

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМ. М. В. ЛОМОНОСОВА

ФИЗИОЛОГИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Том III

ФИЗИОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА РАСТЕНИЙ.
УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТИТЕЛЬНЫХ
ОРГАНИЗМОВ. ПРИРОДА ИММУНИТЕТА

Ответственный редактор тома
Б. А. РУБИН

ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1967

Изучение водного обмена растений представляет большой теоретический и практический интерес, обусловленный значением воды и жизни растений.

Для нормальной жизнедеятельности клетки и ткани растения должны быть достаточно насыщены водой. Вода является главной составной частью протопласта в тот период, когда в нем интенсивно совершаются жизненные процессы. Содержание воды в клетках достигает в это время 70—80 и даже 90%. Содержание воды в плазме определяет самые существенные черты ее организации. Следовательно, содержание воды и ее свойства имеют большое значение, и изменения их должны сильно отражаться на жизнедеятельности растений.

ЗНАЧЕНИЕ ВОДЫ

Значение воды в жизни растений определяется целым рядом ее свойств. Среди них необходимо отметить способность ее быть растворителем и средой, в которой совершается передвижение веществ и их обмен; высокую удельную теплоемкость, благодаря которой она способствует относительной стабилизации температуры растений; высокое поверхностное натяжение, оказывающее влияние на ход адсорбционных процессов; ее роль в создании структуры протоплазмы; полярность, обуславливающую определенную ориентацию диполей воды в электрическом поле и явление гидратации, способность испаряться при любой температуре, что дает возможность избежать перегрева растения (Алексеев, 1941, 1948; Рубин, 1954, 1961; Петин, 1959, Сент-Дьердь, 1960).

Содержание воды влияет на направленность ферментативного действия, на интенсивность фотосинтеза, дыхания, ростовых процессов (Алексеев, 1935, 1954; Алексеев и Гусев, 1935, 1957; Сискин, 1940; Петин, 1959).

Вода связывает растение с почвой и атмосферой, обуславливая единство организма с условиями среды (Рубин, 1954, 1961).

Следовательно, удовлетворение потребности растения в воде является важнейшим условием нормального его существования (Максимов, 1952, 1958; Крафтс, Карриер и Стокинг, 1951; Рубин, 1954, 1961; Сабинин, 1955). Широкие возможности в этом направлении открываются в связи с развитием поливного земледелия.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДЫ

Вода в растениях находится в живых клетках, мертвых элементах ксилемы (сосудах и трахеидах) и в межклетниках. В клетках вода находится в жидком состоянии в оболочке, протоплазме и клеточном соке, в межклетниках — в парообразном состоянии. Долгое время существовало представление, что протоплазма занимает незначительную часть объема растительной клетки, вследствие чего в ней может находиться лишь небольшая часть всего водного запаса клетки, а большая часть его находится в вакуоле. Однако А. М. Алексеев (1948) приводит данные Ильина (Ильин, 1934), Скарса и Левитта (Scarth a. Levitt, 1937), о том, что вакуоль в клетках растительных тканей занимает только от 38 до 58% общего объема клеток. Это подтверждается данными Мэсона и Филиса (Mason a. Phillis, 1939), согласно которым протоплазма в клетках мезофилла листьев хлопчатника составляет около 50% внутреннего объема клеток (без оболочки)¹. Следовательно, объем протоплазмы равен объему вакуоли или даже превышает его. Но в таком случае на долю протоплазмы должна приходиться не меньшая часть общего водного запаса клетки, чем на долю клеточного сока. Определения содержания воды в вакуолях клеток листьев хлопчатника, сделанные Мэсоном и Филисом, подтвердили это: верхушечные листья содержат воды в количестве 25—27% от ее общего запаса, листья средних ярусов — 26—30%, нижние листья — 35—37%.

Следовательно, только около 30% общего запаса воды в клетке находится в вакуоле, а остальная часть — в протоплазме и оболочке (Алексеев, 1948).

СОСТОЯНИЕ ВОДЫ

Находящаяся в клетках вода вступает во взаимодействие с ионами, молекулами и коллоидными мицеллами, гидратируя их. Молекулы воды обладают дипольным моментом. Электрическим диполем называется система из двух одинаковых по величине, но разных по знаку зарядов $+e$ и $-e$, находящихся на расстоянии r . Величина диполя измеряется так называемым дипольным моментом, равным произведению заряда на расстояние: $\mu = er$. Моле-

¹ Цит. по: А. М. Алексеев. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948.

кула воды определенным образом ориентируются в электрическом поле иона, т. е. происходит гидратация этого иона.

Молекулы органических соединений также могут обладать дипольным моментом, представляющим сумму дипольных моментов, входящих в состав молекулы полярных групп. Вокруг таких молекул образуется электрическое поле, вызывающее определенную ориентацию молекул воды (т. е. гидратацию). Однако это электрическое поле вокруг молекулы не будет однородным, поскольку оно возникает на основе дипольных моментов отдельных полярных групп. Поэтому и ориентация диполей воды (гидратация) будет происходить лишь около этих групп. К таким группам относятся карбоксил (COOH), гидроксил (OH), альдегидная группа (CHO), карбонильная группа (CO), иминогруппа (NH), аминогруппы (NH_2), амидогруппы (CONH_2). Диполи воды ориентируются также около позитивированных групп, к числу которых относятся позитивированные участки аминокислот, входящих в состав молекулы белка ($\text{NH}_3^+ \text{COO}^-$). В первом случае гидратация называется электрически нейтральной, во втором — ионной.

Около каждой полярной или ионизированной группы может располагаться несколько слоев ориентированных молекул, составляющих ее гидратную оболочку. Слои воды, находящиеся в непосредственной близости к поверхности гидратируемой частицы, наиболее упорядоченно ориентированы и прочно связаны. Следующие слои становятся все менее и менее прочно, и, наконец, взаимодействие диполей воды и гидратируемой молекулы исчезает полностью (Буланкин, 1959). Следствием значительного сжатия воды при гидратации является выделение тепла. Тепловой эффект гидратации быстро снижается по мере ослабления сил, способствующих удержанию воды. Поэтому максимальное количество тепла выделяется при связывании мономолекулярного слоя воды.

П. П. Буланкин (1959) утверждает, что толщина гидратационной оболочки, образующейся с большим тепловым эффектом, почти не превышает мономолекулярного слоя.

Поскольку описанная гидратация молекул представляет собой химический процесс, обусловленный силами дополнительной валентности полярных молекул, правильнее называть ее хемогидратацией (Алексеев, 1948). Хемогидратация полидисперсных систем (к которым относится и протоплазма) является результатом хемогидратации всех входящих в состав этой системы частиц. В связи с этим необходимо остановиться на вопросе о состоянии высокополимерных веществ в растворах. Согласно прежним представлениям, высокополимерные органические соединения (например, белки), являющиеся лиофильными (или гидрофильными) коллоидными, образуют в растворе мицеллы (т. е. комплексы молекул). Однако уже Д. А. Сабинин (1955) говорит не о мицеллах, а о микромолекулах белка, которые благодаря значительной величине обладают свойствами коллоидных мицелл, что согласуется с современными данными коллоидной химии.

Общее признание получило представление о том, что высокомолекулярные соединения образуют не коллоидные системы, а молекулярные растворы (Гликман, 1959; Буланкин, 1959; Пасынский, 1959, 1963 и др.). Об этом свидетельствуют определения молекулярных весов в разбавленных растворах высокополимеров, показавшие отсутствие мицелл, самопроизвольное растворение, характерное для молекулярных растворов и вытекающая отсюда ненужность стабилизаторов, которые придают коллоидным системам устойчивость, и т. д.

Однако А. Г. Пасынский (1959) отмечает, что термодинамическое равновесие в растворах полимеров наступает очень замедленно (в течение недель и даже месяцев), благодаря чему эти растворы не всегда устойчивы.

Перенос представлений о разбавленных растворах высокомолекулярных соединений на протоплазму, очевидно, невозможен, поскольку в последнее время все чаще и чаще высказывается мнение о том, что протоплазма является легкоподвижным тиксотропным¹ студнем (Буланкин, 1959; Алексеев, 1963а; Пасынский, 1963, Сетлоу и Поллард, 1964 и др.). Важным доказательством правильности такого мнения является наличие в протоплазме предела упругости (пластичности), характерного для студней (Гликман, 1959; Алексеев, 1963б).

Строение белковых студней и связывание ими воды рассмотрено А. М. Алексеевым (1963а). Он останавливается на гипотезе Д. Л. Талмуда (1948), позволяющей понять переход белковых молекул из фибриллярного состояния в глобулярное и обратно. Согласно этой гипотезе, конформация белковых макромолекул зависит от соотношения сил сцепления между собой гидрофобных боковых цепей, слагающих цепную макромолекулу аминокислот, и взаимодействия боковых гидрофильных цепей с водой. Первое из этих воздействий стремится свернуть макромолекулу в глобулу (клубок), второе, наоборот, стремится развернуть ее. В белковом студне макромолекулы располагаются достаточно близко и между ними возникает взаимодействие, приводящее к образованию внутреннего структурного скелета, благодаря которому студень обладает известной эластичностью и структурой. Связи между макромолекулами, лежащие в основе образования такого скелета в протоплазме, могут быть очень кратковременными и заменяться другими, что определяет лабильность структуры протоплазмы.

Структура студня определяет характер связывания им воды. Алексеев считает, что кроме хемогидратации в студне должно происходить структурное связывание (или иммобилизация) и осмотическое поглощение воды. Остановимся на двух последних способах удержания воды. Иммобилизация воды может происходить внутри макромолекул (при изменениях их конформации), а также в узких промежутках между макромолекулами. При этом

¹ Т. е. легко переходящим из состояния геля в состояние золя и наоборот.

часто механически ограничивается движение молекул воды. Осмотическое поглощение также может происходить как внутри макромолекул, так и в промежутках между ними и определяется наличием низкополимерной фракции, образующейся вследствие частичного распада высокополимерных соединений под влиянием взаимодействия с водой и других причин. Поглощение воды студнем в целом называется набуханием. Первая его фаза, экзотермическая, представляет хемогидратацию, вторая, происходящая без выделения энергии, — осмотическое поглощение и иммобилизацию воды.

Последующим в литературе становится мнение о существовании только мономолекулярной хемогидратации (Пасынский, 1960, 1963; Гликман, 1959; Сент-Дьердьи, 1960; Мальцев, 1964 и др.)

С. М. Липатов (1943) приводит теоретические доказательства в пользу существования «рыхлого сольватного облака» (т. е. полимолекулярной хемогидратации): большая разница в полярности между мономолекулярным слоем и свободной водой при отсутствии промежуточных слоев должна привести к разделению системы, а резкое различие упругости пара — к перегонке молекул растворителя на активные точки растворенной молекулы до выравнивания упругости пара. Вместе с тем он отмечает, что энергии связи слоев, удаленных от поверхности макромолекулы даже на расстояние одного-двух диаметров молекул воды, должна быть ничтожно мала и калориметрически определить ее нельзя. Методы вискозиметрии также не могут обнаружить существование промежуточных сольватных слоев.

Отказ от полимолекулярной гидратации заставляет по-новому решать вопрос о механизме водоудерживающих сил растения и снижает физиологическое значение гидратационной воды, поскольку вода мономолекулярного слоя имеет низкую активность и количество ее невелико.

