

Известия ТСХА, выпуск 3, 1984 год

УДК 633.16:581.143:632.954

**ИЗМЕНЕНИЯ МЕРИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ВЕРХУШКИ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ  
ПОД ДЕЙСТВИЕМ ПОВЫШЕННЫХ ДОЗ 2,4-Д**

**И. К. ХОХЛОВА**

(Кафедра химических средств защиты растений)

В настоящее время ассортимент гербицидов для зерновых колосовых непрерывно расширяется, однако препараты 2,4-Д по-прежнему широко используются в производственных и семеноводческих посевах

[1, 2, 3]. Применение гербицидов в первичном семеноводстве, в спец-семхозах требует углубленного изучения их влияния на защищаемые культуры. Для 2,4-Д эти исследования особенно актуальны в связи с тем, что под воздействием данного гербицида в посевах могут развиваться растения с характерными деформированными колосьями и листьями. Наличие измененных растений нередко приводит к увеличению ломкости колоса, снижению урожайности, ухудшению сортовой чистоты. При этом установлено, что количество, а часто и характер деформаций зависят от сроков применения 2,4-Д [8, 9]. Появление морфозов обусловлено также количеством гербицида, попадающим на растение. Однако до настоящего времени указанный вопрос практически не изучался.

Для решения его был проведен вегетационный опыт, в котором определялись дозы 2,4-Д, вызывающие морфологические нарушения у ярового ячменя. Полученные данные сопоставлялись с результатами другого опыта, где изучалась зависимость появления деформаций в колосьях от сроков применения гербицида.

### Методика и условия

Яровой ячмень разновидности *putans* выращивали в почвенной культуре в сосудах Митчерлиха. В опыте 1 устанавливали деформирующие дозы 2,4-Д на ячмене Московском 121. В начале кушения, на III этапе органогенеза, на нижний лист ячменя микрошприцем наносили раствор 2,4-Д в 40 % этаноле; в 10 мкл раствора содержалось 50 мкг 2,4-Д. Опыт включал следующие варианты: без обработки (контроль); обработки 2,4-Д в дозах 50; 75; 100; 125 и 150 мкг на растение.

В опыте 2 при изучении сроков обработки ячменя использовали сорта Нутанс 187, Винер и Карлсберг 2, различающиеся по скороспелости. Растения опрыскивали 0,8 % раствором аминной соли 2,4-Д в одну из следующих фаз: появление 3-го листа (III ранний этап органогенеза), кушение (IV этап), выход в трубку (V этап). Контролем служил вариант без обработки. В предварительных опытах был установлен высокий деформирующий эффект данной концентрации гербицидного раствора.

В ходе опытов проводились фенологиче-

ские наблюдения, а также изучался рост и развитие меристематической верхушки главного побега ячменя методом биологического контроля (по Ф. М. Куперман). Пробы отбирали в опыте 1 через 1, 4, 7 и 13 сут после обработки, в опыте 2 — через 2, 4, 7 и 10 сут. В каждой пробе анализировали 6—10 растений, используя польские микроскопы MB-30 и MBS-130. Меристематическую верхушку (конус нарастания) до V этапа органогенеза включительно измеряли с помощью окулярмикрометра, позже — на миллиметровой бумаге.

Кроме того, в обоих опытах определяли фертильность пыльцы. Для этого в период выколашивания отбирали и анализировали по 4 колоса в каждом исследуемом варианте. В опыте 1 изучали следующие варианты: контроль, 125 и 150 мкг 2,4-Д на растение, в опыте 2 — все варианты обработок у сортов Нутанс 187 и Карлсберг 2. Колоски для анализа отбирали в верхней, средней и нижней частях колоса. В каждом колоске просматривали по 400—600 пыльцевых зерен, пыльцу прокрашивали ацетокармином [3].

### Результаты

Опыт 1. У ячменя Московского 121, обработанного 2,4-Д в начале кушения, конус нарастания в день обработки находился на III этапе органогенеза, высота его 0,466 мм, высота апекса<sup>1</sup> — 0,114 мм. Было сформировано 10—11 вегетативных метамеров, включая развернувшиеся листья, и 8—9 генеративных метамеров<sup>2</sup>.

Через сутки после нанесения гербицида у растений в контроле и в вариантах с обработкой различий в развитии конуса нарастания не наблюдалось, высота его и апекса за это время увеличилась соответственно до 0,502 и 0,140 мм, количество метамеров возросло на 1. Через 4 сут контрольные растения фенологически не отличались от обработанных. Во всех вариантах продолжалась фаза кушения, растения имели 4 листа и находились на IV этапе органогенеза. Но развитие меристематической верхушки у обработанных растений затормозилось, стали заметны морфологические нарушения. Общее количество мета-

<sup>1</sup> Апекс — верхняя, морфологически не дифференцированная часть конуса нарастания.

