

УНИВЕРСИТЕТ ДРУЖБЫ НАРОДОВ
имени ПАТРИСА ЛУМУМБЫ

Кубанская рисовая опытная станция

20110

На правах рукописи

НАРАЯНАН НАМБУДИРИ К. М.

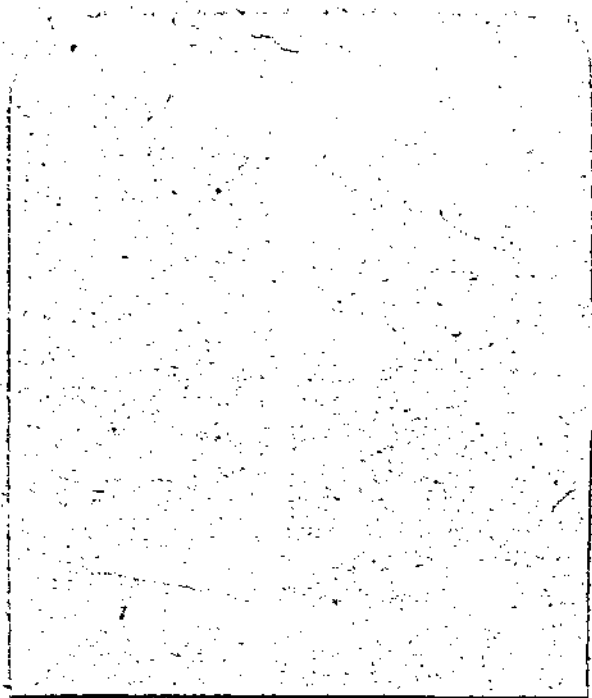
ФИЗИОЛОГИЯ ПОКОЯ СЕМЯН РИСА

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель — кандидат биологических наук
А. П. СМЕТАНН

МОСКВА — 1966

Рис - Селлер и Селлерс



УНИВЕРСИТЕТ ДРУЖБЫ НАРОДОВ имени ПАТРИСА ЛУМУМЫ

КУБАНСКАЯ РИСОВАЯ ОПЫТНАЯ СТАНЦИЯ

На правах рукописи

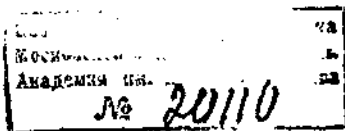
Нараллан Намбудури К.М.

ФИЗИОЛОГИЯ ПОКОЯ СЕМЯН РИСА

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель -
кандидат биологических
наук А.П. СМЕТАНИН

Поселок Рисоопытный - Москва
1966



Диссертационная работа выполнена на Кубанской рисовой опытной станции Славянского района Краснодарского края в период 1963-1965 гг. Часть лабораторных анализов проведена на кафедре биохимии Краснодарского политехнического института.

Объем диссертации - 140 страниц машинописного текста. Экспериментальная часть диссертации состоит из 4 глав. В тексте 28 таблиц, 4 графика, 2 рисунка и 2 фото.

Список использованной литературы включает 212 работ на русском и иностранном языках.

Защита диссертации состоится в 15 час.
" 29 " июня 1966 года на заседании Ученого Совета Университета дружбы народов имени Патриса Лумумбы.

Просьба принять участие в защите либо направлять отзыв на автореферат по адресу: г. Москва, 5-й Донской проезд, дом 7.

ВВЕДЕНИЕ

Рис является одной из важнейших зерновых культур, возделываемой человечеством с глубоких времен. В настоящее время он занимает после пшеницы второе место в мире по посевной площади и первое место по валовому сбору зерна.

В связи с наличием колоссального разнообразия форм и высокой пластичностью риса, он возделывается в настоящее время в различных климатических зонах, как в тропиках, так и далеко за их пределами, доходя до 47-48° с.ш. В зависимости от условий возделывания и ряда других факторов урожайность риса по районам оказывается различной.

Известно, что рис возделывается главным образом ради семян. Поэтому все внимание земледельца сосредоточено на факторах, которые влияют на величину урожая зерна. Наряду с задачей формирования наибольшего количества зерна немаловажным является сбор всего образовавшегося зерна без потерь. Форм путей потерь зерна много: они могут быть организационного, механического и даже биологического характера. Среди последних потери урожая от прорастания зерна на корню имеют большое значение, хотя для части районов его возделывания.

В условиях советского рисосеяния прорастание зерновок риса на метелках — явление очень редкое. Оно отмечается в отдельные годы при повреждении зародыша вредителями и в годы с дождливой осенью в период уборки или же при полегании посевов. По нашему наблюдению, все районированные сорта Советского Союза при условиях переувлажнения, а также при полегании и попадании зерновок в воду перед

уборкой прорастают. В тропических же рисосеющих районах ряда стран Юго-Восточной Азии, в которых рис созревает при повышенной влажности воздуха и при высокой температуре, прорастание зерновок на корню обычное явление. При этом у неустойчивых сортов прорастание части зерновок происходит еще при нахождении метелок в воздухе, а при полегании растений оно достигает 100%. В таких районах необходимость создания устойчивых к прорастанию сортов бесспорна, хотя длительное и затяжное прорастание также нежелательно, поскольку часть семян должна использоваться для посева вскоре после уборки.

Данное явление у риса являлось предметом исследований немногих авторов. Кондо (1918) впервые высказал мнение, что устойчивость к прорастанию на корню связана с недостатком ферментов, а послеуборочное дозревание есть процесс, сопряженный с формированием необходимых ферментов. Шаниугасундаром (1953) доказал, что данный признак передается по наследству. Другие исследователи связывают устойчивость с свойством покровных тканей семени. Как видно при беглом показе работ, устойчивость к прорастанию на корню объясняется исследователями несколькими причинами и не всегда определено. Изучение же этого явления представляет большой практический и теоретический интерес, поскольку раскрытие его закономерностей позволит сознательно и направленно проводить отбор сортов по тем или иным признакам. С этой целью была проведена настоящая работа на Кубанской рисовой опытной станции.