Изменился и взгляд на самую сущность хемогидратации (которую часто называют просто гидратацией). Как указывает А. Сент-Дьердьи (1960), прежде понимание связывания воды включало в себя скорее идею энергии, чем структуры. Теперь на первый план выдвигаются изменения структуры воды. Согласно современным представлениям (Самойлов, 1946, 1957 и др.), молекулы воды могут находиться в двух состояниях: часть их составляет каркас (решетку), определяющий структуру воды (ее «решеточную упорядоченность»), образуемый водородными связями между молекулами; другая часть заполняет полость этого каркаса. Степень решеточной упорядоченности воды зависит от соотношения двух факторов: 1) действия когезионных сил (водородных и иных связей), направленного на упорядочение структуры, 2) теплового движения молекул (колебания около временных положений равновесий и скачкообразных перемещений молекул из одного положения равновесия в соседнее), ведущего к разрушению структуры.

К. С. Тринчер (1964) утверждает, что вся внутриклеточная вода имеет упорядоченную структуру, существование которой требует постоянного расхода энергии; источником последней являются процессы метаболизма.

Решеточная упорядоченность внутриклеточной воды может повышаться в зависимости от многих причин. Первое место среди них занимает процесс гидратации. Структура воды мономолекулярного слоя приближается к структуре льда. Об этом свидетельствуют близость тепловых эффектов гидратации и замерзания воды (80 и 85 кал/г; Пасынский, 1959).

Упорядочение структуры происходит также при образовании «кристаллогидратов» или «айсбергов» около неполярных радикалов макромолекул белка (Привалов, 1958; Сент-Дьердьи, 1960; Клотц, 1964; Девис и Дей, 1964 и др.). Образование таких кристаллогидратов при растворении не взаимодействующих с водой молекул (или при взаимодействии с неполярными, гидрофобными радикалами макромолекул) может быть результатом нарушения соотношения сил, действующих на молекулы ближайших слоев воды: внутреннее давление в граничном с неполярной молекулой слое воды очень мало по сравнению с высоким внутренним давлением остальной воды. Поскольку при понижении давления точка замерзания воды повышается, происходит образование кристаллогидратов («айсбергов») при сравнительно высоких температурах (Привалов, 1958; Девис и Дей, 1964). При иммобилизации также должна произойти известная стабилизация структуры воды, обусловленная уже тем, что ограничивается возможность скачкообразного (трансляционного) движения молекул воды. Однако можно предположить, что при иммобилизации происходит и более сильное упорядочение структуры. Такое предположение основывается на наблюдениях Б. В. Дерягина и Н. Н. Федякина (1962), установивших возникновение «аномальной структуры» в столбиках воды, находящихся в узких стеклянных капиллярах (диаметр 1—5 мк). Возникновение «аномальной структуры» проявляется в сильном повышении вязкости воды (в 10—12 раз) и зависит, по мнению авторов, от образования цепей молекул воды, связанных водородными связями между собой и с гидроксильными группами на поверхности стекла. Аналогичное явление может наблюдаться в узких промежутках между макромолекулами протоплазмы.

Структура внутриклеточной воды должна рассматриваться как один из ингредиентов общей структуры протоплазмы. Сент-Дьердьи (1960), критикуя представление о воде как нейтральной среде, заполняющей пространство между структурными элементами, указывает, что она составляет единую систему с этими элементами и обуславливает возможность возникновения в них электронных возбужденных состояний; он называет воду «матрицей жизни». П. Л. Привалов (1958) утверждает, что биологическая система имеет целостную структуру с тесным взаимодействием структуры макромолекул и воды. Благодаря такому взаимодействию возник-

ние в каком либо месте системы нарушение вызывает распространяющуюся волну нарушений или перестройки структуры.

Извлечение клеточной воды сопряжено с нарушением ее структуры. А. М. Алексеев (1963б) подчеркивает, что для этого требуется повышенная энергия активизации самодиффузии воды, связанная с необходимостью разрыва многочисленных водородных связей и преодолением электростатических сил притяжения. Поэтому при отнятии воды наблюдается сопротивление, которое принято называть «водоудерживающей силой». Извлечение различных частей воды, отличающихся разной степенью упорядоченности структуры, должно, очевидно, встречать различное сопротивление (различные водоудерживающие силы).

Рассмотренные выше положения, однако, еще мало используются в физиологических работах и при дальнейшем изложении материала мы вынуждены будем оперировать прежними представлениями.

СВОБОДНАЯ И СВЯЗАННАЯ ВОДА

Вопрос о том, какую воду в растениях следует считать свободной и какую — связанной, не может считаться решенным. Н. А. Максимов (1944) предлагает считать связанной воду, которая не может быть отнята замораживанием при температурах ниже 10°C и не может служить растворителем даже для столь легко растворимых веществ, как сахара. А. М. Алексеев (1948), не соглашаясь с этим, считает связанной большую часть воды, участвующей в гемогидратации коллоидных и молекулярно-дисперсных физ. оболочек, протоплазмы и клеточного сока, а также структурно связанную воду. Свободной водой он считает капиллярно несвязанную воду (в оболочке клеток), часть осмотически поглощенной воды, не вошедшую в состав гидратационных сфер вокруг молекул и ионов растворенных веществ, и ту часть диффузного слоя гидратационных сфер, молекулы которой сохранили подвижность.

А. Крафтс, Х. Карриер и К. Стокинг (1951), основываясь на том, что в настоящее время представление о связанности воды охватило все случаи, когда под действием межмолекулярных или внутримолекулярных сил изменяется активность воды, подвергают сомнению существование свободной воды в растениях. Аналогичного взгляда придерживается Д. А. Сабинин (1955), утверждающий, что ослабляющееся пропорционально квадрату расстояния электростатическое притяжение между коллоидными частицами и молекулами воды не исчезает даже при полном набухании коллоида и оказывает сдавливающее действие на водные оболочки. Поэтому в ограниченно набухающих коллоидных системах (к которым относится и протоплазма) не может быть свободной воды. Отсюда Сабинин делает вывод, что каждый исследователь произвольно считает свободной воду, удерживаемую с силой меньшей,

чем примененная им водоотнимающая сила. К отрицанию свободной воды в клетке пришли также М. М. Окунцов и Е. Н. Тарасова (1952) на основании наблюдений над выходом воды из клеток в раствор сахарозы. Они предлагают различать прочносвязанную и слабосвязанную воду, причем последняя, по их мнению, сохраняет свойства обычной воды.

Разноречивость мнений по этому вопросу объясняется прежде всего тем, что между связанной и свободной (или прочносвязанной и слабосвязанной) водой нет четкой границы. Одна фракция переходит в другую постепенно (см. выше). Поэтому вопрос о том, следует ли воду в растениях разделять на свободную и связанную или на слабо- и прочносвязанную, вряд ли может иметь решающее значение. Ведь, говоря о свободной или слабосвязанной воде, мы подразумеваем ту воду, которая отнята из растения при помощи определенной водоотнимающей силы и обладает свойствами, близкими к свойствам обычной воды (т. е. может служить растворителем и замерзает при температурах, близких к 0°C). Говоря о связанной или прочносвязанной воде, мы подразумеваем оставшуюся в растении воду, имеющую измененные свойства (почти неспособную быть растворителем и замерзающую при более низких температурах). Следовательно, независимо от терминологии, в том и другом случае в основу разделения положены свойства воды, определяющие ее значение в жизни растения.

Разграничение фракций воды затрудняется также неопределенным положением структурно связанной воды и той части осмотически поглощенной воды, которая не входит в состав гидратационных сфер. Ту и другую нельзя с полным основанием отнести к связанной воде, так как их молекулы не подвержены действию молекулярных сил, обуславливающих связывание. Нельзя их отнести и к свободной воде, так как движение их молекул ограничено (вследствие нахождения их внутри макромолекулы). Таким образом, они занимают промежуточное положение между связанной и свободной водой.

Следующим шагом на пути детализации состояния воды в растении является разделение ее на три фракции: прочносвязанную, слабосвязанную и свободную. К первой следует отнести большую часть воды, удерживаемой при хемогидратации ионов и молекул низко- и высокополимерных соединений; ко второй — воду диффузных слоев гидратационных сфер, молекулы которой сохранили подвижность, а также структурно связанную и осмотически поглощенную воду; к третьей — капиллярно всосанную воду оболочек и часть осмотически поглощенной воды клеточного сока, не входящую в состав гидратационных сфер вокруг ионов и молекул.

Представление о наличии трех фракций воды в растениях подтверждается также определениями удельной теплоемкости живых тканей растений, проведенными А. Ф. Клешниным, И. А. Шульгиным и М. М. Боковой (1959). Они назвали эти фракции воды свободной, рыхлосвязанной и плотносвязанной водой.

Однако и разделение воды на три фракции остается условным, так как между ними тоже нет резких границ, и разделение это зависит от величины применяемых водоотнимающих сил.

Наиболее целесообразным является разделение находящейся в растениях воды на фракции, характеризующиеся величиной водоудерживающих сил.

В литературе имеется большой материал, свидетельствующий, что количество отнятой воды зависит от величины водоотнимающих сил. И. И. Туманов (1940), используя калориметрический метод определения, показал, как уменьшается количество незамерзшей (св. в. связанной) воды в растениях озимой пшеницы в зависимости от понижения температуры замерзания; аналогичные результаты были получены для листьев полыни при использовании того же метода М. М. Тюриной (1957).

И. А. Гусев (1959), пользуясь рефрактометрическим методом, показал, как изменяется содержание связанной воды в листьях яровой пшеницы в условиях различных концентраций водоотнимающего раствора сахарозы (табл. 1). Большой материал, относящийся к этому вопросу, приведен А. М. Алексеевым (1948).

Таблица 1

Содержание связанной воды (в % от сырого веса) в листьях пшеницы Лютеценс 758 в зависимости от концентрации водоотнимающих растворов (по Гусеву, 1959)

Время определения, ч	Кущение (5/VI 1957 г.)		Цветение (27/VI 1957 г.)	
	раствор сахарозы		раствор сахарозы	
	10%-ный	30%-ный	20%-ный	30%-ный
7	54	38	54	48
10	61	44	55	48
13	60	38	57	43
16	—	—	57	47
19	57	41	56	50

Таким образом, независимо от метода определения с возрастанием водоотнимающих сил увеличивается количество отнятой и уменьшается количество оставшейся (или связанной) воды. Отсюда следует, что, применяя ряд возрастающих водоотнимающих сил, можно найти соотношение этих фракций воды не для одной или двух, а для многих точек, и на основании этих точек построить кривую, характеризующую состояние воды в динамике (Тюрина, 1957; Гусев, 1962). В этом случае устраняется всякая условность разделения воды, так как каждая фракция ее характеризуется вполне конкретными величинами водоотнимающих, а следовательно-

но, и соответствующих им в момент установления динамического равновесия водоудерживающих сил.

Вместе с тем, динамическая характеристика состояния воды в растениях позволяет разграничить понятия: количество связанной воды и водоудерживающая способность (или сила) растения. В физиологической литературе эти понятия существуют на равных правах, причем для характеристики их применяется обычно один и тот же критерий—количество отнятой или оставшейся в растении воды. Однако водоудерживающая сила не может измеряться количеством воды (т. е. показателем емкости), поскольку она является фактором напряжения. При сопоставлении растений различных вариантов опыта по содержанию той или иной фракции воды берется определенная постоянная величина — водоотнимающая сила. Растения сравниваются по количеству воды, отнятой этой силой или оставшейся после ее воздействия. При сопоставлении тех же растений по величине водоудерживающих сил следует, очевидно, за постоянную величину принимать определенное количество отнятой воды и сравнивать растения по величине сил, которые нужно к ним приложить для отнятия этого количества воды. Кривые, характеризующие состояние воды в растениях (при динамической характеристике его), позволяют это сделать.