<sup>2</sup> Генеративный метамер — все образования на одном уступе колосового стержня.

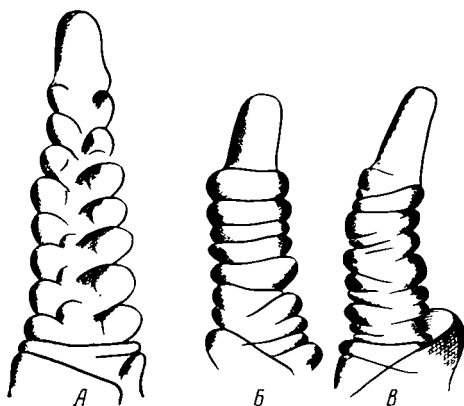


Рис. 1. Начало развития деформаций.  
А — контроль без обработки; Б, В — образование «пирамидки» из измененных сегментов колосового стержня.

В этот период все дозы 2,4-Д вызывали одинаковые морфологические изменения, хотя в дальнейшем степень деформированности колосьев была различной.

Через 7 сут после нанесения 2,4-Д обработанные растения, как правило, были на 5—7 см ниже контрольных, однако во всех вариантах отмечалась фаза кущения и растения имели по 5 листьев. При этом в контроле они перешли на V этап, а в опытных вариантах задержались на IV, высота меристематической верхушки была по-прежнему меньше, чем в контроле, и составляла 0,862—0,968 мм (в контроле — 1,144 мм).

За данный период отчетливо проявилась разница в действии доз гербицида. В вариантах 50—100 мкг 2,4-Д на растение ячмень угнетался меньше, поэтому в конусе нарастания заложилось больше генеративных метамеров — 20, тогда как в вариантах 125 и 150 мкг их было 16 (в контроле 26). Меньшие дозы гербицида (50—100 мкг) вызывали также меньшую деформированность меристематической верхушки. В результате в ее средней части наблюдали по 3—5 слабо деформированных метамера, колосковые лопасти которых либо были незначи-

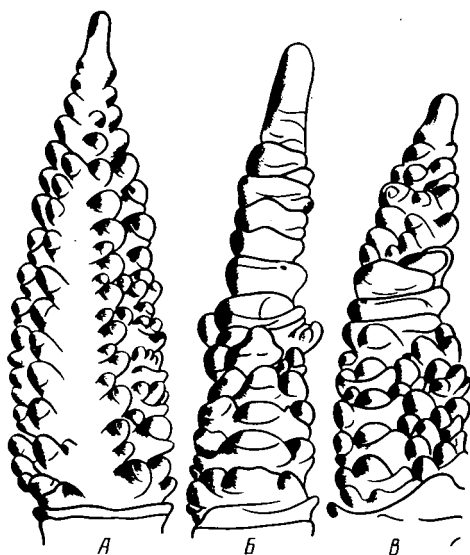


Рис. 2. Развитие деформаций.  
А — без обработки (контроль), V ранний этап; Б, В — образование «пирамидок» из измененных сегментов колосового стержня, IV этап.

мерно было одинаковым во всех вариантах, включая контроль: 10—11 вегетативных и 10—11 генеративных, но у обработанных растений 2—3 верхних метамера образовывали характерную «пирамидку» (рис. 1), а нижние, заложившиеся до применения гербицида, продолжали развиваться нормально. Высота аперса резко увеличилась по сравнению с контролем — до 0,202 мм (в контроле — 0,158 мм), тогда как высота меристематической верхушки у обработанных растений была меньше, особенно в вариантах с дозами 100 и 150 мкг (в контроле — 0,730 мм, а в указанных вариантах — соответственно 0,651 и 0,678 мм).

тельно увеличены против нормы, либо несколько отставали в развитии; в некоторых случаях в них образовывались конусы нарастания следующих порядков.

Обработки дозами 125 и 150 мкг 2,4-Д приводили к более серьезным нарушениям. К моменту наблюдений у обработанных растений, как указывалось выше, сформировалось 16—17 генеративных метамеров, т. е. на 10 меньше, чем в контроле. При этом 4—6 колосковых валика в средней части колоса были сильно деформированы, в них наметилось много дополнительных, хаотически расположенных центров дифференциации, что в дальнейшем приводило к развитию супротивно и мутовчато сгруппированных колосков, описание которых приводится ниже.

Измененные метамеры задержались на III этапе, тогда как расположенные ниже нормальные метамеры завершали IV этап; в контроле наступил V этап (рис. 2). Меристематическая деятельность апекса к этому времени нормализовалась, он приобрел такие же размеры, как у контрольных растений на IV этапе органогенеза, высота его 0,158 мм, ширина — 0,088 мм.