При разработке темы и выполнении работы нами изучались:

1. Степень устойчивости 333 образцов, представляющих разные районы рисосеяния земного шара, и была проведена их группировка по классам устойчивости и неустойчивости.
2. Изменение химического состава, происходящее в зерновках, как устойчивых, так и неустойчивых к прорастанию сортов в период созревания и послеуборочного дозревания.

3. Значение покровных тканей семян в проявлении покоя.

4. Наличие в зерновках водорастворимых ингибиторов или стимуляторов прорастания.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Исследования проводились в полевых условиях, а также на вегетационном участке Кубанской рисовой опытной станции Славянского района Краснодарского края в период 1963-1965 гг. Лабораторные анализы были проведены частично на станции, а отдельные - на кафедре биохимии Краснодарского политехнического института.

С целью подбора соответствующего материала для исследования проводилось изучение 333 форм мировой рабочей и общей коллекции станции, отражающих все основные районы рисосеяния земного шара, включая 25 селекционных сортов Советского Союза. Способность к прорастанию на корню этих форм выявлялась путем помещения метелок в условиях насыщенного парами воды воздуха и погружения в воду. У каждой формы отбиралось 10 метелок одного дня цветения (днем цветения считался третий день от начала раскрытия первого колоска на метелке); на 31-й день после цветения пять из них погружались в воду чека, а остальные пять помещались под каркас, обтянутый полиэтиленовой прозрачной пленкой размером 50 x 110 см. Для насыщения воздуха камеры влагой применялось распыление воды под пленкой при помощи пульверизатора. Нижняя часть камеры удерживалась под водой. Подсчет проросших и непроросших зерновок проводился через 10 суток. За проросшие были приняты зерновки, у которых проросток достиг 1-2 мм. По проценту наклюнувшихся семян устанавливалась степень неустойчивости к прорастанию на корню.

По результатам прорастания в воде были отобраны 104

формы. Устойчивость к прорастанию этих 104 форм была повторно исследована в лабораторных условиях для получения данных о периоде покоя. Спустя 36 дней после цветения (что было принято за время полного созревания) они были убраны и обмолены. В день уборки проведено определение всхожести согласно ГОСТу и подсчитан средний процент всхожести. Определение повторялось через каждые 10 дней, в течение 3 месяцев.

По результатам полевых, а также лабораторных опытов, были отобраны 4 сорта (Вир 1755 и 487 – устойчивые и Красноармейский 318 и ВПР 4578 – неустойчивые к прорастанию на корню), обладавшие контрастирующим признаком в максимальной степени, и все дальнейшие исследования в основном были проведены с семенами этих сортов.

Взятые сорта выращивались как на поле, так и на вегетационном участке.

В полевых условиях растения выращивались согласно агротехническим рекомендациям станции. Поле удобрялось следующими удобрениями:

основное:	N_2	- 90 кг действующего начала на Га;
	P_2O_5	- 90 кг "- "
подкормка:	N_2	- 30 кг "- "

Основное удобрение вносилось перед дискованием, а подкормка в фазе 3-4 листьев. Нормы высева из расчета 5 млн. всхожих зерен на гектар.

На вегетационном участке рис выращивался в сосудах емкостью 7,5 л, которые наполнялись 6 кг почвы с монокультурного чека рисового поля, где рис по рису сеялся 29 лет. Перед набивкой в сосуды почва просеивалась на грохоте с отверстиями 10 x 10 мм и тщательно смешивалась с удобрениями. Удобрения давались в виде питательной смеси Д.И. Прянишникова, в которой азотнокислый аммоний заменялся двойной дозой сернокислого аммония. В каждый сосуд высевалось по 20 наклюнувшихся семян. В период появления

третьего листа всходы прореживались с оставлением 10 оди-
наковых растений на сосуд.

Связь между длительностью периода покоя отдельных
колосков и их раскрытием на метелке установилась путем
периодического определения лабораторной всхожести отдель-
ных зерновок по дням их цветения на метелке.

Качественный состав аминокислот и количественное со-
держание сахаров определялись хроматографией на бумаге в
ходе созревания и послеуборочного дозревания по Магницко-
му и др. (1959).

Жиры определялись методом сокслета (Вальтер и др.,
1957).

Кислотное число определялось по методу Иванова (1946)

Количество воды, требуемое для прорастания семенами
сортов обеих групп, установилось путем проращивания семян
в лабораторных условиях и определения всхожести в толь-
ко что наклюнувшихся семенах.

Содержание общего и белкового азота определялось по
микродельфалу. Небелковый азот находился по разнице в со-
держании общего и белкового азота.

Интенсивность дыхания семян сортов обеих групп опре-
делялась на приборе Варбурга в разных фазах созревания и
послеуборочного дозревания. Определение дыхания проводи-
лось в течение 60 мин. при $t = 25^{\circ}$ (Семихатова и Чула-
новская, 1965).

Активность цитохромоксидазы, полифенолоксидазы и де-
гидрогеназы определялась газометрически также на приборе
Варбурга.

Каталаза определялась газометрическим методом (Ерма-
ков и др., 1952).

Влияние покровов семени на его всхожесть изучалась
путем проращивания свежесобранных семян в определенных ла-
бораторных условиях в следующих вариантах:

прорастание зерновок:

1) без цветочных чешуй;

2) без плодовой оболочки и семенной кожуры;

- 3) один зародыш без эндосперма;
- 4) со снятой плодовой оболочкой и семенной кожурой над зародышем;
- 5) обычные семена - контроль.