Однако метод динамической характеристики состояния воды в растении еще не получил достаточно широкого распространения и при дальнейшем изложении рассматриваемого вопроса мы будем основываться на данных, полученных при разделении находящейся в растениях воды на две или три фракции.

Фракционный состав воды разных частей клетки различен. В оболочке преобладает вода, связанная высокополимерными соединениями: целлюлозой, гемицеллюлозами, пектиновыми веществами (по прежней терминологии — коллоидно связанная вода). Кроме того, в оболочке находится структурно связанная и капиллярно всосанная (свободная) вода. В клеточном соке преобладает вода, удерживаемая путем хемигидратации низкополимерных соединений (или осмотически связанная вода) и осмотически поглощенная свободная вода. Решение вопроса о состоянии воды в протоплазме наиболее затруднительно вследствие сложности и лабильности состава и структуры последней. Несомненно, однако, что важную роль в ней играет вода, удерживаемая путем хемигидратации белков и других высокополимерных соединений (по прежней терминологии — коллоидно связанная вода). Кроме того, в протоплазме содержится вода, связанная низкополимерными соединениями (или осмотически связанная), структурно связанная и осмотически поглощенная слабосвязанная вода (внутри макромолекул).

Поскольку при дальнейшем изложении материала будут использованы работы, опубликованные до проникновения в физиологи растений новых представлений о высокополимерных соединениях, то в ряде случаев придется пользоваться прежней терми-

молекулы; коллоиды протоплазмы (понимая под этим совокупность всех высокополимерных соединений протоплазмы), коллоидно связанная вода (понимая под этим воду, связанную высокополимерными соединениями), степень гидратации коллоидов протоплазмы (понимая под этим суммарную степень гидратации высокополимерных соединений протоплазмы), осмотически связанная вода (понимая под этим воду, связанную низкополимерными соединениями).

ЗНАЧЕНИЕ РАЗНЫХ ФРАКЦИИ ВОДЫ

Свойства связанной в процессе хемогидратации (ориентированной) воды существенно изменяются. Она обладает меньшей упругостью пара, меньшей растворяющей способностью, меньшей диэлектрической постоянной, меньшей сжимаемостью, большей плотностью и труднее вымораживается (Пасынский, 1959; Буланкин, 1959). Эти изменения свойств выражены тем сильнее, чем правильнее ориентированы молекулы воды, чем больше силы, связывающие их. Поэтому они наиболее сильно выражены у воды мономолекулярного слоя и ослабляются по мере удаления молекул воды от поверхности гидратируемой частицы.

Различные свойства свободной и связанной воды определяет разное значение их в жизни растений. Согласно общепринятому представлению, содержание свободной воды определяет интенсивность физиологических процессов, содержание связанной — устойчивость растений против неблагоприятных условий среды (Максимов, 1926, 1929; Алексеев, 1948; Генкель и Марголина, 1948; Генкель и Баданова, 1956; Петин, 1954, 1959; Петин и Прусакова, 1955; Васильева, 1955). Это представление основывается на большом фактическом материале, показывающем, что повышение содержания свободной воды ведет к усилению процессов роста, обмена веществ и т. п., а повышенное содержание связанной воды способствует сокращению более высокой оводненности растений при засухе, поскольку эта вода труднее испаряется. Сохранение более высокого уровня оводненности растений ведет к сохранению более высокого уровня синтетических процессов, что в конечном итоге определяет меньшую потерю урожая при засухе. Повышенное содержание связанной воды играет положительную роль и при низких температурах, так как эта вода имеет пониженную температуру заморозки. Однако данные многих исследований свидетельствуют о положительном влиянии повышения количества коллоидно связанной воды и степени гидратации высокополимерных соединений протоплазмы на интенсивность фотосинтеза (Генкель, 1946; Алексеев, 1952, 1954; Гусев, 1959). В связи с тем, что процесс фотосинтеза совершается в хлоропластах, он должен зависеть от оводненности протопласта клетки, в частности от присутствия воды, способной участвовать в химических реакциях. Такой водой прежде всего является свободная вода. Однако та вода, которая безого-

ворочно может быть признана свободной (капиллярно всосанная и часть осмотически поглощенной), в основном находится в оболочке клетки и в клеточном соке. В протопласте преобладает вода, связанная высокополимерными соединениями (или коллоидно связанная). Способность участвовать в химических реакциях сохраняет лишь та часть этой воды, которая составляет наиболее слабо связанные диффузные слои гидратных оболочек. При изменениях степени гидратации высокополимерных соединений протоплазмы наиболее сильным количественным изменением должно подвергаться именно количество диффузно связанной воды (поскольку она удерживается наиболее слабыми силами). Пониженная активность¹ этой воды не препятствует ходу фотосинтеза. Имеются данные, указывающие, что некоторое понижение активности воды даже благоприятствует ходу фотосинтеза (Бойченко, 1943).

Таким образом, повышение количества связанной воды может положительно влиять не только на устойчивость растений, но и на интенсивность некоторых физиологических процессов.

МЕТОДЫ ФРАКЦИОННОГО ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОДЫ

Для раздельного определения свободной и связанной воды используется различие их свойств. Экспериментально находят количество свободной воды, а количество связанной определяют по разности между общим содержанием воды в объекте и количеством свободной воды. Для определения количества свободной воды используют ее способность замерзать при температурах, близких к 0°С, и способность быть растворителем. На первом свойстве основывается дилатометрический метод, при котором учитывается количество замерзшей воды (Лебединцева, 1929—1930; Чешева, 1934; Гусев, 1960а), и калориметрический метод, при котором определяется количество тепла, выделяемого при образовании льда (Туманов, 1940; Тюрина, 1957). На втором свойстве основывается рефрактометрический метод, при котором по снижению концентрации раствора сахарозы учитывается количество воды, отнятое этим раствором у растения (Окунцов и Левцова, 1952; Маринчик, 1957; Гусев, 1960а).

При разделении воды на три фракции (свободную, слабосвязанную и прочносвязанную) экспериментально определяют количество свободной и сумму свободной и слабосвязанной воды.

Разделение связанной воды на осмотически и коллоидно связанную (или связанную низко- и высокополимерными соединениями), сделанное путем расчета по уравнению Окермана (Лебединцева, 1929—1930) с известными допущениями, также имеет условный характер. Оно может дать лишь сравнительные, но не абсолютные величины. Кроме того, при отжимании клеточного сока в него могут переходить из протоплазмы некоторые высокополимер-

¹ Понятие «активность воды», см. стр. 28.

ные соединения, влияющие на температуру замерзания сока. Поэтому может получаться преувеличенное представление о содержании осмотически связанной воды. Может наблюдаться и обратное явление: снижение действительной концентрации сока водой, освобождающейся при убивании клеток перед отжиманием сока. Поэтому в последнее время стали появляться работы, в которых состояние воды в растении характеризуется лишь величинами водоудерживающих сил и содержанием воды, удерживаемой различными силами (Гусев, 1962).

Различные фракции воды следует рассматривать как динамические, находящиеся в состоянии постоянного обмена. Исследования, проведенные при помощи изотопной воды (Hübner, 1960; Виртапетян и Курсанов, 1961; Самуилов и Ефремов, 1962), показали, что вся находящаяся в растении вода способна одинаково легко и быстро обмениваться с водой окружающей среды.

Ф. М. Самуилов и Ю. Я. Ефремов (1962) установили, что в растениях кукурузы, выращенных на питательном растворе с тяжелой водой и выдержанных затем на обычном питательном растворе (с целью обмена дейтериевой воды с обычной), последовательно выделяемые из листа отдельные фракции воды имеют одинаковую концентрацию дейтерия. Это возможно лишь в том случае, если вода питательного раствора по мере поступления в лист быстро вступает в обмен со всей водой, находящейся в клетках, и равномерно распределяется в ней. На основании этих наблюдений авторы приходят к выводу, что в клетках растения молекулы воды гидратных сфер и молекулы свободной воды постоянно обмениваются между собой, в результате чего между ними устанавливается подвижное равновесие. Такой вывод согласуется с данными работ ряда авторов (Zimmerman a. Brittin, 1957; Samikl, Kawai, Hirai, Naschi a. Odojama, 1960), где было установлено, что «время жизни» гидратных оболочек, т. е. время, в течение которого не происходит обновление гидратных оболочек за счет замены хотя бы одной молекулы воды, составляет для силикогеля 3 м/сек, для целлюлозы — 20 м/сек.

Существование быстрого обмена между свободной и связанной водой не может, разумеется, служить доводом против существования последней. Обмен молекулами может осуществляться вследствие трансляционного движения при сохранении постоянного их количества в той и другой фракции.

Соотношение свободной и связанной воды изменяется в зависимости от условий водоснабжения и питания растений. Д. А. Сабинин (1955) приводит данные Хризлер (Chrysler, 1934), показывающие изменение этого соотношения в слоевище водоросли *Pelagophycus porra* в зависимости от степени его оводненности. При низкой степени оводненности большая часть воды оказывается связанной, при более высокой оводненности содержание связанной и свободной воды становится одинаковым, при дальнейшем повышении оводненности начинает количественно преобладать свобод-

ная вода, тогда как содержание связанной воды повышается слабо.

Повышение количества связанной и понижение количества свободной воды при понижении влажности почвы отмечено в ряде исследований (Rosa, 1921; Лебединцева, 1929—1930; Новикова, 1931; Алексеев, 1948; Васильева, 1952, 1955, 1957; Петин, 1954, 1954а, 1955, 1957, 1959; Алексеев и Гусев, 1957; Гусев, 1959 и др.). Приводимые Н. С. Петинным (1959) данные Н. Г. Васильевой и З. С. Буркиной показывают, что происходящее при снижении влажности почвы увеличение количества связанной воды происходит за счет повышения содержания осмотически связанной воды.

Увеличение количества осмотически связанной воды является следствием повышения осмотического давления клеточного сока (при условии, что это повышение является следствием увеличения количества растворенных в соке веществ). А. М. Алексеев (1948) также отмечает, что повышение содержания связанной воды при недостаточной влажности почвы происходит в основном за счет увеличения количества осмотически связанной воды.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ПИТАНИЯ РАСТЕНИЙ НА СОСТОЯНИЕ ВОДЫ

Влияние условий питания на соотношение свободной и связанной воды в растении может осуществляться путем непосредственного влияния ионов на хемогидратацию и путем изменения хода обмена веществ, влияющего на соотношение более и менее гидрофильных веществ в клетках.

Непосредственное влияние ионов на хемогидратацию осуществляется путем их адсорбции на поверхности гидратируемых частиц (макромолекул), причем они могут воздействовать как на ионную, так и на электронейтральную хемогидратацию. В первом случае они изменяют величину электрокинетического потенциала частиц (дзета-потенциала). Показано (Думанский, 1937, 1948), что при малых концентрациях электролитов (которые имеют место в растительной клетке) увеличение их количества вызывает повышение дзета-потенциала. В зависимости от этого увеличивается и содержание связанной воды (рис. 1).