Через 13 сут после применения 2,4-Д в контроле растения вступили в фазу трубкования, а при обработке она отмечалась на 2—3 сут позже. При этом все дозы гербицида стимулировали развитие на главном побеге дополнительного, 9-го, листа (в контроле — по 8 листьев). Зона кушения также увеличилась до 4 листьев против 3 листьев в контроле. В данный период обработанные растения оказались на 2—3 см ниже контрольных, зачаточный колос находился на V раннем этапе органогенеза, длина его равнялась 1,434—1,575 мм, тогда как в контроле отмечали V поздний этап и длина колоса была 2,077 мм. Следует отметить, что все испытывавшиеся дозы 2,4-Д по-прежнему в одинаковой степени замедляли развитие меристематической верхушки, хотя, как указывалось ранее, степень деформированности их была различной и в одних вариантах (50—100 мкг) развились нормальные или незначительно измененные колосья, в других (125 и 150 мкг) колосья были сильно деформированы.

В этот период уже отчетливо видно, что тормозящее воздействие гербицида в наибольшей степени проявляется на измененных участках колосов: мутовчато и супротивно сгруппированные колоски отставали от расположенных рядом нормальных на один этап органогенеза, от контроля — на два (рис. 3).

В течение V—VI этапов измененные метамеры догоняли в развитии нормальные, расположенные рядом.

Выколашивание и цветение у обработанных растений, как и предыдущая фенофаза, наступали на 2—4 дня позже, чем в контроле. К данному сроку в нормальных и деформированных колосках пыльцевые зерна имели по 2 спермия и 1 вегетативному ядру, т. е. находились практически на одном уровне развития.

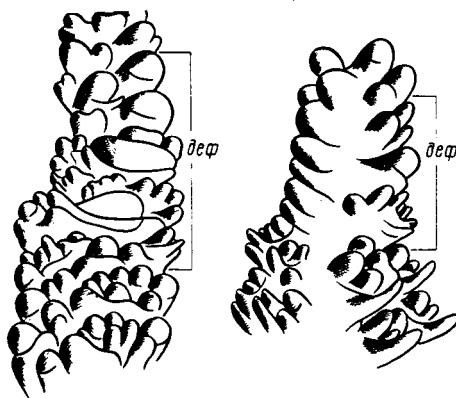


Рис. 3. Деформированные колосья ячменя на V этапе органогенеза. *деф* — измененные участки колоса.

Т а б л и ц а 1

Изменение фертильности и диаметра пыльцы в колосьях ячменя Московского 121, обработанного 2,4-Д (в среднем на 1 колос)

Доза 2,4-Д, мкг/растение	Часть колоса	Характер деформации колосков	Пыльцевых зерен в 1 колоске			Диаметр фертильной пыльцы, мкм
			фертильных, шт.	стерильных		
				шт.	%	
Контроль	Нижняя	Норм.	483	20	4,0	45
	Средняя	»	449	17	3,6	43
	Верхняя	»	390	18	4,4	42
125	Нижняя	»	529	17	3,1	43
	Средняя	Супр.	490	8	1,6	42
	Верхняя	Мутов.	522	14	2,6	41
150	Нижняя	Норм.	510	24	4,7	42
	Средняя	Мутов.	500	37	6,9	41
	Верхняя	Норм.	443	36	7,5	41
НСР <sub>05</sub>						±1,7

Изучение фертильности пыльцы показало, что у контрольных растений ее диаметр уменьшался от нижних колосков к верхним (табл. 1). У обработанных растений проявлялась та же закономерность на фоне общего уменьшения диаметра пыльцы под влиянием 2,4-Д. Так, в контроле в нижних колосках диаметр пыльцы 45 мкм, у обработанных растений — 42—43 мкм; в верхних колосках — соответственно 42 и 41 мкм. Диаметр пыльцы наиболее заметно уменьшался в мутовчатых колосках: до 41 мкм по сравнению с 43 мкм в контроле, в меньшей степени — у супротивно расположенных колосков: до 42 мкм по сравнению с 43 в контроле.

Фертильность пыльцы под действием 2,4-Д изменялась незначительно: возрастала на 0,9—2,0 % при дозе 125 мкг и снижалась на 3,1—3,3 % при дозе 150 мкг, т. е. во всех колосках, нормальных и деформированных, количество фертильной пыльцы было достаточным для нормального оплодотворения.

Опыт 2. Отмеченные выше отклонения, возникающие у ячменя Московский 121 под воздействием 2,4-Д, не менее отчетливо проявлялись при испытании трех других сортов ячменя.