Число семян в каждом варианте - 50. Повторность опыта двукратная. На 10-й день после закладки опыта проводился подсчет проросших и непроросших семян и выводился средний процент всхожести. Чтобы проследить за изменением участия покровов семени в его прорастании с течением времени, определение всхожести у семян двух устойчивых сортов повторялось в тех же вариантах через 10 дней на протяжении всего периода послеуборочного созревания.

Место и скорость поступления воды в зерновку определялись способом укладывания части семян в увлажненный песок зародышем вниз, а части же зародышем вверх. Ход поглощения воды зерновками определялся взвешиванием через каждые 6 часов в течение 2 суток.

Проницаемость покровов семени для воды во времени изучалось определением динамики поглощения воды семенами 4 сортов, 2 устойчивых и 2 неустойчивых. Семена этих сортов сразу после уборки (на 37-й день после цветения) и через месяц с цветочными чешуями и без них или без плодовой оболочки и семенной кожуры 45 проб (по 3 зерновки) по каждому варианту и сорту отдельно взвешивались на торсионных весах и укладывались одновременно на увлажненный песок в чашки Петри, которые помещались в термостат при 25°C. Поглощение зерновками влаги определялось через 1, 2, 4, 8, 16, 24, 32, 40 и 48 часов. Перед взвешиванием семена осторожно обжимались фильтровальной бумагой, а поверхность семени обсушивалась обдуванием холодным воздухом из фена в течение 10-15 сек., после чего определялся абсолютно сухой вес.

Проницаемость покровов семени для кислорода и углекислого газа определялась у семян двух сортов - ВИР-1755 (устойчивый) и Красноармейский 313 (неустойчивый). В день уборки определялась интенсивность дыхания на аппарате Вар-

бурга, в семенах одинаковой влажности с цветочными чешуями, без них или без плодовой оболочки и семенной кожуры. Опыт повторялся через месяц.

Наличие в свежубранной зерновке водорастворимых ингибиторов или стимуляторов прорастания изучалось в двух опытах. В первом опыте свежубранные семена с цветочными чешуями и без них 4 сортов (два устойчивые и два неустойчивые) промывались в проточной воде в течение 24 часов, и потом у них определялась лабораторная всхожесть по ГОСТу при 25°C. Контролем служили семена без промывки.

Во втором опыте водорастворимые фракции разных элементов, входящих в состав семени, — чешуи, зародыша и эндосперма разных сортов отдельно экстрагировались. Определялось влияние экстракций этих элементов на прорастание свежубранных семян, как устойчивых так и неустойчивых к прорастанию сортов.

Было изучено также влияние обработки семян некоторыми веществами на их всхожесть в свежубранном состоянии.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

А. Группировка сортов

Из 333 образцов мировой коллекции отбирались формы, принадлежащие к различным группам по прорастанию. Способность к прорастанию на корню в фазе полной спелости зерна изучалась в полевых условиях. Результаты показаны в табл. I. В ней представлены данные по 14 образцам, относящимся к различным разновидностям и экологическим группам.

Таблица I

Устойчивость сортов к прорастанию
на корню

При- своен- ный номер	Номер- ката- лога ВИРа или на- звание сорта	Происхожде- ние	Разновид- ность	Процент про- росших зерен		Цвет соло- мины
				во влаж- ной каме- ре	под водой	
I	2185	Индия	nova	-	17,1	3 ^{x)}
2	2197	Индия	italica	-	85,0	2
3	4044	Китай	vulgaris	-	3,7	-
4	590I	Китай	italica	-	98,7	4
5	2157	Япония	subvulgaris	1,5	80,3	-
6	Вазе Бозу	Япония	italica	9,7	71,0	-
7	4578	СССР Д.Вк.	zerovschanica	22,2	98,8	-
8	2578	СССР Д.Вк.	vulgaris	-	7,6	2
9	487	Уз.ССР	caucasica	-	1,5	3
10	Уз.РСС 288	Уз.ССР	vulgaris	-	21,6	3
II	1755	Аз.ССР	janthoceros	-	0,7	2
12	610	Аз.ССР	vulgaris	-	77,0	3
13	ВРС 325	СССР-Кубань	janthoceros	-	3,3	2
14	Красно- армей- ский-313	СССР-Кубань	zerovschanica	26,2	86,4	2

x) 2 - зеленая; 3 - светло-зеленая; 4 - желтая.

Как видно из полученных данных, различные формы обладают неодинаковой устойчивостью к прорастанию на корню. Из III образцов, испытанных во влажной камере, прорастание колебалось от 0 до 26,2%, а при проращивании в воде способность разных форм к прорастанию варьирует с 0,7 до 98,8%.

Мы отнесли к устойчивым сортам те, у которых процент прорастания на корню (в воде) был меньше 5, а к неустойчивым те, у которых всхожесть была выше 80%. Все остальные отнесены к промежуточной группе и из опыта были исключены.

Если обратить внимание на происхождение сортов по районам рисосеяния, то в первую очередь можно установить, что устойчивость к прорастанию на корню является сортовым признаком, не имеющим связи с районом происхождения сорта или формы. Примером тому может служить тот факт, что среди сортов китайского происхождения есть устойчивые и неустойчивые к прорастанию на корню формы. То же самое наблюдается и среди форм дальневосточного, кубанского и азербайджанского происхождения.

В условиях опыта у всех испытанных сортов - и устойчивых и неустойчивых без исключения - процент прорастания зерновок в насыщенном парами воды, воздухе всегда был меньшим, чем в воде. Это, по всей вероятности, связано с наличием в зерновках недостаточного количества влаги для прорастания, когда они находились в переувлажненном воздухе. В связи с этим следует отметить, что, по мнению Крокера и Бартона (1955), для поглощения влаги в количестве, достаточном для прорастания, семена должны находиться в соприкосновении с капельножидкой влагой.