При электронейтральной гидратации большое значение должно иметь лиотропное действие ионов, связанное с их положением в лиотропных рядах (Алексеев и Гусев, 1957). Катионы и анионы могут быть расположены в следующие ряды (Думанский, 1948; Буланкин, 1959):

катионы: $\text{Li}^+ > \text{Na}^+ > \text{Rb}^+; \text{Mg}^{++} > \text{Ca}^{++} > \text{Sr}^{++} > \text{Ba}^{++};$
анионы: $\text{цитрат} > \text{So}_4 > \text{ацетат} > \text{Cl} > \text{NO}_3 \text{ CNS.}$

Однако О. Я. Самойлов (1957) считает, что некоторые ионы ($\text{K}^+, \text{Cs}^+, \text{I}^-$) гидратируются отрицательно. Если положительная гидратация означает затруднение передвижения молекул воды в ближайшем окружении гидратируемой частицы и тем самым ста-

близирует структуру воды, то при отрицательной гидратации происходит, наоборот, усиление трансляционного движения молекул воды, что ведет к меньшей стабилизации структуры воды.

Адсорбция одних ионов может сопровождаться десорбцией других (обменная адсорбция). Если степень гидратации адсорбируемого иона выше степени гидратации десорбируемого, то количество воды, связанное макромолекулой, увеличивается, при обратном соотношении — уменьшается.

Вопрос о влиянии ионов на связывание воды коллоидами (или, с современной точки зрения, — макромолекулами высокополимерных соединений) протоплазмы подробно рассмотрен в ряде работ (Алексеев, 1948, 1950; Алексеев и Сулейманов, 1949; Алексеев и Гусев, 1957; Гусев, 1959).

Ниже приведены данные (табл. 2), характеризующие влияние некоторых ионов на состояние воды в листьях яровой пшеницы. Воздействие ионов осуществлялось путем инъекции в листья однопроцентных растворов соответствующих солей.

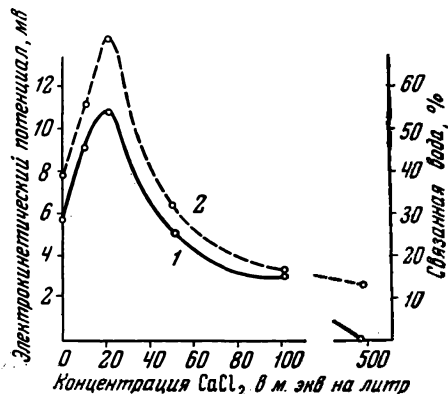


Рис. 1. Влияние различных концентраций CaCl₂ на дзета-потенциал (1) и содержание связанной воды (2) (по Думанскому)

Таблица 2

Состояние воды в листьях пшеницы Лютеценс 62 при воздействии некоторых ионов. (Фаза кущения, 1947 г.) (по Алексееву и Гусеву, 1957)

Воздействие	Количество воды (г на 8 г сырого веса листьев)			
	свободной	связанной	осмотически связанной	коллоидно связанной
Вода (контроль)	4,19	2,56	1,08	1,48
NaH ₂ PO ₄	2,25	4,35	1,58	2,77
KH ₂ PO ₄	3,30	3,28	1,58	1,70
Ca(H ₂ PO ₄) ₂	1,42	4,83	1,23	3,59
NaNO ₃	2,37	4,33	2,09	2,24
KNO ₃	2,63	4,01	1,49	2,53
Ca(NO ₃) ₂	1,37	4,99	1,30	3,69

Инъекция растворов всех солей вызывала уменьшение количества свободной и увеличение количества связанной воды. Эти изменения нельзя объяснить только осмотическим влиянием солей, так как количество осмотически связанной воды изменя-

лось слабее, чем количество коллоидно связанной. Следовательно, имело место влияние ионов на хемогидратацию макромолекул. Особенно сильный эффект вызвала инъекция растворов солей кальция и натрия. Действие иона кальция можно объяснить тем, что, будучи единственным двухвалентным ионом среди испытывавшихся катионов, он оказал наиболее сильное влияние на величину дзета-потенциала, а влияние натрия связано с тем, что он занимает одно из первых мест в лиотропном ряду.

Другой путь, по которому осуществляется воздействие условий питания на состояние воды в растении, — это влияние их на состав синтезируемых растением органических веществ. Выше уже указывалось, что хемогидратация макромолекул происходит лишь в местах расположения гидрофильных (полярных и ионизированных) групп. Следовательно, степень гидратации макромолекул должна находиться в зависимости от числа и расположения этих групп. С. М. Липатов (1943) подчеркивает, что при учете сил, определяющих набухание коллоидов, необходимо особенно считаться с той площадью, которая приходится на долю полярных и неполярных групп. А. М. Алексеев (1950) указывает, что при гидролизе белков может происходить разрыв пептидной связи с образованием новых полярных групп NH_2 и COOH , связывающих новые порции воды. Из всего сказанного следует, что химические реакции, способные изменять число полярных групп, должны влиять на степень гидратации высокополимерных соединений протоплазмы. Вместе с тем может изменяться и структурное

Таблица 3

Сопряженность степени гидратации коллоидов с содержанием фосфора и азота в листьях пшеницы (по Гусеву, 1959)

Год проведения опыта и фаза развития растения	Условия опыта	Коэффициенты корреляции			
		фосфор		азот	
		органический	неорганический	белковый	небелковый
1949 Колошение—цветение	нормальное водоснабжение и засуха .	+0,83	+0,56	—	—
1950 Трубкавание	засуха и повышенная температура . .	+0,76	—0,90	—	—
1951 Трубкавание	засуха, повышенная температура и су- хостей	+0,82	—0,89	—	—
1952 Трубкавание	полив	+0,95	—0,79	+0,79	+0,04
1953 Цветение	засуха, повышенная температура и су- хостей	+0,92	+0,02	+0,95	—0,18
1957 Трубкавание	суточные пробы	+0,87	+0,41	+0,87	—0,77
1958 Трубкавание	суточные пробы	+0,49	+0,26	+0,85	—0,22

связывание воды. Зависимость степени гидратации коллоидов (или высокополимерных соединений) протоплазмы от обмена веществ изучались рядом авторов (Алексеев и Гусев, 1957; Алексеев, Васильева и Старцева, 1959; Гусев, 1959). Было показано, что увеличению содержания органических соединений фосфора и белков в листьях растений сопровождается повышением степени гидратации коллоидов протоплазмы (яровая пшеница, красный клевер). В качестве примера приведем данные, полученные Н. А. Гусевым в одном из вегетационных опытов с пшеницей.

На рис. 2 видно, что изменения чисел гидратации соответствуют изменениям содержания органического фосфора и белкового азота в листьях. Это подтверждается данными корреляционного анализа результатов многолетних опытов, приведенными в табл. 3.

Аналогичные результаты были получены в опытах с хлопчатником (Петин и Самнов, 1958) и красным клевером (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959).

Следует отметить, что даже при выделении коллоидно связанной воды из всей связанной мы получаем известное представление лишь о воде, связанной всеми высокополимерными соединениями, входящими в состав как протоплазмы, так и клеточной оболочки. Однако тесная положительная сопряженность изменений суммарной гидратации этих соединений с количественными изменениями основных веществ, входящих в состав протоплазмы (белков и органических соединений фосфора), показывает, что изменения суммарной гидратации в первую очередь зависят от изменений высокополимерных соединений протоплазмы (см. табл. 3). Это вполне понятно, поскольку состав и состояние протоплазмы, в которой происходит постоянное превращение и обмен веществ, наиболее лабильны. Наоборот, сопряженность суммарной гидратации высокополимерных соединений клетки с веществами клеточной оболочки (целлюлозой, гемицеллюлозами, пектиновыми веществами) почти или совершенно отсутствует вследствие значительно более высокой стабильности этих соеди-

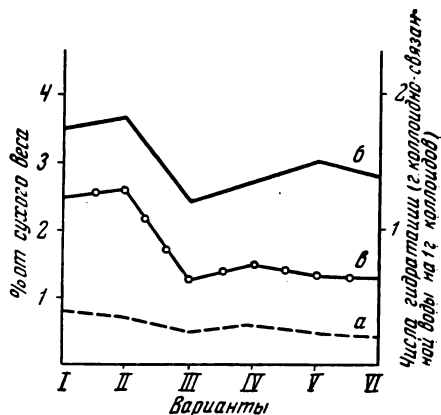


Рис. 2. Зависимость степени гидратации коллоидов клеток от содержания органического фосфора и белкового азота в листьях пшеницы Лютеценс 62 (фаза цветения, 1953 г.) (по Гусеву):

а — количество органического фосфора, б — количество белкового азота, в — числа гидратации; варианты опыта: I — контроль, II — засуха в фазе колошения—цветения, III — повышенная температура (+30, +33°C) в той же фазе, IV — засуха и повышенная температура в той же фазе; V — суховей в начале цветения (температура +30, +40°C), VI — засуха в фазе колошения—цветения и суховей в начале цветения

нений (Алексеев, Васильева и Старцева, 1959; Алексеев, Гусев и Белькович, 1963).

Следовательно, изменения суммарной гидратации высокополимерных соединений клетки могут служить показателем изменений гидратации высокополимерных соединений протоплазмы.

Детальные исследования показали, что суммарная степень гидратации высокополимерных соединений протоплазмы находится в постоянной положительной зависимости от количества водорастворимых и неэкстрагируемых белков и нуклеопротеидов, в то время как определенной зависимости от количества соле-растворимых, щелочнорастворимых белков и фосфатидов нет (она может быть различной в разных условиях). Вполне понятно, что степень гидратации высокополимерных соединений протоплазмы в первую очередь должна зависеть от изменений количества наиболее гидрофильных соединений, к которым можно отнести воднорастворимые и неэкстрагируемые белки, а также нуклеопротеиды. Влияние изменений других соединений при этом отходит на второй план.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА СОСТОЯНИЕ ВОДЫ

Соотношение свободной и связанной воды в растении может изменяться в зависимости от температуры. Выше уже указывалось, что хемогидратация сопровождается выделением тепла, т. е. является экзотермическим процессом (Думанский, 1948; Алексеев, 1948, 1950; Сабинин, 1955; Пасынский, 1959). Следовательно, поглощение тепла системой должно вызывать обратный процесс, т. е. дегидратацию, причиной которой будет усиление теплового движения молекул воды, противодействующее правильной ориентации их. А. В. Думанский (1948), перечисляя факторы, влияющие на величину сольватного слоя, называет и температуру, причем указывает, что с повышением температуры величина этого слоя уменьшается.

На другие стороны процесса гидратации (т. е. на структурное связывание и осмотическое поглощение воды) температура оказывает противоположное влияние. При повышении температуры происходит ослабление связей между неполярными группами, вследствие чего структура макромолекул разрыхляется и количество структурно связанной воды увеличивается (Липатов, 1943; Алексеев, 1950). Увеличивающаяся при нагревании кинетическая энергия ионов и молекул должна усиливать осмотическое поглощение воды (Алексеев, 1950). Следовательно, температурный коэффициент хемогидратации отрицательный, структурного связывания и осмотического поглощения воды — положительный.

Кроме того, повышение температуры может влиять на обмен веществ растений, усиливая гидролитические процессы, вследствие чего уменьшается количество белков и органических соеди-

ний фосфора (Lepeschkin, 1912; Хлебникова, 1934, 1937; Альтергот, 1936, 1937; Зауралов и Кружилин, 1951; Гусев, 1957, 1959; 1959a). Поскольку количество воды, связываемое высокополимерными соединениями протоплазмы, находится в положительной зависимости от содержания белков и органических соединений фосфора в ней (см. выше), то уменьшение их количества должно понизить эту величину. Это подтверждается исследованиями ряда авторов (Зауралов и Кружилин, 1951; Гусев, 1957, 1959, 1959a; Алексеев, Гусев и Белькович, 1963), которые наблюдали понижение общей гидратации коллоидов (т. е. высокополимерных соединений) протоплазмы при повышении температуры до 30—40°C.