Наблюдения за контрольными растениями (без обработки) позволили установить следующие особенности в развитии разных сортов. Вплоть до фазы середины трубкования все сорта развивались практически с одинаковой скоростью, затем ранний сорт Нутанс 187 опередил два других сорта, так что у него выколашивание и созревание наступили на 5 дней раньше, чем у Винера, и на 6 дней раньше, чем у Карлсберга 2. За период вегетации на главном побеге у Нутанса 187 сформировалось 7 листьев, зону кушения составляли 2 нижних листа; у Винера — соответственно 7—8 и 2—3, у Карлсберга 2—8 и 3 листа.

Разница между сортами еще отчетливее проявилась при исследовании меристематической верхушки, которая наиболее активно развивалась у раннего сорта. Так, у Нутанса 187 вскоре после начала кушения отмечали IV этап органогенеза, у Винера и Карлсберга 2 — III этап. К моменту выхода в трубку у всех сортов конус нарастания находился на V этапе, у Нутанса 187 — завершал его, у двух других сортов отмечался V ранний этап.

Сорта также заметно различались по размерам апекса. У Нутанса 187 высота его изменялась от 0,165 мм на III этапе органогенеза до 0,110 мм на VI раннем этапе, у Винера — от 0,181 до 0,121 мм, у Карлсберга 2 — от 0,205 до 0,110 мм.

Следует отметить, что на VI этапе в зачаточном колосе отмечалось от 28—30 (Нутанс 187) до 32—34 (Карлсберг 2) генеративных метамеров, считая не только развитые центральные колоски, но и расположенные выше колосковые лопасти и недифференцированные колосковые валики, т. е. разница между сортами по данному показателю была значительной. Однако к уборке у Нутанса 187 в колосе в среднем насчитывалось 18—20 зрелых колосков, у Винера — 20—22, у Карлсберга 2 — 24—26.

Отмеченные различия между сортами проявлялись и в случае применения 2,4-Д, хотя реакция растений в основном зависела от сроков обработки.

Как и в предыдущем опыте, под влиянием деформирующей дозы 2,4-Д развитие растений замедлилось, но степень торможения была разной при ранней (III—IV этапы) и более поздней (V этап) обработке.

При опрыскивании ячменя 2,4-Д на III раннем и IV этапах органогенеза у всех сортов кушение оказалось более растянутым, чем в контроле, выход в трубку задерживался на 4 сут, колошение также запаздывало, было недружным и длилось на 3 дня дольше, созревание отмечалось на 6 дней позже, чем у контрольных растений. При обработке на V этапе органогенеза, в начале трубкования, развитие растений замедлялось в еще большей степени: колошение и созревание у

Нутанса 187 и Винера наступали на 9—10 дней, у Карлсберга 2 — на 15 дней позже, чем в контроле.

Вегетативная сфера главного побега реагировала на обработку, проведенную на III этапе органогенеза, так же, как в предыдущем опыте: 2,4-Д стимулировала развитие дополнительного листа и зона кущения увеличивалась на 1 лист.

Опрыскивание растений на IV и V этапах не привело к изменениям общего количества листьев на главном побеге и в зоне кущения.

Наблюдения за развитием меристематической верхушки показали, что при обработке ячменя 2,4-Д на III раннем этапе органогенеза уже через 2 сут развитие конуса нарастания замедлилось, хотя и в контроле, и у обработанных растений продолжался III этап органогенеза. За этот период высота конуса нарастания у Нутанса 187 в контроле увеличилась с 0,407 до 0,704 мм, у обработанных растений — лишь до 0,517 мм, высота апекса изменилась соответственно с 0,144 до 0,165 и до 0,136 мм. У контрольных растений было заложено по 4—5 метамеров генеративной сферы, тогда как у обработанных по-прежнему имелись лишь брактей. Аналогично действовала 2,4-Д на меристематическую верхушку Карлсберга 2: высота конуса нарастания возросла в контроле от 0,360 до 0,533 мм, у обработанных растений — до 0,437 мм; высота апекса изменилась соответственно от 0,165 до 0,205 и до 0,158 мм. В контроле было заложено 1—2 генеративных метамера, у обработанных растений отмечалось лишь замедленное формирование брактей. Сорт Винер занимал по всем показателям промежуточное положение. Деформации конуса нарастания в этот период не наблюдались.