Отмечено, что никакой связи между процентом прорастания зерновок и состоянием соломы во время прорастания не имеется. Определяя цвет соломы, мы брали пожелтение соломины за показатель отмирания ее, а зеленую окраску связывали с жизнеспособностью соломины. Формы с пожелтевшей соломиной, т.е. отмершей, дали разный процент проросших зерновок, и наоборот, образцы с зеленой - функционирующей соломиной дали приблизительно одинаковый результат.

Судя по общему итогу распределения образцов по классам по проценту прорастания в воде, следует отметить, что из 833 изучавшихся образцов абсолютно устойчивым сортом,

у которого проросло менее одного процента зерновок, оказались только один образец - Вир 1755 из Азербайджана; 38 имели процент прорастания на корню выше 80, т.е. могли считаться физиологически вполне созревшими. Таким образом, в условиях Кубани послеуборочное дозревание семян риса может считаться правильным.

В целях определения длительности послеуборочного дозревания устойчивости к прорастанию была повторно исследована у 104 образцов в лабораторных условиях, на протяжении 3 месяцев через каждые 10 дней. Данные по 14 типичным образцам показаны в табл.2.

Таблица 2

Всхожесть семян риса разных сортов в послеуборочный период (в процентах)

Присвоенный номер	Количество дней после уборки									
	1	10	20	30	40	50	60	70	80	90
1	30	18	61	81	93 ^x	80	92	92	94	94
2	49	43	65	87	94	77	84 ^x	92	88	96
3	96 ^x	99	100	97	100	100	100	100	100	100
4	99 ^x	99	99	99	100	100	100	100	100	99
5	98 ^x	97	98	99	99	99	99	99	100	100
6	98 ^x	98	98	99	99	99	99	100	99	99
7	100 ^x	100	100	100	100	98	99	99	100	99
8	62	99 ^x	100	100	100	100	100	99	99	100
9	18	44	83	83	97 ^x	97	97	100	100	100
10	99 ^x	100	99	100	100	99	100	100	99	100
11	3	42	83	100 ^x	98	99	100	100	99	100
12	83	98 ^x	99	99	98	99	98	99	99	99
13	82	65	66	99 ^x	98	99	98	99	95	100
14	100 ^x	99	99	99	100	99	99	100	100	99

x) Окончание прохождения периода покоя.

Результаты, полученные в опыте, подтверждают данные полевых опытов. Например, ВИР 2135, 487, 1755, ВРОС 325 и др., показавшие низкий процент прорастания в полевом опыте, дали сравнительно низкий результат и в лабораторных условиях. Такие же номера, как ВИР 3901, 4573, 610 и Красноармейский 313, и в полевом опыте и в лабораторном дали одинаково высокий процент всхожести. Отсюда можно сделать заключение, что материнское растение очень мало влияет на прорастание семян риса на корню.

Устойчивые к прорастанию сорта дают постепенно нарастающий показатель как энергии прорастания, так и всхожести, тогда как неустойчивые к прорастанию — одинаковый во времени высокий процент энергии прорастания и всхожести. Вместе с тем нарастание жизнеспособности (т.е. всхожести) у разных устойчивых форм не одинаково во времени. Максимальный процент энергии прорастания и всхожести после уборки у разных форм наступает через различное количество дней. Так, образец ВИР 2578 для этого требует 10 дней, для ВИР 1755 — 30 дней и для ВИР 2135 и 487 — 40 дней хранения. При дальнейшем хранении в течение 3 месяцев энергия прорастания и всхожесть у всех сортов удерживается приблизительно на одном уровне. Из этого можно заключить, что длительная периода покоя у разных устойчивых форм риса — разная. В связи с этим вытекает вывод, конечно в пределах известного допущения, что чем меньше процент прорастания на корню, тем длиннее период покоя у такой формы.

На протяжении дозревания процент всхожести семян нарастает постепенно, а не внезапно. Этот факт подвергался изучению некоторыми исследователями по другим злаковым культурам; авторы пытались связывать данное явление с ходом цветения, так как раскрытие отдельных колосков в пределах метелки, а тем более всего растения происходит не одновременно. С целью установления связи между раскрытием отдельных колосков на метелке и длительностью дозревания зерновок риса, нами периодически определялась всхожесть семян устойчивого и неустойчивого сорта по зерновкам, об-

разованным колосками разных дней цветения. Полученные данные говорят о том, что зерновки, сформированные колосками первых дней цветения, прорастают раньше, а зерновки колосков, которые отцвели позже, — позднее. Это говорит о том, что длина периода покоя отдельных зерновок имеет прямую связь с их раскрытием на метелке.

Б. Изменения в зерновках при созревании и послеуборочном дозревании

Устойчивость к прорастанию на корни, как ценный хозяйственный признак, может объясняться и структурными особенностями зерновки или же различием в химическом составе. Для того, чтобы выяснить происходящие в семенах изменения и связать их с повышением всхожести семян устойчивых к прорастанию на корни сортов, был проведен ряд опытов.

Прежде всего содержание сухого вещества в зерновках как устойчивого, так и неустойчивого к прорастанию сортов риса увеличивается до полного созревания, в середине которого начинают проявляться не групповые, а сортовые особенности. Происходит уменьшение в содержании низкомолекулярных веществ. Таким образом, в ходе накопления сухого вещества не обнаруживается группового различия, а отмечается сортовая особенность.

Для выяснения тех изменений в химическом составе, которые происходят в семенах риса в течение созревания и послеуборочного дозревания, было проведено очень мало исследований. Тот исходный материал, из которого построены органические соединения, входящие в состав семени, поступают в семена из вегетативных частей. Исходным материалом, из которого строятся запасные углеводы и жиры, являются растворимые сахара. Для синтеза белков и нуклеотидов помимо сахаров необходимы вещества, содержащие азот, а также фосфаты и сульфаты. Белки, как известно, представляют собой вещества, состоящие из молекул крупных размеров,

большинство из них при гидролизе дает в конечном счете аминокислоты.

