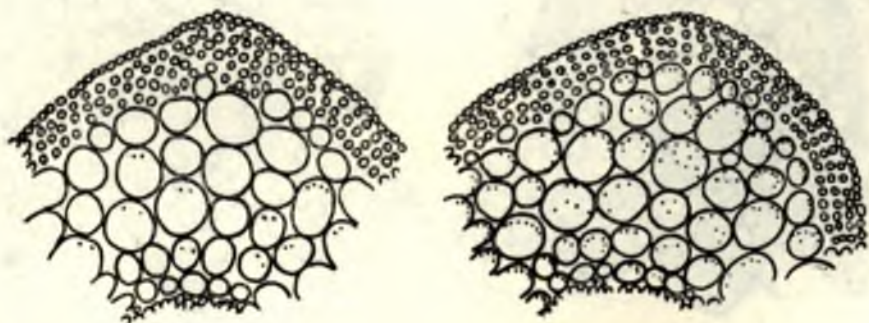


Рис. 3. Поперечные срезы через главную жилку листа дикого вида картофеля *S. demissum* после обработки фелинговой жидкостью при обычной температуре (слева) и после промораживания в холодильнике.

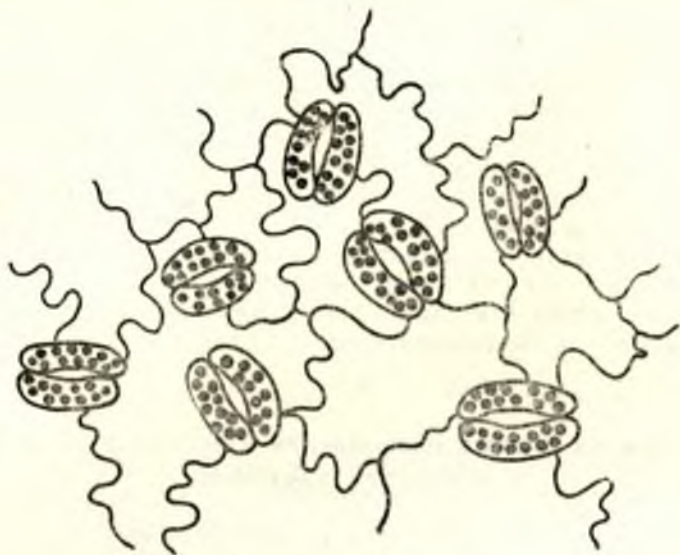


Рис. 4. Крахмал в устьищах картофельного растения.

в паренхиме листьев. На средней жилке доли листа и на средней жилке сложного картофельного листа крахмал обнаруживался, у большинства образцов, лишь в крахмалоносных влагалищах. Наименьшее содержание крахмала в крахмалоносных влагалищах жилок листьев и стеблей наблюдалось в данное время у морозостойких образцов картофеля видов: *S. punae*, *S. schreiteri* (см. рис. 5), *S. demissum*, у гибрида 32—102 Эпикур $\times$ *S. curtilobum* и у скороспелых сортов Мурманского и Имандры. У большинства культурных сортов, как например Берлихинген (см. рис. 6), Трудовой и у некоторых межвидовых немо-

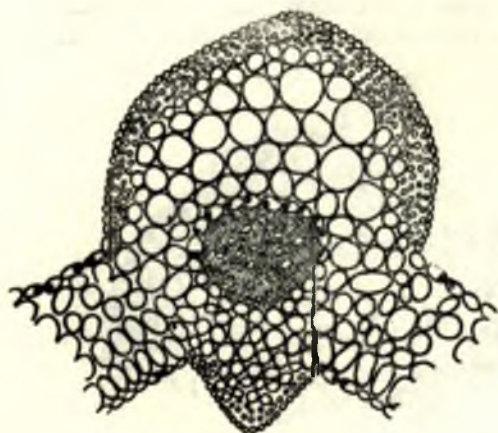


Рис. 5. Поперечный срез через среднюю жилку доли листа дикаго вида *S. schreiteri*, 6 ч. утра.

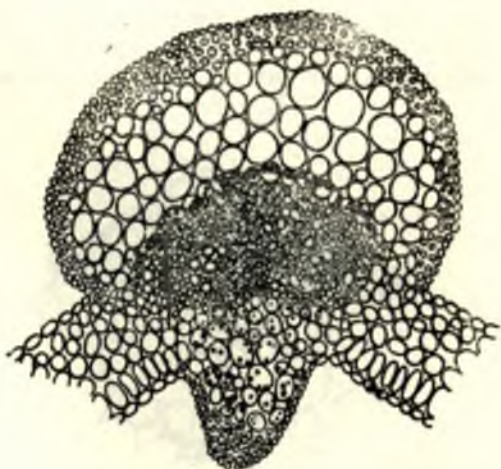


Рис. 6. Поперечный срез через среднюю жилку доли листа. Сорт Берлихинген, 6 ч. утра.