Через 4 сут после применения 2,4-Д развитие меристематической верхушки у всех сортов было по-прежнему заторможено. Разница между сортами проявилась в том, что у Нутанса 187 к этому времени выше брактей заложилось 2—3 генеративных зачатка (в контроле 8—10); у Винера и Карлсберга 2 по-прежнему были сформированы лишь брактей, тогда как в контроле — соответственно по сортам 6—8 и 3—4 зачатка генеративной сферы. Высота конуса нарастания у всех сортов оказалась на 0,3—0,4 мм меньше, чем в контроле, а размеры апекса не отличались от контрольных на III раннем этапе органогенеза. Морфологические нарушения в этот период не были выражены.

Через 7 сут после опрыскивания наблюдалась деформация конусов нарастания у обработанных растений, находившихся на III этапе органогенеза (в контроле — на IV). Как и в предыдущем опыте, выше брактей формировались типичные «пирамидки» из измененных сегментов колосового стержня, в которых иногда асинхронно возникали конусы нарастания следующих порядков. У Нутанса 187 «пирамидка» содержала 6—8 генеративных метамеров (в контроле 16—18), у Винера — соответственно 3—4 (17—18), у Карлсберга 2—2—3 (10—15) метамера.

В период возникновения деформаций, как и в предыдущем опыте, заметно увеличились размеры апекса. Высота его у Нутанса 187 достигала 0,279 мм (в контроле 0,165 мм), у Винера — 0,249 (0,174), у Карлсберга 2 — 0,319 (0,205) мм.

В связи с тем, что меристематическая верхушка у обработанных растений по-прежнему отставала в развитии от контроля, высота ее была значительно меньше нормы. Так, у Нутанса 187 она составляла 0,715 мм против 1,628 мм в контроле; у Винера — 0,618 против 1,278, у Карлсберга 2 — 0,712 против 1,225 мм.

Через 10 сут после обработки тормозящее и деформирующее действие 2,4-Д проявлялось все так же отчетливо. Если у контрольных растений Нутанс 187 за 3 сут, прошедших между отборами проб, было заложено 9—10 новых генеративных метамеров и конус нарастания содержал 25—28 генеративных зачатков, то у обработанных растений за этот же период сформировалось 2—4 новых метамера и в конусе нарастания было 13—15 зачатков. У Винера в контроле также было заложено 9—10 новых генеративных метамеров (всего имелось 22—24

метамера), тогда как в варианте с гербицидом — всего 6—7, в том числе 3—4 — сформированных за прошедшие 3 сут. Карлсберг 2 по этим показателям был близок к сорту Винер.

В целом развитие меристематической верхушки было сильно заторможено: она находилась на III этапе органогенеза (в контроле в это время наблюдался V этап). Измененные метамеры представляли собой, как правило, морфологически не расчлененные образования с единичными центрами дифференциации. Однако выше «пирамидок», содержащих 5—8 измененных сегментов, уже начали закладываться нормальные колосковые валики и апекс приобрел размеры, типичные для каждого сорта на III этапе органогенеза.

К фазе выколашивания нормальные и деформированные колоски у обработанных растений находились практически на одном уровне развития, при этом нижняя половина колоса, реже весь колос были представлены мутовчато сгруппированными колосками, в отдельных случаях тройки колосков располагались супротивно на одном уступе колосового стержня.

При опрыскивании ячменя на IV этапе органогенеза, в фазу кущения, развитие меристематической верхушки у всех сортов также затормозилось, хотя в меньшей степени, чем в предыдущем варианте.

Через 2 сут после обработки во всех вариантах растения продолжали находиться на IV этапе органогенеза. Однако в контроле за этот период заложилось от 3—4 (Карлсберг 2) до 5—6 (Нутанс 187) новых колосковых валиков, тогда как у обработанных растений их было сформировано наполовину меньше. Высота меристематической верхушки у Нутанса 187 в контроле возросла с 1,181 до 1,608 мм и лишь до 1,246 мм у обработанных растений, у Карлсберга 2 — соответственно с 0,980 до 1,255 и до 1,100 мм.

Через 4 сут после применения гербицида развитие меристематической верхушки затормозилось в еще большей степени, особенно у активно развивающегося сорта Нутанс 187. Как и при предыдущем сроке обработки, деформации конуса нарастания в этот период не наблюдались и апекс имел нормальные размеры. У Нутанса 187 в контроле проходил V этап, сформировалось 22—24 генеративных метамера, высота конуса нарастания достигала 2,240 мм, тогда как обработанные растения задержались на IV этапе, имели по 13—17 генеративных зачатков, высота конуса нарастания у них 1,284 мм. У Карлсберга 2 в контроле проходил IV этап, было заложено 19—20 генеративных метамеров, высота конуса нарастания — 1,521 мм. Обработанные растения также находились на IV этапе, у них сформировалось 10—12, в отдельных случаях — 16 метамеров, высота меристематической верхушки — 0,939 мм. Винер занимал промежуточное положение по данным показателям.