Углеводы: в целях раскрытия природы углеводного обмена семенами мы проследили динамику растворимых моно- и дисахаров, как при созревании, так и послеуборочном дозревании.

В зерновке изучаемых сортов риса были обнаружены только три сахара — сахароза, глюкоза и фруктоза, содержание которых по мере созревания и послеуборочного дозревания в сортах обеих групп уменьшается. Хотя количество этих сахаров в зерновках неустойчивого сорта немного больше, чем в семенах устойчивого, характер их изменений при созревании и дозревании почти одинаков.

Жиры: в целях установления разницы между семенами устойчивых и неустойчивых к прорастанию на корню сортов определялось содержание жиров и также кислотное число у семян сортов, принадлежащих к обеим группам.

Результаты показали, что сорта отличаются по количественному содержанию жиров и кислотному числу. Но это различие не зависит от принадлежности сортов к какой-либо группе, так как и в группе устойчивых, и в группе неустойчивых есть сорта с высоким и низким содержанием жиров. Скорее всего содержание жиров и кислотное число представляют собой сортовой признак.

Жир может оказывать, хотя и не очень большое, влияние на водоудерживающую способность семян. С целью выяснения этого мы определяли количество воды, требуемой семенами для прорастания сортов с различным содержанием жиров в зерновке. Результаты показали, что между содержанием жиров в зерне риса и количеством воды, требуемой для прорастания, нет никаких зависимостей. Очевидно количество жиров в зерновках таково, что оно не оказывает определяющего влияния на прохождение различных физиологических процессов.

Азотистые вещества: особый интерес представляет изменение белковых веществ и продуктов их гидролиза. Исход-

ным строительным материалом для синтеза белков, как известно, являются аминокислоты, количество которых в зерновках риса сортов обеих групп, как по мере созревания так и дозревания, падает. Следовательно, количество белков в зерновках соответственно должно было возрасти. Но, по нашим данным, процентное содержание азота и белков в зерновках риса в период созревания и дозревания сохраняется почти на одном и том же уровне. Это говорит о том, что перемещение азота из стеблей и листьев в семена и изменение количества белков в созревающих семенах происходит параллельно в одном темпе с изменением количества углеводов. Это косвенно указывает на то, что количество белков и азота в зерновках в абсолютном значении возрастает по мере созревания с понижением количества свободных аминокислот. Хотя семена неустойчивого сорта в начальных фазах созревания содержат большее количество свободных аминокислот, чем семена устойчивого, к концу послеуборочного дозревания различие между ними сглаживается.

Таким образом, в созревающих семенах происходит превращение низкомолекулярных веществ в высокомолекулярные соединения, которое требует относительно большого количества энергии. Она получается зерновкой в процессе дыхания. Усиленному превращению веществ в зерновках в начальные фазы созревания соответствует и интенсивное дыхание с освобождением большого количества энергии. По мере созревания зерновок, уменьшения интенсивности дыхания происходит и понижение скорости превращения веществ. Эти наблюдения сходятся с данными Сэрбенсью (1961) и Гразесинка и др. (1962). Процессы подобных превращений в зерновках неустойчивого сорта происходят намного интенсивнее, и поэтому они дышат усиленнее по сравнению с устойчивым сортом. К концу послеуборочного дозревания разница по интенсивности дыхания между семенами сортов обеих групп сглаживается.

Изменение химического состава созревающей зерновки риса происходит под действием ферментных систем, осуществляющих синтез запасных веществ. При созревании постепен-

но падает деятельность ферментов. Определение цитохромоксидазы, полифенолоксидазы, дегидрогеназы и каталазы показывает, что у семян устойчивых и неустойчивых к прорастанию сортов в одни и те же периоды функционируют различные дыхательные системы.

Итак, полученные нами данные вполне характеризуют процесс послеуборочного дозревания, к концу которого различие между семенами сортов обеих групп по общему количеству моно- и дисахаров, по качественному составу и по количественному содержанию свободных аминокислот, по интенсивности дыхания, по активности каталазы и т.д. сглаживаются и становятся незначительными. Это сопровождается уменьшением различий по всхожести, но следует отметить, что и состав и активность ферментов полностью не отражают всех причин противоположных проявлений семян устойчивых и неустойчивых к прорастанию сортов в фазе полной спелости, когда одни становятся способными прорасти на 90 и более %, в то время как другие совсем не всходят. Данное явление остается нами не объясненным.

В. Роль семенных покровов в проявлении покоя

Покровами семян злаков являются чешуй, плодовая оболочка и семенная кожура. Значение их в сохранении долговечности семян было показано давно и неоднократно было подтверждено. Но их отношение в проявлении покоя стало известным только в начале текущего столетия, когда Хильтнер (1901) показал, что накалывание оболочки семян злаков, не прошедших послеуборочного дозревания, чрезвычайно способствует их прорастанию. Этот факт затем подверглся изучению целым рядом исследователей, большинство которых подтвердило мнение Хильтнера.

Так как по каждой группе сортов получены аналогичные данные, то в таблице представляются материалы по 2 сортам обеих групп.



Таблица 3

Значение семенных покровов в прорастании зерновок
риса (всхожесть в процентах)

Варианты опыта	Устойчивые		Неустойчивые	
	ВНР 1755	ВНР 487	Красноар- мейский 813	ВНР 4573
Без цветочных чешуй	10	7	100	84
Без плодовой оболоч- ки и семенной кожуры	100	100	29 ^x	96
Один зародыш без эндосперма	100	100	83	98
Со снятой плодовой оболочкой и семенной кожурой над зароды- шем	80	94	97	100
Семена в цветочных чешуях (контроль)	I	4	98	96

x) Поразились плесенью.