розостойких гибридов, как-то: Зверевой 2—7 $\frac{S. tuberosum}{S. schreiteri} \times \frac{S. schreiteri}{S. tuberosum}$ в крахмалоносных влагищах жилок и стеблей крахмала было значительно больше (сравни рис. 5 и 6). Причем в стеблях у данных образцов крахмал обнаруживался также в коровой и сердцевинной паренхиме. При фиксировании образцов картофеля во время заморозков (конец первой декады сентября, в утренние часы) листья и стебли как неморозостойких, так и морозостойких образцов картофеля погружались в спирт в замерзшем состоянии. В это время в листьях диких видов *S. rupaе*, *S. schreiteri* и у морозостойкого гибрида 32—102 было обнаружено лишь ничтожное количество крахмала в отдельных клетках крахмалоносного влагища. У морозостойкого вида *S. demissum v. orientale* в листьях и стеблях, зафиксированных во время заморозков в утренние часы, уменьшалось содержание крахмала по сравнению с фиксированием их при обычных условиях. Причем у данных образцов, при просмотривании под микроскопом, зафиксированные части листьев и стеблей не отличались от таковых, зафиксированных при обычных условиях температуры.

У культурных сортов картофеля: Берлихинген, Агрономический и у гибрида 391—108 *S. tuberosum* $\times$ *S. demissum*, зафиксированных во время заморозка, наблюдалось разрушение тканей листьев и стеблей, а в жилках листьев наблюдалось большее содержание крахмала, чем при положительных температурах.

В 10 часов утра увеличивалось содержание крахмала в тканях. В этот срок у большинства образцов под воздействием иодхлоралгидрата окрашивалась паренхима листа. Однако в большинстве случаев окрашивание достаточно ясно видно лишь под большим увеличением. В жилках листьев клетки крахмалоносного влагища почти полностью заполнены крахмалом. У морозостойкого вида *S. demissum v. orientale*, у вида *S. andigenum*, у сорта Имандра и других образцов в крахмалоносном влагище и в коровой и сердцевинной паренхиме стеблей наблюдалось изобилие крахмала.

В 14 часов дня было обнаружено максимальное содержание крахмала в листьях картофеля. Так, при фиксировании материала во время цветения и бутонобразования, у всех изучавшихся образцов картофеля пластиды в клетках паренхимы листа были окрашены в ярко-фиолетовый цвет (рис. 7). В это же время наблюдалось увеличение крахмала в жилках листьев. Так, например, у Берлихингена, Мурманского, Имандры, у гибрида 4—109 Эпикур $\times$ *S. curtilobum* и у других, в жилках листьев крахмал был обнаружен в крахмалоносных влагищах и в паренхиме между сосудами, а в стеблях крахмал был в крахмалоносных влагищах и в коровой и сердцевидной паренхиме.

У диких видов *S. demissum*, *S. rupaе* и *S. schreiteri* в жилках листьев и в стебле крахмал был обнаружен лишь в крахмалоносных влагищах. В 18 часов



Рис. 7. Поперечный срез через паренхиму листа дикого вида *S. schreiteri*. Пластиды клеток интенсивно окрашены.

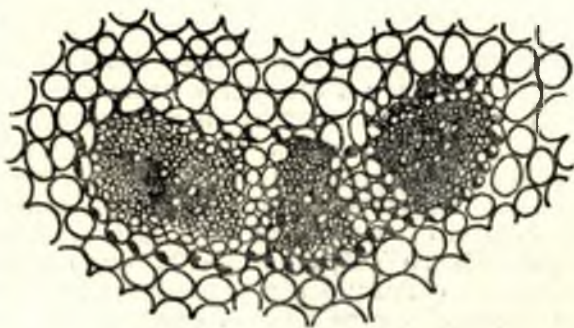


Рис. 8. Поперечный срез через главную жилку листа дикого вида картофеля *S. demissum*.