Таблица 4

Влияние повышенной температуры на содержание белкового азота, органического фосфора и степень гидратации коллоидов проростков и листьев пшеницы Лютеценс 62 (по Гусеву, 1959)

Год проведения опытов	Фаза развития растений	Температура воздуха, °C	Число гидратации, в коллоидно связанной воды на 1 г коллоидов	Количество белкового азота, % от веса сухого вещества	Количество органического фосфора, % от веса сухого вещества
1949	проростки	18—20	4,02	4,77	—
		34—38	1,49	2,68	—
1950	трубкование	27—29	2,35	—	0,58
		32—35	1,37	—	0,44
1951	трубкование	23—27	1,27	—	0,46
		31—33 (сухостей)	0,86	—	0,23
1953	цветение	23—30	1,23	3,71	0,77
		31—38	0,68	2,93	0,47
		34—40 (сухостей)	0,69	3,04	0,42

На основании данных табл. 4 можно судить о том, что отрицательное влияние высокой температуры на хемогидратацию в данном интервале перевешивает положительное влияние ее на структурное связывание и осмотическое поглощение воды.

Более детальный учет фракций воды, различающихся силой связывания (свободной, слабосвязанной и прочносвязанной воды), дал дополнительный материал по вопросу о влиянии повышенной температуры на связывание воды высокополимерными соединениями клеток листьев. При изучении суточной динамики водного режима листьев пшеницы А. М. Алексеев, Н. А. Гусев и Г. М. Белькович (1963) наблюдали, что полуденное повышение температуры воздуха до 30—35°C вызывало уменьшение количества прочносвязанной и увеличение количества слабосвязанной воды. Поскольку к прочносвязанной можно отнести воду, удерживаемую в процессе хемогидратации (кроме диффузных слоев), а к слабосвязанной — структурно связанную, осмотически поглощенную и наиболее слабо удерживаемую часть диффузных слоев

гидратационных сфер, то понижение количества прочносвязанной воды должно свидетельствовать об отрицательном влиянии высокой температуры на хемогидратацию, а повышение количества слабосвязанной воды — об усилении структурного связывания и осмотического поглощения воды.

Кроме увеличения количества слабосвязанной воды под влиянием высокой температуры происходит увеличение количества свободной воды. Последнее является естественным следствием дегидратации, но не всегда поддается учету, так как с повышением температуры усиливается транспирация, а следовательно, и расход свободной воды. В этом заключается один из основных моментов губительного действия суховея на растения, так как указанные изменения водного режима облегчают обезвоживание растений. Следовательно, одним из путей повышения устойчивости растений против суховея должно быть увеличение количества более прочносвязанной (в процессе хемогидратации) воды. Это может быть достигнуто путем создания определенных условий питания растений (Алексеев и Гусев, 1957; Петинев и Самиев, 1958; Гусев, 1959; Алексеев, Васильева и Старцева, 1959 и др.), а также путем предпосевного закаливания семян по методу П. А. Генкеля (Генкель, 1946; Гусев, 1957). Положительная сопряженность водоудерживающей способности растений со степенью гидратации коллоидов (т. е. высокополимерных соединений) протоплазмы отмечается А. М. Алексеевым, Н. А. Гусевым и Т. М. Белькович (1963). Эта сопряженность характеризуется коэффициентом корреляции порядка $+0,81 - +0,86$.

«НЕРАСТВОРЯЮЩИИ ОБЪЕМ» ВОДЫ

Как уже упоминалось, связанная вода в той или иной степени в зависимости от силы связывания утрачивает способность быть растворителем. Отсюда возникло понятие «нерастворяющего объема» воды в клетках (количество воды, не способной быть растворителем). При более или менее постоянном общем количестве воды в клетках увеличение «нерастворяющего объема» должно вести к уменьшению количества способной быть растворителем (т. е. свободной и наиболее слабо связанной) воды. Поскольку величина осмотического давления клеточного сока зависит от его концентрации, а последняя определяется как количеством растворенных веществ, так и количеством растворителя, то изменения «нерастворяющего объема» воды должны отражаться на осмотическом давлении сока. Еще Роза (Rosa, 1921) и К. Ф. Калмыков (1936) отметили, что связывание воды коллоидами протоплазмы может быть причиной повышения осмотического давления клеточного сока.

О наличии положительной зависимости осмотического давления от степени гидратации коллоидов протоплазмы указывается в ряде работ (Алексеев и Гусев, 1957; Гусев, 1959, 1960; Стар-

цена, 1960, 1962). Однако данные Н. А. Гусева показывают, что подобная зависимость проявляется лишь в тех случаях, когда количество растворителя (т. е. свободной воды) не подвергается сильному влиянию других факторов. Такими факторами могут быть: 1) быстрое поступление воды в растение, компенсирующее уменьшение количества свободной воды, 2) резко различающаяся транспирация у сравниваемых растений, вызывающая разный расход свободной воды. Поэтому положительная зависимость осмотического давления клеточного сока от степени гидратации коллоидов протоплазмы четко проявляется лишь при недостаточном водоснабжении растений и при достаточном постоянстве метеорологических факторов.

ФАКТОРЫ ЕМКОСТИ И НАПРЯЖЕНИЯ В ХАРАКТЕРИСТИКЕ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ

Д. А. Сабинин (1955) указывает, что при изучении процессов переноса материи или энергии можно установить два рода факторов: фактор интенсивности, определяющий направление переноса, и фактор емкости, определяющий количество переносимого вещества или энергии до установления равновесного состояния. Для процессов поглощения воды растительными клетками фактором интенсивности считалась величина осмотического давления клеточного сока. Растительная клетка с этой точки зрения рассматривалась как осмометр, в котором оболочка обладает свойствами пористой перепонки, а протоплазма (точнее, плазмалемма и тонопласт) — свойствами полупроницаемой перепонки. Осмотическое давление определяется Мейером (Meuer, 1945) как величина, указывающая, насколько давление диффузии воды в растворе меньше, чем в чистой воде, при той же температуре и при атмосферном давлении. Давление диффузии растворителя А. Крафтс, Х. Карриер и К. Стокинг (1951) понимают как меру силы, вызывающей диффузию молекул растворителя к чистому веществу, образующему раствор. Это понятие соответствует понятию тенденции вещества к рассеянию (Hall, 1940). Вант-Гофф (Van't Hoff, 1887) показал, что осмотическое давление разбавленных растворов подчиняется всем простым газовым законам. Поэтому к нему применимо уравнение Клапейрона:

$$PV = RT,$$

где P — давление газа, V — объем газа, T — абсолютная температура, R — газовая константа (0,0821).

Нахождение осмотического давления клеточного сока сводится к экспериментальному определению его концентрации и последующему расчету осмотического давления по уравнению или по специальным таблицам. Из числа наиболее распространенных методов определения концентрации клеточного сока следует назвать криоскопический метод, основанный на определении температуры

замерзания отжатого из клеток клеточного сока. Хорошие результаты дает метод сравнения плотности, основанный на сопоставлении плотности отжатого клеточного сока с плотностью шкалы растворов сахарозы, различающихся определенным градиентом концентрации (Гусев, 1960). Описание ряда методов определения осмотического давления клеточного сока приводится в работе Крафтса, Карриера и Стокинга (1951).

Недостатком методов, основывающихся на определении концентрации отжатого сока, является то, что состав этого сока может изменяться при отжимании вследствие перехода в него из убитого протопласта некоторых высокополимерных соединений и освобожденной воды. Следовательно, концентрация отжатого сока может довольно существенно отличаться от концентрации клеточного (точнее, вакуолярного) сока живой клетки.

Однако поступление воды в клетку определяется не полной величиной осмотического давления клеточного сока. Поступающая в клеточный сок вода вызывает увеличение его объема, которому противодействует давление растягиваемой при этом клеточной оболочки. Это противодействие увеличивается по мере поступления воды и, наконец, становится равным осмотическому давлению. Тогда поступление воды в клеточный сок прекращается. Следовательно, сила, с которой клетка всасывает воду (сосущая сила¹), S равна разности между осмотическим давлением клеточного сока P и давлением растянутой оболочки (тургорным или радиальным давлением) T :

$$S = P - T.$$

В некоторых случаях величина T может становиться отрицательной. Это наблюдается при постепенно увеличивающемся обезвоживании клеток, в результате которого происходит постепенное уменьшение объема клеточного сока и протоплазмы, а наличие сил сцепления между протоплазмой и оболочкой заставляет последнюю прогибаться внутрь клетки. При этом оболочка не только не давит на протопласт, но, наоборот, стремится растянуть его. Тогда:

$$S = P - (-T) = P + T.$$

Случаи, когда сосущая сила клеток превышает осмотическое давление клеточного сока, наблюдались в исследованиях Х. Ш. Хайруллиной (1941), А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1950а) и др. Изменения сосущей силы клеток подробно описаны Д. А. Сабининым (1955).

Из всего изложенного следует, что передвижение воды из одной клетки в другую может происходить вопреки осмотическому давлению, если эти клетки имеют различное тургорное давление (рис. 3).

¹ Зарубежные авторы термин «сосущая сила» часто заменяют термином «дефицит давления диффузии» (Крафтс, Карриер и Стокинг, 1951).

Приведенные данные относительно состояния воды в растении показывают, что осмотические явления следует рассматривать лишь как одну из причин поступления и передвижения воды в растении. Выявление всех причин, влияющих на передвижение воды, становится возможным при подходе к решению вопросов водного режима растений с позиций термодинамики, на основании тенденции вещества к рассеянию, его активности (Walter, 1931, 1933; Edfelsen, 1941; S. Brooks, a. M. Brooks, 1941; Broyer, 1947, 1947a; Алексеев, 1940, 1941, 1946, 1950; Шардаков, 1940; Ричардс и Вадлей, 1955; Алексеев и Гусев, 1957; Петин, 1959; Гусев, 1959 и др.).

Первую попытку применить показатель напряжения (или интенсивности), способный в известной мере характеризовать активность воды в растениях, сделал Вальтер (Walter, 1931, 1933), предложивший понятие «гидратура воды» в растении. Мерилом гидратуры, по Вальтеру, является отношение давления пара воды в клетке к давлению пара чистой воды при той же температуре и давлении (т. е. при давлении, равном тургорному). Поскольку относительная упругость пара зависит от осмотического давления, последнее может служить обратным показателем гидратуры воды в клетке. Понятие «гидратура воды» приблизительно соответствует принятому в физической химии понятию «относительная активность», поскольку обе величины характеризуются относительной упругостью пара. Однако в физической химии стандартным считается состояние воды при температуре 25°C и давлении 1 атм, тогда как Вальтер считает стандартным состояние воды при температуре клетки и давлении, равном тургорному. С этой точки зрения в тургоресцентной и вялой клетке может быть одинаковая гидратура воды, если осмотическое давление клеточного сока в них одинаковое (Алексеев, 1948). Вместе с тем, гидратура воды в клетке никогда не может стать равной гидратуре чистой воды, хотя в действительности такой случай может иметь место, поскольку активность воды повышается при увеличении давления и при высоком тургоре может сравняться с активностью в стандартном состоянии (т. е. при 25°C и 1 атм).