Как видно, удаление чешуй незначительно повышает всхожесть свежесобранных семян устойчивых сортов, а удаление же плодовой оболочки и семенной кожуры всей или только над зародышем скачкообразно повышает их всхожесть до максимума. У неустойчивых сортов семена с удаленными или неудаленными покровами дают одинаково высокий процент всхожести. Покровы таких семян не препятствуют прорастанию зародыша. Аналогичные данные были получены Робертсом (1961), Найром и Сахадеваном (1962). Материал табл. 3 позволяет также заключить, что семена как устойчивых так и неустойчивых к прорастанию сортов после снятия или нарушения их покровов не отличаются друг от друга и их зародыши сразу же после созревания оказываются способными к прорастанию.

Для того, чтобы проследить за изменениями в состоя-

нии покровов семени, определение всхожести у семян двух устойчивых сортов повторялось через 10 дней на протяжении всего периода послеуборочного дозревания в тех же вариантах. Результаты представлены в табл. 4.

Таблица 4

Всхожесть семян двух устойчивых форм во время послеуборочного дозревания (в процентах)

Образцы	Вариан- ты опи- та ^х)	Количество дней после уборки				
		10	20	30	40	50
ВИР 1755	1	20	38	14	28	12
	2	100	100	100	98	100
	3	100	98	100	96	100
	4	94	100	100	100	100
	5	20	10	16	18	54
ВИГ 487	1	12	48	90	84	-
	2	94	100	100	98	-
	3	96	96	100	96	-
	4	100	98	98	100	-
	5	22	56	94	86	-

- х) 1 - без цветочных чешуй;
 2 - без плодовой оболочки и семенной кожуры;
 3 - зародыш без эндосперма;
 4 - со снятой плодовой оболочкой и семенной кожурой над зародышем;
 5 - семена в цветочных чешуях (контроль).

Данные показывают, что семена устойчивых сортов с цветочными чешуйками и без них, в пределах известного допущения, дают нарастающий процент всхожести по времени, а семена с удаленными оболочками или со снятой плодовой оболочкой и семенной кожурой над зародышем, а также сами зародыши, отделенные от эндосперма, обладают высокой всхожестью.

Этот факт в совокупности с данными целого ряда исследователей указывает на то, что у зерна риса, не прошедшего послеуборочного дозревания и поэтому неспособного к прорастанию, причина, обуславливающая задержку в прорастании, кроется не в зародыше и не в эндосперме, а именно в оболочке зерна. Устранив задерживающее влияние оболочки путем выделения зародыша из невсхожего зерна или удалением оболочек зерна полностью или же только с поверхности зародыша, мы создаем условия, необходимые для прорастания зародыша, обладающего потенциально полной всхожестью.

Итак, зародыш семян риса не имеет никакого периода покоя и способен прорасти в любое время. Послеуборочное дозревание обуславливается изменениями семенных покровов и состоит в основном из процессов, связанных с изменениями увеличения проницаемости оболочек для воды, кислорода и других газов.

С целью выяснения изменений в проницаемости покровов во времени послеуборочного дозревания изучалась динамика поглощения воды семенами зерновок 4 сортов. В табл. 5 представлены данные по двум сортам — одному из каждой группы.

Из материалов таблицы видно, что цветочные чешуи являются механическим препятствием для проникновения воды в зерновку, и это препятствие, хотя и незначительное, отличается у семян как устойчивого, так и неустойчивого к прорастанию сортов почти в одинаковой степени. Однако влага к семенам, и следовательно к зародышам, покрытым цветочными чешуями, может поступать независимо от соприкасающихся с водой частей зерновок, так как она может поступать через щель в месте соприкосновения двух цветочных чешуй (верхней и нижней) и заполнять пространство между эндоспермом и цветочными чешуями. Наибольшее же препятствие для проникновения воды в зерновку оказывают плодовая оболочка и семенная кожура. Их удаление приводит к скачкообразному усилению поглощения воды. При этом вода поступает моментально, и за один час влажность зерновок достигает 27-33%. Если сопоставить поглощение воды зерновками устой-

Таблица 5

Изменение проницаемости плодовой оболочки и семенной кожуры для воды в период послеплодородного дозревания (влажность в процентах)

Длительность пребывания в воде в часах	В день уборки			Через месяц		
	1 ^х	2	3	1	2	3
ВНР 1755 (устойчивый)						
0	10,7	11,8	12,2	9,0	9,2	9,7
1	16,3	16,9	31,5	16,7	16,8	27,0
2	17,3	19,2	31,7	17,1	16,8	27,0
4	20,0	22,4	32,1	18,0	19,2	27,2
8	21,7	25,9	32,5	20,0	21,6	27,6
16	23,1	29,4	33,1	21,5	24,0	27,7
24	24,9	30,1	31,1	23,9	26,3	29,1
32	26,3	30,4	33,6	25,1	26,1	28,1
40	27,6	31,5	36,3	27,4	27,1	28,3
48	28,8	31,7	38,4	27,7	27,6	30,7
Красноармейский 313 (неустойчивый)						
0	10,3	11,2	12,4	8,7	9,3	9,9
1	17,7	19,4	32,7	16,6	18,7	27,5
2	19,2	22,3	32,6	12,8	20,4	27,8
4	21,5	26,0	32,9	19,4	22,4	27,4
8	24,4	29,3	33,1	22,0	25,0	28,3
16	27,7	31,1	35,0	24,8	26,8	28,6
24	29,7	32,3	34,1	25,6	28,4	28,8
32	30,1	33,7	35,6	27,3	28,9	28,8
40	31,9	34,8	39,1	28,2	30,8	27,8
48	33,4	36,0	40,7	28,6	31,0	27,4

- х) 1 - семена с цветочными чешуйками;
 2 - семена без цветочных чешуек;
 3 - семена без плодовой оболочки и семенной кожуры.