У диких видов *S. demissum*, *S. pumae* и *S. schreiteri* на средней жилке сложного картофельного листа крахмалоносное влагалище выражено вокруг сосудистых пучков (см. рис. 8), тогда как в другие часы суток оно выражено лишь с нижней стороны жилки (см. рис. 5 и 6). У диких видов *S. schreiteri* и *S. pumae* в стеблях крахмал обнаружен в крахмалоносном влагалище (см. рис. 9). У большинства культурных сортов в данный срок в стеблях отмечается изобилие крахмала (см. рис. 10).

В 22 часа в паренхиме листьев крахмал обнаруживался лишь у вида *S. andigenum*, гибрида 219—3 (*S. demissum* × *S. andigenum* × *S. tuberosum*) и у сорта Снежинка. У других изучавшихся образцов крахмала не было обнаружено.

В жилках листьев в крахмалоносных влагалищах крахмал был обнаружен у гибрида 32—102 Эпикур × *S. curtilobum* и у сортов Мурманский и Агрономический. У диких видов *S. schreiteri*, *S. pumae* и гибрида 248—9 (*S. demissum* × *S. andigenum* × *S. tuberosum*) крахмал обнаруживался в крахмалоносных влагалищах и в паренхиме сосудисто-волокнистого пучка.

У сортов Берлихинген, Трудовой, у вида *S. andigenum* и у гибрида 4—109 Эпикур × *S. curtilobum* крахмал был обнаружен в коровой паренхиме жилок и в паренхиме проводящего пучка.

Таким образом, в 18 и 22 часа наблюдался как бы усиленный отток крахмала из долей листьев в среднюю жилку.

В 2 часа ночи у большинства исследованных об-

у большинства образцов картофеля наблюдалось более бледное окрашивание паренхимы листа под воздействием иодхлоралгидрата. В жилках листьев крахмал обнаруживался в коровой паренхиме и в паренхиме сосудисто-волокнистых пучков. Исключение из этого составаляли сорта: Имандра, Мурманский, Зазерский, у которых в данный срок крахмал обнаруживался лишь в крахмалоносных влагалищах.

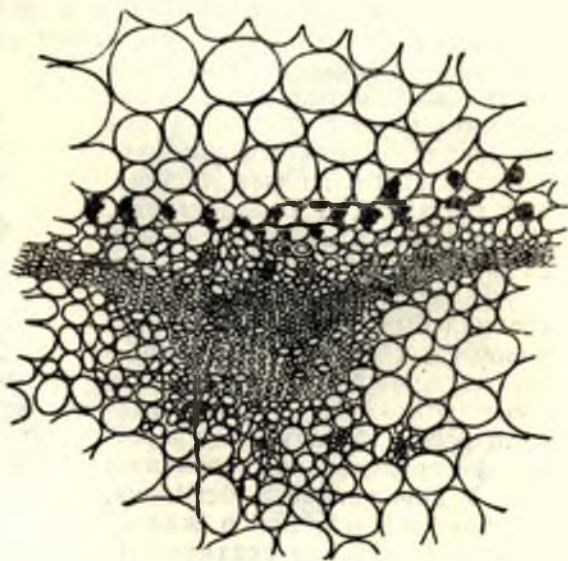


Рис. 9. Поперечный срез через стебель дикого вида картофеля *S. schreiteri*, 18 час.

разцов, как-то: сорт Берлихинген, вид *S. andigenum*, гибрид 76—24 (*S. acaule* × *S. tuberosum*), 4—109 Эпикур × *S. curtilobum* и у других образцов наблюдалось изобилие крахмала в коровой и сердцевинной паренхиме стебля (аналогично рис. 10).

У сорта Мурманский и у морозостойкого гибрида 32—102 в стеблях крахмал был обнаружен лишь в крахмалоносных влагищах. У диких морозостойких видов картофеля *S. punae*, *S. schreiteri* и *S. demissum* в стеблях крахмал был обнаружен в крахмалоносном влагище и в сердцевинной паренхиме — небольшие скопления вблизи сосудисто-волокнистых пучков. В конце вегетационного периода у большинства изучавшихся образцов увеличивалось содержание крахмала в стеблях. Так, например, во время бутонизации (середина июля) у сорта Имандра, дикого вида *S. andigenum* и у ряда других образцов в стеблях крахмал обнаруживался в крахмалоносном влагище, тогда как в середине августа (период цветения) крахмал был обнаружен во влагище и в коровой и сердцевинной паренхиме стебля.

Кроме того, к концу вегетации увеличивалось количество крахмала в паренхиматических клетках вокруг мелких жилок листьев. Так, например, при фиксировании листьев в начале сентября крахмал стал хорошо заметен в паренхиме мелких жилок листа (см. рис. 11).