Через 7 сут после опрыскивания развитие конусов нарастания и заложение новых метамеров у обработанных растений по-прежнему происходило чрезвычайно замедленно, особенно у Карлсберга 2. Нутанс 187 и Винер несколько активнее преодолевали тормозящее воздействие 2,4-Д. Так, у Нутанса 187 в контрольном варианте отмечался V поздний этап, высота зачаточного колоса достигала 2,840 мм, было сформировано 22—24 генеративных метамера; обработанные растения также перешли на V ранний этап, имели 15—21 генеративный метамер и длину зачаточного колоса 1,485 мм.

Карлсберг 2 в контроле также находился на V этапе (обработанные растения — на IV этапе), высота меристематической верхушки составляла соответственно 1,913 и 1,254 мм, сформировалось по 24—26 и 10—11 генеративных метамеров. Винер занимал промежуточное положение по этим показателям.

У отдельных обработанных растений сортов Винер и Карлсберг 2 конусы нарастания были слабо деформированы: выше нормальных метамеров развивались несколько увеличенные колосковые валики; у единичных растений отмечали «пирамидки» из 2—3 метамеров. Как и в

Изменение фертильности пыльцы у ярового ячменя, обработанного 2,4-Д  
(в расчете на 1 колос)

Срок обработки (этап органогенеза)	Часть колоса								
	верхняя			средняя			нижняя		
	фертиль- ных, шт.	стерильных		фертиль- ных, шт.	стерильных		фертиль- ных, шт.	стерильных	
шт.		%	шт.		%	шт.		%	
Нутанс 187									
Контроль	496	26	5,0	487	24	4,7	527	36	6,4
III	521	24	4,4	623	34	5,2	549	18	3,2
IV	662	28	4,1	617	19	3,0	649	115	15,5
V	622	24	3,7	648	34	5,0	649	47	6,8
Карлсберг 2									
Контроль	495	24	4,6	506	15	2,9	494	28	5,4
III	414	25	5,7	408	18	4,2	634	45	6,6
IV	622	16	2,5	670	17	2,5	609	108	17,5
V	510	27	5,0	541	12	2,2	529	23	4,2

предыдущий срок наблюдений, апекс не был увеличен против нормы.

Через 10 сут после применения гербицида нарушения в развитии зачаточного колоса (заторможенность и слабо выраженная деформированность) и разница между сортами по указанным выше показателям сохранялись.

К выколашиванию в данном варианте обработки на главных побегах развились в основном нормальные колосья, иногда в верхней части колоса наблюдали супротивно или односторонне расположенные колоски.

При опрыскивании ячменя 2,4-Д на V этапе органогенеза, в начале выхода в трубку, пробы для анализа отбирали через 4 и 10 сут. Развитие зачаточных колосьев, как и растений в целом, под воздействием высокой дозы 2,4-Д, как и во всех предыдущих случаях, затормозилось.

Через 4 сут после обработки у Нутанса 187 контрольные растения находились на VI этапе органогенеза, длина колоса у них была 4,913 мм, а обработанные задержались на V этапе и имели колосья длиной 3,245 мм. В то же время у Карлсберга 2 и контрольные и обработанные растения находились на V этапе, длина колоса равнялась соответственно 2,384 и 2,237 мм.

Интересно отметить, что у Нутанса 187, несмотря на поздний срок обработки, 2—3 верхних недифференцированных колосковых валика образовали характерную «пирамидку». Но так как к этому сроку уже было сформировано основное количество зачаточных колосков, продолжавших развиваться нормально, то у зрелых колосьев изменений не наблюдалось.

Через 10 сут под влиянием гербицида развитие зачаточных колосьев, как и растений в целом, замедлилось в еще большей степени. Так, у Нутанса 187 длина колосьев в контроле равнялась 3,5—3,7 см, в варианте с обработкой — 0,7—0,9 см, у Винера и Карлсберга 2 — соответственно 0,6—0,8 см и 0,4—0,5 см. Нутанс 187, как и при более ранних обработках, несколько активнее преодолевал тормозящее влияние 2,4-Д, чем два других сорта, но заметнее отставал в развитии от контрольных растений.

Ко времени определения фертильности пыльцы у Нутанса 187 и Карлсберга 2, как и в опыте с Московским 121, во всех колосках, в том числе и в измененных, были сформированы нормальные пыльцевые зерна, содержавшие 2 спермия и вегетативную клетку.