чивого и неустойчивого сорта с удаленными и неудаленными оболочками, то станет ясно, что плодовая оболочка и семенная кожура в основном определяют скорость поступления воды той или иной группы сортов. Причем оболочка устойчивого сорта по сравнению с неустойчивым более способна препятствовать поглощению воды. Эта способность ярко проявляется у свежесобранных семян устойчивого сорта, особенно в начальные периоды набухания, а по мере хранения эта способность терится.

Итак, плодовая оболочка и семенная кожура у свежесобранных семян в первые 4 часа набухания препятствует поступлению воды в зерновку. Судя по общему количеству поглощенной воды семенами устойчивого и неустойчивого сорта, сразу после уборки и через месяц, можно заключить, что по мере хранения семена как устойчивого, так и неустойчивого сорта становятся менее способными поглощать воду. Однако одними различиями в набухании не всегда можно объяснить отличия в прорастании двух типов семян. Как известно, для прорастания нужна не только вода, но и кислород. Поэтому в объяснении устойчивости к прорастанию будет иметь немалое значение проницаемость этих оболочек для газов, и в частности для кислорода. Данные по проницаемости цветочных чешуй плодовой оболочки и семенной кожуры для кислорода и углекислого газа сведены в табл. 6.

Из материалов таблицы видно, что цветочные чешуи и плодовая оболочка и семенная кожура препятствуют поступлению кислорода в зерновку, а также выделению углекислого газа из зерновки устойчивого и неустойчивого сортов. Причем препятствие оболочек для газов в большей степени проявляется в семенах неустойчивого сорта, особенно в начальных фазах послеуборочного дозревания. Так, в день уборки у сорта ВР 1755 различия в интенсивности поглощения кислорода от удаления чешуй составило 9,34, а от удаления оболочек - 5,37 (48,88 - 43,51), а удаление всех оболочек увеличивало проницаемость на 14,71 на 1 г сухого вещества.

Таблица 6

Проницаемость семенных покровов для кислорода и углекислоты (в мг газа на 1 г. в. в. сухого вещества за 60 мин. $t = 24^{\circ}\text{C}$)

Варианты опыта зерновки	В день уборки			Через месяц		
	погло- щено O_2	выде- лено CO_2	дыха- тель- ный коэффи- циент $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	погло- щено O_2	выде- лено CO_2	дыха- тель- ный коэффи- циент $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$
Вир 1755 (устойчивый)						
С цветочными чешуйками	34,17	25,83	0,76	30,12	27,38	0,91
Без цветочных чешуй	43,51	42,27	0,97	31,17	26,71	0,86
Без плодовой оболочки и семенной кожуры	48,88	49,36	1,01	31,13	46,70	1,50
Красноармейский 313 (неустойчивый)						
С цветочными чешуйками	41,90	35,64	0,85	40,05	30,52	0,76
Без цветочных чешуй	85,19	78,26	0,92	67,49	67,41	1,00
Без плодовой оболочки и семенной кожуры	57,63	67,58	1,15	90,39	112,25	1,24

У неустойчивого сорта абсолютные значения в прорастании оказываются большими. Следует отметить, что неустойчивые к прорастанию сорта имеют оболочки семян, более доступные проникновению газа по абсолютным значениям. С ходом послеуборочного дозревания интенсивность дыхания у семян обоих сортов падает, но препятствие оболочек для проникновения кислорода и выделения углекислого газа сглаживается только у семян устойчивого сорта.

По мере хранения семян проницаемость оболочек для газов у семян устойчивых сортов увеличивается, и это увеличение в проницаемости оболочек особенно для кислорода ярко отражает повышение жизнеспособности, т.е. всхожести семян. Следует отметить, что у семян неустойчивых сортов изменение в проницаемости оболочек для газов по мере хранения не сходится с данными всхожести семян, так как они способны прорасти с одинаковой энергией, как при уборке, так и после месячного хранения. Таким образом, одним из решающих факторов увеличения всхожести семян устойчивых к прорастанию сортов при дозревании является повышение проницаемости семенных покровов для кислорода, тогда как у неустойчивых к прорастанию сортов, эта проницаемость не оказывает никакого влияния на всхожесть семян при хранении. Подобное явление может быть связано с тем, что способность семян неустойчивых сортов энергичнее дышать во все время хранения обеспечивает зародышу достаточное количество кислорода для прорастания.

Если сравнить проницаемость оболочек для воды и газов, то можно заметить, что у риса степень проницаемости оболочек для воды коррелирует с проницаемостью для газов, и в частности для кислорода. Таким образом, плодовая оболочка и семенная кожура замедляют как скорость поступления воды при набухании, так и обмен газов при дыхании. Эти же оболочки оказались способными предохранять жизнеспособность зародыша при нахождении сухих семян в условиях пониженной температуры. Это говорит о разном проявлении физиологических функций покровов семян устойчивых и неустойчивых к прорастанию сортов.

В анатомическом строении этих оболочек у семян как устойчивых, так и неустойчивых к прорастанию сортов не было найдено никакой связи между устойчивостью и неустойчивостью семян к прорастанию. Скорее оно связано с химической природой этих оболочек, что в свое время экспериментально доказали Денни (1917) и Дэвис и Нортер (1936) в отношении дыхания.

Г. Ингибиторы и стимуляторы прорастания

Явление покоя семян нередко объясняется присутствием в семенах веществ, тормозящих прорастание. В связи с мнением, что большинство таких веществ растворяется в воде, мы изучали присутствие их в семенах риса в двух опытах. В первом опыте свежесобранные семена как устойчивых к прорастанию сортов, так и неустойчивых, подвергались промыванию проточной водой. Промывание в проточной воде семян в течение 24 часов не оказало влияния на всхожесть семян. Экстрагирование водорастворимых фракций из разных частей семян и проращивание затем в таких экстрактах семян также не выявило влияния на проявление прорастания.