А. М. Алексеев (1941, 1948) считает, что показатель напряжения (или интенсивности) должен характеризовать не только перемещение воды, но и участие ее в процессах перехода из одной фазы в другую (парообразование), участие в процессах на поверхности раздела и в химических реакциях. Такой показатель может быть найден на основании концепции Льюиса о том, что поведение

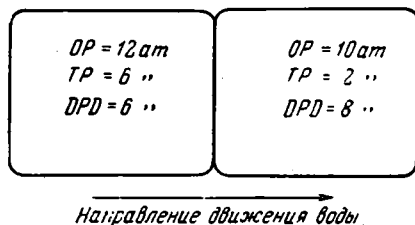


Рис. 3. Схематическое изображение движения воды под влиянием осмотических сил (по Крафтсу, Карриеру и Стокингу):

OP — осмотическое давление клеточного сока, DPD — дефицит давления диффузии, TP — тургорное давление оболочки

всякого вещества в системе определяется его рассеиваемостью. Мерой рассеиваемости вещества в чистом виде может служить молекулярный термодинамический (или химический) потенциал, являющийся мерилем химической работоспособности вещества при постоянных температуре, давлении и всех других условиях, кроме химических. Если вещество находится не в чистом виде, а входит в состав раствора, его рассеиваемость характеризуется не молярным, а парциальным молярным термодинамическим (или парциальным химическим) потенциалом. В состоянии равновесия химический потенциал равен во всех соприкасающихся фазах¹. При разности потенциалов начинается переход вещества из одной фазы (с более высоким потенциалом) в другую (с более низким).

Рассеиваемость (и химический потенциал) вещества возрастает при повышении температуры и давления. Влияние молекулярных сил на рассеиваемость более сложно. Например, при растворении какого-либо вещества в воде рассеиваемость его увеличивается вследствие диспергирования, а рассеиваемость воды уменьшается вследствие частичного связывания ее. Однако если этот раствор находится в замкнутом осмометре, соприкасающемся с водой, то рассеиваемость воды в нем будет подвергаться двум противоположным воздействиям: связывание воды будет снижать рассеиваемость, а повышение гидростатического давления в осмометре, наоборот, повышать ее. Связывание воды, достигнув определенного предела, прекратится, а гидростатическое давление будет увеличиваться и после этого, вследствие чего рассеиваемость воды в осмометре станет нарастать и, наконец, станет равной рассеиваемости чистой воды. Тогда поступление воды в осмометр прекратится.

Аналогичные явления происходят при набухании ограниченно набухающего студня. Связывание поступающей в него воды должно уменьшать рассеиваемость ее, а происходящее при этом нарастание давления набухания, наоборот, должно повышать ее. Чем дальше идет набухание, тем слабее связывается вода и тем сильнее нарастает давление набухания. Следовательно, по мере набухания студня рассеиваемость воды нарастает быстрее и, наконец, становится равной рассеиваемости чистой воды. Тогда набухание прекращается.

Величиной, при помощи которой может быть выражена разность химических потенциалов воды в данном и стандартном состоянии, является активность воды, характеризуемая той частью молекул воды, которая принимает участие в данной реакции. Следовательно, повышение степени гидратации высокополимерных

¹ У живых организмов, относящихся к открытым системам, постоянство свойств во времени характеризуется не термодинамическим равновесием, а стационарным состоянием, при котором соблюдается постоянство скорости одностронне протекающих химических изменений и диффузии веществ в системе (Паньский, 1957; Опарин, 1957).

соединений протоплазмы и величины осмотического давления клеточного сока должно снижать активность воды, поскольку при этом уменьшается количество воды, способной участвовать в реакциях. Обратным показателем активности воды в клетках может служить их сосущая сила (Алексеев, 1948). Это вполне понятно, так как поступление воды в клетку, происходящее вследствие разности активности воды снаружи и внутри клетки, характеризуется величиной сосущей силы.

В. С. Шардаков (1940) также предлагает использовать активность воды для характеристики водного состояния клетки. Другие авторы (Edlefsen, 1941; Edlefsen a. Anderson, 1943; Broeyer, 1947, 1947a) при рассмотрении процессов перемещения воды вследствие ее тенденции к рассеянию выдвигают на первый план энергетическую сторону этого процесса. Перемещение воды они рассматривают как следствие различия величин свободной энергии. Последняя является функцией ряда величин: различных силовых полей (гравитационного, электрического, адсорбционного), осмотического и гидростатического давления, явлений метаболизма и влияния коллоидов клетки.

С. Брукс и М. Брукс (S. Brooks a. M. Brooks, 1941), как и А. М. Алексеев, основное внимание обращают на активность воды, которую считают мерилем ее тенденции к рассеянию. Однако в качестве показателя активности воды в растении они, как и Вальтер, стремятся использовать осмотическое давление клеточного сока. При этом не учитывается давление, которое оказывает на содержимое клетки (а следовательно, и на находящуюся в ней воду) растянутая оболочка клетки. Поскольку активность воды находится в положительной зависимости от давления, то нарастание давления растягиваемой оболочки на содержимое клетки должно постепенно повышать активность воды в ней до тех пор, пока эта активность не станет равной активности чистой воды. Тогда прекратится поступление воды в клетку и, следовательно, не будет более увеличиваться радиальное давление оболочки. Величина сосущей силы учитывает изменения осмотического давления клеточного сока и радиального давления оболочки и поэтому может служить показателем, точно отражающим изменения активности воды в клетках (Алексеев, 1941, 1948, 1950; Крафтс, Карриер, Стокинг, 1951). Следует, впрочем, отметить, что изменения сосущей силы происходят большей частью в соответствии с изменениями осмотического давления. Поэтому осмотическое давление в известной степени может характеризовать активность воды в клетках (Гусев, 1959).

Таким образом, разность химических потенциалов (или разность активности) является основной причиной, заставляющей воду передвигаться из почвы в растение и из растения в атмосферу. Все факторы, увеличивающие эту разность, должны усиливать передвижение воды; факторы, уменьшающие разность потенциалов, наоборот, должны ослаблять передвижение ее. Эти факторы могут быть различными. Отмечено, что разность парциальных химиче-

ских потенциалов воды может быть обусловлена действием осмотических, химических, электрических, поверхностных и других сил (Алексеев, 1950). Поэтому вполне возможно поступление воды в растения и передвижение ее в них как под влиянием осмотических, так и под влиянием неосмотических сил.

Рассматривая поступление воды в клетку и переход ее из одной части клетки в другую, Алексеев указывает, что поступление воды в оболочку представляет собой набухание последней (т. е. процесс в основном неосмотический), переход воды в протоплазму также прежде всего является процессом набухания ее коллоидов и отбухания коллоидов оболочки. Даже поступление воды из протоплазмы в клеточный сок не может считаться чисто осмотическим процессом, так как оно связано с отбуханием коллоидов протоплазмы. В более поздней работе Алексеев (1960) рассматривает передвижение воды через мезоплазму, как активированную диффузию, при которой молекулы воды должны преодолеть потенциальные энергетические барьеры. В отличие от газов, диффузия в жидкостях (особенно гетерогенных) и твердых телах является прерывистым процессом. В определенный момент времени диффундирующая молекула перемещается из одной точки в другую, а далее некоторое время лишь колеблется и вращается вокруг среднего положения. В этом положении молекула удерживается силами, действующими между ней и соседними молекулами. Следовательно, можно сказать, что диффундирующая молекула окружена барьером потенциальной энергии. Когда молекула приобретает достаточную кинетическую энергию, она преодолевает этот барьер и диффундирует дальше до потери своей кинетической энергии в результате столкновения с другими молекулами и в результате процесса хемогидратации, в котором силы молекулярного притяжения со стороны частиц дисперсной фазы протоплазмы препятствуют свободному движению молекул воды.

Источником кинетической энергии молекул воды, необходимой для преодоления барьеров, может быть процесс дыхания. Следовательно, активированная диффузия воды через мезоплазму осуществляется на основе сочетания осмотических и неосмотических (связанных с метаболизмом) закономерностей.

Активность воды в почве, растении и в атмосфере резко различается. Напряжение почвенной влаги в прикорневой зоне во влажной почве измеряется долями атмосферы (Gradmann, 1928; Van den Honert, 1948 и др.). Д. А. Сабинин (1955) отмечает, что при обычных условиях, свойственных зоне достаточного увлажнения, и при невысоком содержании солей в почвенном растворе почвенный воздух насыщен водяными парами, вследствие чего водоудерживающие силы среды приближаются к нулю. Водоудерживающие силы растений (характеризуемые величиной сосущей силы клеток) чаще всего определяются величинами порядка 1—10 атм, лишь в редких случаях поднимаясь до 50 атм (Алексеев и Гусев, 1950а), 1957; Крафтс, Карриер и Стокинг, 1951; Ричардс и Вадлей, 1955;

Алексеев, Васильева и Старцева, 1959; Гусев, 1959 и др.). Вододерживающие силы атмосферы очень велики и даже при высокой относительной влажности ее (70—80%) измеряются сотнями атмосфер, а при понижении влажности до 47% достигают 1000 атм (Крифтс, Карриер и Стокинг, 1951; Сабинин, 1955; Ричардс и Вадлей, 1955 и др.). Как уже упоминалось, при разности химических потенциалов (или активности) совершается переход вещества из фазы с более высоким потенциалом в фазу с более низким. Этим и объясняется передвижение воды из почвы в растение, а из растения в атмосферу. Поскольку разность активности воды значительно больше между атмосферой и растением, чем между растением и почвой, то основное значение для поступления и передвижения воды по растению имеет «верхний концевой двигатель», т. е. транспирация.

Прекращение транспирации (путем помещения надземных органов растения в пространство, насыщенное водяными парами) приводит к сильному снижению поглощения воды корневой системой (Сабинин, 1955). Однако даже при удалении надземных органов корневая система в течение долгого времени продолжает поглощать воду и подавать ее в стебель. В этом проявляется действие «нижнего концевого двигателя» водного тока или активное поглощение воды корнями.

АКТИВНОЕ ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ КОРНЯМИ

Активное поглощение воды корнями проявляется в выделении жидкости со срезанной поверхности корневой шейки. Этот процесс получил название «плача растения», а выделяющаяся жидкость — названные пасоки или сока плача. Первоначально выделение пасоки считали процессом, связанным с поранением растения и наблюдающимся только в определенное время года и только у некоторых растений. Однако детальные исследования с растениями водных культур показали ошибочность этого представления. Поскольку объем выделяемой пасоки превосходит объем корневой системы, стало ясным, что она не может быть жидкостью, вытекающей вследствие поранения тканей, а является следствием поглощения внешнего раствора корневой системой растения. Было также показано, что плач наблюдается у всех растений и происходит в любое время вегетации, ослабляясь и даже исчезая лишь к концу вегетационного периода. Наиболее сильное выделение пасоки (у деревьев) происходит весной. Наблюдается суточная периодичность интенсивности плача растений (Баранецкий, 1872; Grossenbacher, 1938, 1939; Трубецкова, 1960; Потапов и Суманова, 1960). Максимум выделения пасоки наблюдается днем, минимум — ночью. У некоторых растений (подсолнечник, лен) в ночные часы наблюдается даже отрицательный плач, т. е. обратное всасывание выделенной ранее пасоки (Трубецкова, 1960). Суточный ритм выделения пасоки сохраняется и при перемещении

растений в неизменные внешние условия (Grossenbacher, 1938, 1939). Однако О. М. Трубецкова отмечает, что при наличии постоянных условий суточный режим плача наблюдается не у всех растений. Существует группа растений, у которых после удаления надземных органов происходит постепенное уменьшение скорости плача, зависящее от внешних условий освещения, содержания питательных веществ в растворе и т. д. Это подтверждается и другими исследованиями, где была показана слабая выраженность суточной периодичности интенсивности плача кукурузы (Потапов и Суманова, 1960).