Фертильность пыльцы, как и у ячменя Московский 121, сохранялась практически на уровне контрольной в нормальных и деформированных колосках (табл. 2). Исключение составляли растения, обрабо-



танные на IV этапе органогенеза. У обоих сортов заметно (до 15,5 % и 17,5 % против 6,4 и 5,4 % в контроле) возросло количество стерильных пыльцевых зерен в нижних, морфологически не измененных колосках, хотя формирование археспория в них происходило через 8—10 сут после применения гербицида. Кроме того, в мутовчато сгруппированных колосках встречались недоразвитые полностью стерильные пыльники, но преобладали пыльники с нормальной пылью.

Изучение измененных колосьев в опытах 1 и 2 показало, что характер их деформированности в основном зависит от срока обработки и дозы гербицида. Аналогичные выводы получены в исследованиях [5, 9, 10].

Можно выделить два основных типа нарушений.

При относительно небольшом деформирующем воздействии 2,4-Д изменялся, как правило, один сортовой признак — расположение колосков. Нормальные тройки колосков формировались на одной стороне колоса, либо две тройки колосков располагались супротивно на одном уступе колосового стержня, либо развивались интермедиальные формы.

Как отмечалось нами ранее [6], масса 1000 семян с таких участков нередко больше, чем в контроле, а энергия прорастания, всхожесть и сила роста находятся в пределах нормы.

При глубоком деформирующем влиянии гербицида в пределах измененного участка колоса нарушались все сортовые признаки. Колоски образовывали характерные «мутовки», иногда в литературе называемые «гроздьями» [7], резко выделяющиеся в колосе. В «мутовках» содержалось 4—10 колосков, деформированных в той или иной степени. Большая их часть (70—80 %) была представлена продуктивными колосками, остальные — бесплодные, нередко образовавшиеся из разросшихся колосковых чешуй, полые внутри. Как правило, у продуктивных колосков отсутствовали колосковые чешуи и основная щетинка, морфологически они заметно различались между собой. Меньшая их часть была представлена одинарными колосками, которые развивались нормально. Чаще же под влиянием 2,4-Д 2—3 наружные цветковые чешуи образовывали одну чешую, а ости их, как правило, срастались до половины длины или полностью. В таких колосках зерновки сначала развивались раздельно, а позже фазы формирования зерновок срастались по 2 или 3 в зависимости от того, как были объединены их внутренние цветковые чешуи. Если последние развивались раздельно, то зерновки также развивались порознь.

Обычно в мутовках у каждого цветка было по 2 лодикулы и 3 фертильных пыльника. Однако наблюдались отклонения от нормы, когда в цветке наряду с фертильными формировались 1—3 стерильных пыльника или число пыльников уменьшалось до 1—2. В колосках с объединенными чешуями созревали голозерные семена, щуплые или крупнее нормальных, невыравненные, обладающие пониженной силой роста и всхожестью, масса 1000 семян в этих случаях была гораздо ниже нормы [6].

На участке колоса, содержащего мутовки, озерненные уступы колосового стержня чередовались с 1—3 неозерненными, длина члеников стержня варьировала от 0,2 до 1,4 см, стержень был сильно утончен и легко ломался при запаздывании с уборкой.

В пределах деформированных участков наблюдались от одного до нескольких типов нарушений. Выше супротивно или односторонне расположенных колосков могли формироваться мутовки, однако сочетание деформированных участков могло быть и иным.

### Заключение

Все испытывавшиеся дозы 2,4-Д (от 50 до 150 мкг на растение), нанесенные на ячмень Московский 121 в фазу начала кущения (на III

этапе органогенеза), практически одинаково замедляли его развитие. Вместе с тем при дозах 50—100 мкг формировались растения с нормальными или слабдеформированными колосьями, тогда как при дозах 125 и 150 мкг появлялись значительно более глубокие нарушения в колосьях.

Замедление развития обработанного ячменя фенологически проявлялось через 11—13 сут, при переходе растений к фазе трубкования, и сохранялось до созревания. Более продолжительное кущение сопровождалось изменением вегетативной сферы: на главном побеге и в зоне кущения у обработанных растений было на 1 лист больше, чем в контроле.

Замедление развития меристематической верхушки становится отчетливым уже через 4 сут после обработки. При этом во всех вариантах с гербицидом генеративные метамеры, заложившиеся до его применения, продолжали развиваться нормально, а выше них образовались своеобразные «пирамидки» из измененных сегментов колосового стержня, в которых под влиянием гербицида, по-видимому, изменялись не только скорость, но и направленность клеточных делений. Апекс в период образования деформированных метамеров был значительно больше нормы.

Если растения по мере развития могли преодолеть деформирующее воздействие гербицида, то формирование измененных метамеров нормализовывалось (при дозах 50—100 мкг на растение), либо в колосьях развивались мутовки и супротивно сгруппированные колоски (125—150 мкг).