Все это указывает на то, что в семенах испытанных сортов не присутствует каких-либо растворимых ингибиторов или стимуляторов, которые могли бы объяснить явление покоя. Наши данные соответствуют данным Гопинатхана (1961).

Покой семян лишает возможности устанавливать истинную жизнеспособность семян. Между тем проведение таких испытаний иногда желательно вскоре же после уборки. В связи с этим мы изучали влияние обработки свежесобранных семян устойчивых сортов разными веществами на прорастание. Результаты показали, что разные вещества имеют различную способность преодолевать покой семян. Из всех испытанных веществ наибольшей эффективностью обладает этиловый спирт, который полностью выводит семена из состояния покоя, повышая их всхожесть до 90-95%.

ВЫВОДЫ

1. Большинство изученных форм мировой коллекции является сортами неустойчивыми к прорастанию на корню.

2. Устойчивость семян риса к прорастанию на корню является сортовым признаком. Она не зависит от района происхождения формы и определяется длительностью периода покоя.

3. Зародыш семени риса не имеет периода покоя, он оказывается способным прорасти в любое время после созревания, при отчленении его от семени.

4. Устойчивость семян риса к прорастанию на корню и проявление периода покоя обуславливаются свойством покровов семени — плодовой оболочкой и семенной кожурой.

5. Длительность периода покоя отдельных зерновок не-^{зерновки}телки имеет прямую связь с днем раскрытия ^{зерновки}початка. Зерновки, образованные колосками первых дней цветения, быстрее выходят из состояния покоя.

6. Материнское растение и зрелость соломки не оказывают влияния на проявление прорастания риса на корню.

7. В зерновки неустойчивых к прорастанию на корню сортов риса вода поступает быстрее, нежели в зерновки устойчивых сортов. Скорость поступления воды определяется плодовой оболочкой и семенной кожурой, зародышевая часть зерновки поглощает воду быстрее, чем верхушечная.

8. Семена разных сортов риса прорастают при различной влажности, независимо от принадлежности к группе по прорастанию.

9. Поглощение воды зерновками риса продолжается и при низких температурах вплоть до минусовых; скорость поглощения уменьшается с понижением температуры.

10. Отрицательное действие низких температур на жизнеспособность зерновок усиливается с увеличением их влажности. Покровные оболочки предохраняют зерновки от гибели в неблагоприятных условиях — плодовая оболочка и семенная кожура сохраняют всхожесть сухих семян при воздействии на них минусовых температур.

11. По мере созревания и послеуборочного дозревания количество растворимых моно- и дисахаров, а также свободных аминокислот уменьшается. Это уменьшение не отражает степени устойчивости форм к прорастанию на корню.

12. Содержание жиров в зерновках риса и его кислотное число являются сортовым признаком.

13. Процентное содержание белков и общего азота в семенах устойчивого сорта больше, нежели в семенах неустойчивого сорта. Их относительное количество при созревании и послеуборочном дозревании почти не изменяется.

14. Интенсивность дыхания зерновок неустойчивого сорта в течение всего периода созревания и послеуборочного дозревания выше, чем у зерновок устойчивого сорта. С прохождением периода покоя различия в дыхании сглаживаются.

15. Доля участия разных систем дыхательных ферментов в дыхании зерновок устойчивого и неустойчивого сортов неодинакова.

16. Во время созревания и послеуборочного дозревания в зерновках неустойчивого сорта активность каталазы выше, к концу периода покоя разница в активности исчезает.

17. Зерновки риса не содержат водорастворимых ингибиторов или стимуляторов прорастания.

18. Вещества нарушают покой семян в разной степени. Из изученных веществ этиловый спирт полностью выводит семена из состояния покоя, повышая всхожесть до 95%.

Полученные данные имеют большое значение для практической селекции. Поскольку устойчивость риса к прорастанию на корню есть сортовой признак, то он передается по наследству. Следовательно, открываются возможности по созданию сортов наиболее устойчивых к прорастанию или о длительным периодом покоя. Для этого селекционерам необходимо использовать для скрещивания обе родительские формы или одну из них, обладающую этим признаком.

Последующий целенаправленный отбор и селекция позволяют получить желаемые сорта в короткий срок. В качестве показателей устойчивости должен быть принят процент всхожести форм при проращивании вскоре после созревания.

С П И С О К
ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО МАТЕРИАЛАМ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Сметанин А.П., Нараянан Намбудири К.М. Устойчивость риса к прорастанию на корню. Вестник с/х науки, 6, 1965, 58-61.
2. Нараянан Намбудири К.М., Сметанин А.П. К вопросу прорастания риса на корню. Краткие итоги научно-исследовательской работы Куб.РОС за 1962-63 гг. Краснодарское книжное издательство, 1965, 77-81.
3. Нараянан Намбудири К.М., Сметанин А.П. Некоторые изменения, протекающие в зерновках риса при созревании и послеуборочном дозревании. Краткие итоги научно-исследовательской работы Куб.РОС за 1963-65 гг., 1966 (в печати).
4. Нараянан Намбудири К.М., Сметанин А.П. Роль семенных покровов в жизнеспособности семян риса. Вестник с/х науки, 1966 (в печати).
5. Narayanan Namboodiri K.M., B.W.X. Ponnaiya. Inheritance of seed dormancy in rice. Agrl. Res. J. Kerala, 1963, 2(1):30-41.
6. Narayanan Namboodiri K.M. Seed dormancy in rice. Rice News Teller, 1966 (Accepted for publication).

Л50290 24.У, 1966. Объем I, 75 п.л. Зак. 990

Типография Университета дружбы народов
имени Патриса Лумумбы
Москва, 5-й Донской проезд, 7.