Активная деятельность корня проявляется и у неповрежденных растений в виде так называемой гуттации: выделения капельно-жидкой воды с растворенными в ней солями проростками злаков и листьями взрослых растений (картофеля, гречихи, тыквы, настурции, фуксии) во влажной атмосфере. Это выделение совершается через кончики листьев (у злаков) или через особые образования — гидатоды, дно полости которых выстлано мелкоклетчатой паренхимой (эпитемой). При фильтрации через эпитему сок оставляет в ее клетках значительную часть содержащихся в нем минеральных веществ (Шардаков, 1928). О. Ф. Туева и С. А. Самойлова (1948) наблюдали, что у молодых растений тыквы, испытывавших азотное голодание, начиналась активная гуттация после внесения азота (особенно нитратного) в питательную среду. Аналогичное явление было отмечено ими в отношении фосфора (хотя действие его было значительно слабее, чем действие азота). А. Н. Павлов (1960) наблюдал, что гуттация происходит во время интенсивного роста растений, т. е. в период усиленного потребления питательных веществ. Основываясь на собственных данных, а также на данных Туевой и Самойловой, он считает, что гуттация является результатом избыточного поглощения воды, связанного с усиленным поглощением минеральных веществ.

Согласно ранее существовавшим представлениям, величина корневого давления, вызывающая выделение пасоки, невелика. Крафтс (Crafts, 1936) указывает, что содержание сухого вещества в пасоке тыквы изменяется от 0,102 до 0,23%. Следовательно, осмотическое давление ее должно измеряться долями атмосферы. Н. А. Максимов (1958) также утверждает, что у травянистых растений корневое давление обычно измеряется долями атмосферы и лишь у некоторых деревьев и виноградной лозы превышает одну-две атмосферы. Однако Д. А. Сабинин (1955) считает, что отмеченные разными исследователями низкие величины корневого давления объясняются несовершенством методики манометрического определения этого давления. Он ссылается на данные Ф. Р. Уайта (1949), усовершенствовавшего эту методику и наблюдавшего, что отдельный корень томата может развивать давление в 3—10 атм. Сам Сабинин рассчитывает величину движения силы плача растений на основании допущения, что скорость тока плача через корневые системы пропорциональна силе, движущей этот ток. По его

линием, величины движущей силы плача (корневого давления) достигают 1—3 *атм*, т. е. согласуются с экспериментально найденными Уайтом величинами.

Величина корневого давления в сильной степени зависит от содержания солей в питательной среде. Л. С. Литвинов (1926) наблюдал возрастание осмотического давления пасоки растений, перенесенных из воды на питательный раствор. Так, у кукурузы, перенесенной из воды на питательный раствор с осмотическим давлением 8,1 *атм*, осмотическое давление пасоки поднялось с 1,2 до 10,8 *атм*; у бальзамина, перенесенного на раствор с осмотическим давлением 3,9 *атм*, — с 1,7 до 5,5 *атм*. Разность между осмотическим давлением пасоки и осмотическим давлением питательного раствора (представляющая силу сосания корневой системы) остались при этом более или менее постоянной (1,2—2,7 *атм* — у кукурузы и 1,7—1,6 *атм* — у бальзамина). Скорость привыкания растений к изменению концентрации питательного раствора колебалась в пределах 1—5 суток (в зависимости от резкости изменения). Ван-Овербек (Van Overbeek, 1942) наблюдал, что первые порции пасоки помидоров, выращенных при низком содержании солей, имели осмотическое давление 0,42 *атм*, тогда как осмотическое давление пасоки помидоров, выращенных при высоком содержании солей, достигало 1,32 *атм*.

ТЕОРИИ КОРНЕВОГО ДАВЛЕНИЯ

Механизм корневого давления объясняется большинством исследователей на основании осмотических представлений. Мы не будем останавливаться на схемах В. В. Лепешкина (1912), стремившегося объяснить возможность одностороннего тока воды через клетку различной проницаемостью протоплазмы в разных ее концах, и Пристлея (Priestley, 1920), объясняющего поступление воды в корни сосущей силой (или осмотическим давлением) раствора, исходящегося в проводящих элементах корня, поскольку эти схемы общезвестны.

Крамер (Kramer, 1941) считает доказательством осмотической природы корневого давления наблюдавшийся им отрицательный плач (т. е. поглощение воды через срез стебля) при переносе корневых систем томата и подсолнечника в раствор сахара с осмотическим давлением более 1 *атм*. После переноса корней в воду восстанавливался нормальный плач.

Итон (Eaton, 1943) приводит данные, показывающие зависимость выделения растениями пасоки от осмотического давления питательного раствора. Выделение пасоки происходило лишь в тех случаях, когда осмотическое давление питательного раствора было ниже осмотического давления пасоки. После переноса растений из растворов с разным осмотическим давлением на водопроводную воду количество выделяемой ими пасоки оказалось в положительной зависимости от осмотического давления ее.

Д. А. Сабинин (1925, 1955) также считает, что в основе корневого давления лежат осмотические явления. Доказательством этого является снижение и прекращение выделения пасоки при переносе растения в раствор с более высоким осмотическим давлением. Результат одного из таких опытов Сабинина представлен на рис. 4. Однако эти осмотические явления Сабинин связывает с обменом веществ клетки. Он допускает, что в одной части протопласта непрерывно образуется вещество «а», в результате чего увеличивается осмотическое давление и количество частиц, способных связывать ионы окружающей среды. В другой части протопласта вещество «а» превращается в вещество «б», вследствие чего осмотическое давление и количество веществ, связывающих ионы, уменьшаются. Это является, по мнению Сабинина, причиной поддержания одностороннего тока воды через клетку. Необходимая для превращения веществ энергия может получаться в процессе дыхания. Это согласуется с данными, показывающими, что плач растений происходит только в условиях, обеспечивающих возможность аэробного дыхания корней (Крафтс, Карриер и Стокинг, 1951; Сабинин, 1955; Рассел, 1955; Долгов, 1957 и др.).

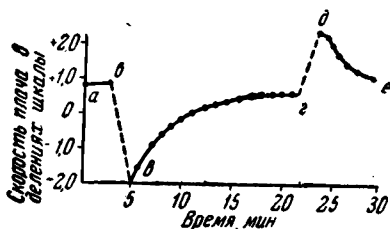


Рис. 4. Скорость плача проростка *Impatiens balsamina* в воде и в 0,05 н. растворе KCl (по Сабинину, 1955):

а — вода, б — замена воды раствором KCl, г — замена раствора KCl водой; аб, де — скорость плача в воде, вг — в растворе KCl

Крафтс и Бройер (Crafts a. Broyer, 1938) также связывают активное поглощение воды корнем с обменом веществ, но указывают на различие обмена веществ в разных частях корня. В лучше аэрируемых клетках коры они предполагают наличие более интенсивного обмена, в клетках центрального цилиндра — менее интенсивного.

Зависимость корневого давления от дыхания показывает недостаточность осмотических представлений для объяснения его механизма. В литературе есть и другие данные, указывающие на недостаточность такой трактовки. Так, было установлено, что ауксин значительно повышает скорость плача (Skoog, Broyer a. Grossenbacher, 1938). Ван-Овербек (Van Overbeek, 1942) показал, что выделение пасоки корнями томатов прекращалось лишь при концентрации маннита в окружающем корню растворе, вдвое превышающей концентрацию пасоки. Это заставило автора допустить, что плач растений кроме осмотического определяется еще каким-то давлением, которое он назвал активным.

Относительно возможности активного регулирования клетками процессов водообмена в литературе приводятся различные мнения. Крафтс, Карриер и Стокинг (1951), приводя данные ряда исследо-

пателей (Bennet-Clark, Greenwood a. Barker, 1936; Reinders, 1938; Commoner, Fogel a. Muller, 1943; Bennet-Clark a. Vexon, 1943, 1946), подтверждающие «активную секрецию» воды протоплазмой в вакуоль, рассматривают это явление как процесс электроосмоса.

Возможность возникновения необходимой для электроосмоса разности потенциалов по обе стороны протоплазматической мембраны была рассмотрена Беннет-Кларком и Биксоном (Bennet-Clark a. Vexon, 1943, 1946). Авторы допускают, что эта разность потенциалов может возникать вследствие того, что из клеточного сока в протоплазму постоянно поступает какой-либо электролит (например, яблочная кислота), который под влиянием ферментов протоплазмы превращается в неэлектролит (например, сахар) и в этом виде возвращается в клеточный сок. Другой причиной возникновения разности потенциалов они считают возможность неравномерного проникновения ионов через протопласт, способствующую возникновению противоположных зарядов на внешней и внутренней поверхностях его.

Имеется предположение, что разность потенциалов в протопласте может поддерживаться постоянным образованием и удалением ионов H^+ и HCO_3^+ (Höber, 1945). Значение электроосмотических явлений в водообмене клеток подчеркивается также и другими исследователями (Brauner a. Hasman, 1947; Сабинин, 1955 и др.).

А. М. Алексеев (1950) стремится объяснить «активную секрецию» воды протоплазмой в вакуоль на основании тенденции вещества к рассеиваемости. При этом он основывается на гипотезе Нортропа и Кунитца, разделяемой С. М. Липатовым (1943), согласно которой в пределах протоплазмы могут существовать участки с различным осмотическим давлением. Молекулярно дисперсные вещества, обуславливающие высокое осмотическое давление согласно этой гипотезе находятся преимущественно внутри мицелл (или макромолекул), где и развивается высокое осмотическое давление. Между мицеллами находится жидкость с меньшим содержанием молекулярно дисперсных веществ и, следовательно, с более низким осмотическим давлением. Снижение рассеиваемости воды внутри мицелл, зависящее от более высокой концентрации растворенных веществ, компенсируется действием аттракционных сил, стремящихся сжать мицеллу. При этом условии возможно относительное равновесие рассеиваемости воды в различных частях клетки.

В случае увеличения аттракционных сил, направленных на сжатие мицеллы (или макромолекулы), рассеиваемость воды в ней повысится. Это вызовет переход части воды в межмицеллярную жидкость, повышение рассеиваемости воды в ней и вследствие этого переход части воды в клеточный сок, т. е. произойдет «активная секреция» воды протоплазмой в вакуоль. Увеличение аттракционных сил требует затраты энергии, источником которой может быть процесс дыхания. В литературе имеются указания на зависи-

мость «активной секреции» воды протоплазмой от интенсивности дыхания (Reinders, 1942; Можяева, 1947; Bogen a. Prell, 1953 и др.). Освобождающаяся при дыхании энергия может влиять на «активную секрецию» воды и путем частичной дегидратации макромолекул, поскольку дегидратация является эндометрическим процессом.

ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ НА КОЛИЧЕСТВО ВЫДЕЛЯЕМОЙ ПАСОКИ

Количество выделяемой пасоки зависит от многих факторов. Прежде всего необходимо отметить зависимость выделения пасоки от мощности корневой системы. Было найдено, что коэффициент корреляции между количеством выделенной пасоки и весом корневой системы разных сортов растения винограда доходит до +0,979 (Тавадзе, 1949).