На фоне общего замедления развития меристематических верхушек у обработанных растений гербицид в наибольшей степени тормозил формирование мутовчато и супротивно расположенных колосков, так что они отставали на один этап органогенеза от нормальных метамеров, расположенных рядом. К фазе выколашивания эта разница сглаживалась, о чем можно судить по одинаковому уровню развития пыльцы в измененных и нормальных колосках. Фертильность пыльцы под влиянием 2,4-Д практически не снижалась.

При обработке сортов ячменя Нутанс 187, Винер и Карлсберг 2 повышенной дозой гербицида (0,8 % раствор аминной соли 2,4-Д) на III и IV этапах органогенеза реакция ячменя была такой же, как и в предыдущем опыте. Количество листьев на главном побеге и в зоне кущения увеличивалось лишь в случае обработки на III этапе органогенеза.

При обработке ячменя на III этапе все колосья были деформированы, развились мутовчато и супротивно расположенные колоски. Ранний сорт Нутанс 187 активнее преодолевал ингибирующее воздействие 2,4-Д на меристематическую верхушку, чем другие более позднеспелые сорта. Опрыскивание на IV этапе привело к менее значительной деформации у отдельных колосьев с односторонним или супротивным расположением колосков.

Развитие ячменя, обработанного повышенной дозой гербицида на V этапе органогенеза, тормозилось сильнее, чем при более ранних сроках обработки. Морфологических нарушений в колосьях не было обнаружено, хотя у Нутанса 187 наблюдалось образование характерной «пирамидки» в апикальной части зачаточного колоса через 4 сут после применения гербицида. Фертильность пыльцы при всех сроках обработки, как в нормальных, так и в измененных колосках сохранялась на уровне контроля, за исключением нижних колосков (обработка на IV этапе органогенеза), в которых стерильность возросла до 15,5 и 17,5 % по сравнению с 6,4—5,4 % в контроле соответственно у Нутанса 187 и Карлсберга 2. Данный факт свидетельствует о возможности длительного влияния гербицида на меристематические ткани, так как образование археспория начиналось через 8—10 сут после применения 2,4-Д.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Березкин А. Н., Михкельман В. А., Смирнов Б. А., Баздырев Г. И. Использование гербицидов на семеноводческих посевах озимой пшеницы Мионовская 808.— В сб.: «Актуальные вопр. селекции и семеноводства полевых культур». М.; ТСХА, 1978, с. 50—55.— 2. Лобанов Г. А. Победители Всесоюзного соревнования. — Защита растений, 1983, № 10, с. 17—19.— 3. Паушева З. П. Практикум по цитологии. М.: Колос, 1979.— 4. Ремесло В. Н., Гринев В. М. Эффективность химической прополки семеноводческих посевов пшеницы.— Селекция и семеноводство, 1975, № 6, с. 49—50.— 5. Федоров Н. И., Чернов В. К. Чувствительность ячменя к гербицидам типа 2,4-Д.— Агрохимия, 1969, № 7, с. 102—108.— 6. Хохлова И. К. Химическая прополка посевов ячменя и качество семян.— Селекция и семеноводство, 1982, № 1, с. 32—34.— 7. Цимбал В. М., Частиков П. Е. Изменчивость сортовых признаков ячменя.— Селекция и семеноводство, 1979, № 2, с. 48—50.— 8. Чепец А. Д. Формирование урожая зерновых культур в зависимости от применения гербицида 2,4-Д на разных этапах органогенеза.— Автореф. канд. дис. Персиановка, 1975.— 9. Швядене С. М. Сортовая чувствительность ячменя к гербицидам.— Автореф. канд. дис. Каунас, 1977.— 10. Шпокене Н. К. Влияние 2,4-Д натриевой соли на биологические изменения ячменя, озимой ржи и некоторых сорняков.— Автореф. канд. дис. Каунас, 1971.

*Статья поступила 11 ноября 1983 г.*

## SUMMARY

Effect of 2,4-D rates of 50—150 mcg per plant of spring barley was studied in vegetative experiments. Treatment was carried out at the beginning of tillering, at the 3rd stage of organogenesis. All the rates studied practically equally inhibited barley development in the initial period, and ears deformation occurred only due to higher rates (125 and 150 mcg).

All the plants treated had similar distortions in meristemic apex during the first period, then the development of modified metameres became normal at 50—100 mcg, and still then accumbent and verticillate ears developed and apex grew in size at 125—150 mcg. Pollen fertility level did not change.

Treating 4 barley varieties with 2,4-D amino salt solution (concentration as high as 0.8 %) in 3 different periods resulted in similar deviations from normal plant development. High ear deformation occurred in treating barley at the 3rd stage of organogenesis.