В 2 часа ночи у морозостойких видов картофеля *S. punae*, *S. schreiteri* и *S. demissum* наблюдалось уменьшение крахмала в стеблях и в жилках листьев. У морозостойкого гибрида 32—102 наблюдалось снижение содержания крахмала в жилках листьев, тогда как в стеблях содержание крахмала увеличивалось. В это время у данного гибрида крахмал обнаруживался в крахмалоносном влагище и в сердцевине, тогда как в 22 часа



Рис. 10. Поперечный срез через стебель картофеля сорта Берлихинген.

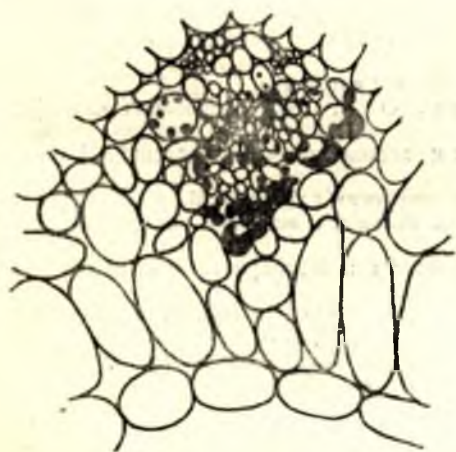


Рис. 11. Поперечный срез через мелкую жилку доли листа гибрида 76—24 (*S. acaule* × *S. tuberosum*).

обнаруживались лишь единичные зерна крахмала в крахмалоносном влагалище.

При фиксировании картофеля в ночной период при отрицательных температурах у морозостойких видов картофеля *S. schreiteri*, *S. rupaе* и *S. curtilobum* и у гибрида 32—102 Эпикур $\times$ *S. curtilobum* в тканях листьев и стеблей было меньше крахмала по сравнению с фиксированием их в обычных условиях. Кроме того, морозостойкие образцы картофеля в данный период уступали по содержанию крахмала культурным сортам.

ВЫВОДЫ

Морозостойкие виды и гибриды картофеля отличаются от неморозостойких видов и сортов картофеля суточным ходом динамики углеводного обмена. У морозостойких видов и гибридов картофеля в ночной период, особенно при пониженных температурах, наблюдалось более высокое содержание растворимых сахаров и пониженное содержание крахмала по сравнению с неморозостойкими видами и сортами картофеля.

В отдельных органах картофельного растения содержание растворимых сахаров и крахмала претерпевает значительные изменения по фазам роста и в течение суток. Так, например, в стеблях у диких морозостойких видов картофеля наибольшее содержание крахмала наблюдается в ночной период, а в листьях — в дневные часы.

В заключение считаю своим долгом выразить благодарность заведующему лабораторией анатомии растений Ботанического института АН СССР доктору биологических наук В. Г. Александрову и коллективу сотрудников этой лаборатории за ценные методические указания при проведении данной работы.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., Тимофеев К. Е., Цхакая Н. Е., Шанидзе М. А. 1926. О суточных изменениях содержания крахмала в листьях, имеющих вокруг жилок резко выраженную паренхиматозную обкладку. Журнал Русского ботанического общества, том II, № 1—2.
- Букасов С. М., Камераз А. Я. 1948. Селекция картофеля. М.—Л., Сельхозгиз.
- Джапаридзе Л. И. 1953. Практикум по микроскопической химии. „Советская наука“.
- Заленский О. В. 1955. Фотосинтез и морозостойкость сельскохозяйственных растений в условиях высокогорного Памира. Труды Ботанического института им. В. Л. Комарова, сер. IV, в. 10.
- Лехнович В. С. 1948. Культура картофеля. Сельхозгиз.
- Лехнович В. С. и Воскресенская О. А. 1952. Апробация картофеля. Сельхозгиз.
- Максимов Н. А. 1913. О вымерзании и холодостойкости растений. Известия Императорского лесного института, в. XXV.
- Максимов Н. А. 1941. Краткий курс физиологии растений. М., Сельхозгиз.
- Новиков В. А. 1931. Отношение яровых посевов к весенним заморозкам. Журнал опытной агрономии юго-востока, т. IX, в. 2.
- Новиков Ф. Н. 1937. Отношение картофеля к неблагоприятным внешним условиям. Картофель. Сборник НИИКХ. М., Сельхозгиз.
- Туманов И. И. 1931. Закаливание озимых растений к низким температурам. Труды по прикладной ботанике, селекции и генетике, т. 25, в. 3.
- Туманов И. И. 1940. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М., Сельхозгиз.