Н. Н. Сус (1957) установил, что у подсолнечника коэффициенты корреляции между количеством пасоки и поглощающей поверхностью корней большей частью находятся в пределах от +0,90 до +0,98, коэффициенты корреляции между количеством пасоки и весом корней — в пределах от +0,73 до +0,96. Однако он отмечает, что такая корреляция наблюдается лишь при достаточно постоянных внешних условиях. Основываясь на собственных и литературных данных, Сус утверждает, что выделение пасоки растениями может служить суммарным методом оценки мощности корневых систем, более простым и точным, чем методы, основывающиеся на откопке и отмывке корней.

Из числа внешних условий на выделение пасоки сильное влияние оказывают влажность, аэрация, температура почвы и концентрация почвенного раствора. Вопрос о влиянии концентрации (и осмотического давления) наружного раствора был рассмотрен выше.

Влияние влажности почвы на плач растений подчеркивается многими авторами. Большой материал по этому вопросу приводит А. М. Алексеев (1948). Он ссылается на представление Л. С. Литвинова (1932), согласно которому прекращение плача растений происходит тогда, когда вследствие иссушения почвы ее водоудерживающая сила станет равной силе корневого сосания. Литвинов наблюдал, что плач подсолнечника, культивированного на черноземе, прекращался при средней влажности различных горизонтов почвы около 22,5% и при среднем содержании физиологически доступной воды около 2% (превышение над двойной максимальной гигроскопичностью). Однако этому противоречат более поздние работы (Kramer, 1941), согласно которым плач декапитированных растений подсолнечника, томатов и колеуса прекращается при содержании в почве около 45% воды, доступной для поврежденных растений.

А. М. Алексеев приводит также данные Ф. Д. Сказкина и Д. А. Сикстель (1933), показывающие, что интенсивность плача

длина зависит от условий влажности почвы, создаваемых различными поливами. Так, при гидромодуле полива 2700 м^3 растения дивали в среднем 199 см^3 пасоки в день, при гидромодуле в 8000 м^3 — уже 259 см^3 . Из этого не следует, однако, делать вывод о прямой зависимости интенсивности плача от влажности почвы. Очень высокая влажность может оказать отрицательное влияние на плач вследствие ухудшения аэрации корней. Мак-Дермотт (Mc Dermott, 1945) показал, что плач подсолнечника происходит сильнее всего при содержании воды в почве, близком к ее полевой влагоемкости. При повышении влажности скорость плача снижалась. При понижении влажности почвы также происходило постепенное снижение скорости плача, а в случае приближения к коэффициенту увядания наблюдался даже отрицательный плач (вследствие повышения осмотического давления почвенного раствора).

Приведенные данные подчеркивают главным образом осмотическую сторону влияния изменений влажности почвы на активную деятельность корневой системы. Однако обезвоживание корней может оказать на них и другое действие. Исследования Р. Ш. Гильдсева (1941, 1947)¹ и Н. А. Гусева (1940) показали, что корни кукурузы, перенесшие обезвоживание, не восстанавливают полностью своей деятельности даже после переноса их на воду и насыщения до исходного уровня. Примером могут служить данные, приведенные в табл. 5.

Таблица 5

Количество выделенной пасоки (в мл) в пересчете на единицу среднего объема корней (по Гильдсеву, 1941)²

Возраст растений, дни	Продолжительность подсушивания, мин	Без опрвления	Опрвление через:			Контроль
			24 ч	48 ч	72 ч	
35	25	1,13	1,48	1,72	2,30	2,50
35	40	нет	1,40	1,65	1,94	2,40
40	25	0,39	0,61	0,61	0,90	1,00

Лишь на третьи сутки опрвления (см. табл. 5) подсушенные растения приближались к контрольным по количеству выделенной пасоки. Дальнейшие наблюдения оказались невозможными, так как на четвертый день началось бурное образование новых корней. Снижение выделения пасоки корнями растений, перенесших обезвоживание, могло происходить вследствие снижения осмотического давления пасоки или вследствие физико-химических изменений протоплазмы клеток, в частности изменения ее водопроницаемости. Первая причина вряд ли могла иметь место при кратковременном обезвоживании (25—40 мин), при котором скорее могло произойти

¹ Цит. по: А. М. Алексеев. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948.

² Там же.

повышение осмотического давления. По-видимому, в этом случае оказывало влияние снижение водопроницаемости протоплазмы.

Губер и Гефлер (Huber u. Hofler, 1930) показали, что водопроницаемость протоплазмы невелика и потому изменения ее могут оказывать существенное влияние на прохождение воды через ткани корня. Де-Хаан (De Haan, 1933) отметил, что водопроницаемость протоплазмы эпидермиса лука тем выше, чем больше оводненность протоплазмы. Н. А. Гусев (1940) при определении водопроницаемости протоплазмы плазмометрическим методом Гефлера показал, что коэффициент скорости диплазмолиза ($Rückgangskonstante — K_R$), характеризующий величину водопроницаемости, сильно снижается в результате обезвоживания тканей. Это снижение в клетках эпидермиса лука при потере воды около 45% исходного количества достигало 63—79% от контроля, при потере 63%, воды — 94% от контроля. Определения водопроницаемости протоплазмы корней гороха, произведенные методом тканевого растяжения, дали аналогичные результаты (Lundegårdh, 1911).

Следовательно, понижение влажности почвы снижает активную подачу воды корнями не только вследствие повышения осмотического давления почвенного раствора, но и вследствие снижения водопроницаемости протоплазмы клеток корня.

Активная деятельность корневой системы зависит от аэрации. Выше приводились данные Мак-Дермотта, показывающие, что выделение пасоки снижается при увеличении влажности почвы выше ее полной влагоемкости. Причиной этого могло быть лишь ухудшение аэрации почвы. Опыты с водными культурами растений показали, что при недостаточной аэрации происходит снижение поступления воды в растения, зависящее от подавления деятельности корневой системы и задержки ее развития. М. Б. Рассел (1955) считает твердо установленным отрицательное действие высоких концентраций углекислоты (50% и выше) на поглощение воды корнями в жидких средах. При этом он основывается на работах, в которых было показано, что пропускание углекислоты через питательную среду снижает поглощение воды и дыхание растений (томатов, подсолнечника, кукурузы, риса, пшеницы); пропускание азота почти или совсем не снижает поглощение воды (Kramer, 1938, 1940, 1945; Chang a. Loomis, 1945). Вместе с тем Рассел приводит данные Уитни¹, показывающие, что для более продолжительного периода времени большее значение имеет недостаток кислорода. При низком содержании кислорода в аэрирующей газовой смеси относительная транспирация табака в первый день снижалась на 70% с последующим снижением, а затем — постепенным повышением. У томатов снижение относительной транспирации в первый день составляло 10%, после чего следовало неуклонное понижение, у кукурузы — 40% без последующих изменений. Повы-

¹ Цит. по: М. Б. Рассел. Физические условия почвы и растение. М., ИЛ, 1955.

шение содержания углекислоты в этих условиях вызывало лишь незначительное добавочное снижение транспирации. При высоком содержании кислорода в аэрирующей смеси увеличение в ней содержания углекислоты (до 20%) в опытах Уитни вызывало незначительное снижение транспирации.

Рассел отмечает, что при недостаточной аэрации в питательном растворе накапливаются токсические продукты анаэробного дыхания, снижающие водопроницаемость клеток корня. Возможно, что такое же влияние оказывает накопление углекислоты. Конечный вывод Рассела следующий: меньшее значение имеет влияние недостатка кислорода на процесс дыхания корней (с которым связано активное поглощение воды корнями), чем влияние высоких концентраций углекислоты и низких концентраций кислорода на проницаемость корней. Однако выше уже отмечалось мнение Д. А. Сабина, считающего энергию дыхания необходимым условием для поддержания различного уровня обмена веществ в разных частях корня. Это различие обмена веществ Сабинин кладет в основу корневого давления. Напомним также, что А. М. Алексеев считает энергию дыхания причиной увеличения аттракционных сил, направленных на сжатие макромолекул и обуславливающих тем самым повышение рассеиваемости воды в протоплазме и переход части ее в клеточный сок, а также — источником кинетической энергии молекул воды при активированной диффузии ее через мезоплазму. Следовательно, снижение интенсивности дыхания, происходящее при плохой аэрации питательной среды, в которой находятся корни, должно сильно влиять на активное поглощение воды этими корнями.

Поглощение воды корнями зависит от температуры почвы. Крамер (Kramer, 1949) приводит обширный материал, показывающий, что низкая температура почвы снижает скорость поглощения воды корнями растений, причем поглощение воды теплолюбивыми растениями снижается в более сильной степени, чем поглощение воды более холодостойкими растениями. Он приходит к выводу, что главными причинами снижения скорости поглощения воды при понижении температуры являются повышение вязкости и понижение проницаемости протоплазмы, а также уменьшение молекулярной подвижности воды.

Ричардс с соавторами (1955) указывают на ряд исследований, также свидетельствующих о снижении поглощения воды корнями при охлаждении почвы (Duncan a. Cooke, 1932; Clements a. Martin, 1934; Arndt, 1937; Schroeder, 1939; Nelson, 1944; Hendrickson a. Veihmeyer, 1945). Повышение температуры способствует увеличению скорости поглощения воды корнем, но лишь до определенного предела, после которого повышение температуры начинает уже оказывать отрицательное влияние. В работе Ричардса с соавторами приведены многочисленные исследования, указывающие на усиление поглощения воды растениями при повышении температуры почвы до 20—25°С (Clements a. Martin, 1934; Boonstra, 1935; Rou-

schal, 1935). Вместе с тем приведены и данные, показывающие уменьшение скорости транспирации грейпфрута при температуре корней выше 27° С и лимона — при температуре выше 31° С (Haas, 1936), а также данные о сильном снижении скорости поглощения воды растениями даже в условиях водных культур при повышении температуры до 37—38° С (Ellis a. Swaney, 1947).

Снижение поглощения воды корнями при высоких температурах Ричардс с соавторами объясняют уменьшением их поглощающей поверхности вследствие повреждения одной части корней и быстрого старения другой.

ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ ИЗ ПОЧВЫ В РАСТЕНИЕ

Выше уже упоминалось, что причиной передвижения воды из почвы в растение является различие рассеиваемости ее в почве и растении. Следовательно, необходимо иметь представление о причинах, влияющих на рассеиваемость воды не только в растении, но и в почве.

Закономерностям поведения воды в почве посвящены работы П. С. Коссовича (1904), А. Ф. Лебедева (1919, 1936), С. И. Долгова (1948, 1957), А. А. Роде (1952) и др.

Вода в почве может находиться в трех состояниях: твердом, жидком и газообразном (или парообразном). Для растений имеет значение жидкая и парообразная вода.

Попадая в почву (преимущественно в виде атмосферных осадков), вода испытывает действие различных сил, сочетание которых определяет движение и состояние ее. А. А. Роде (1952) отмечает, что в каждый данный момент на каждую данную группу молекул воды действует сочетание сил, равнодействующая которых определяет направление и скорость движения ее. В следующий момент сочетание сил может стать иным, что неизбежно отразится на движении этой группы молекул. Рассматривая вопрос о влиянии различных сил на жидкую и парообразную воду в почве, он указывает, что попавшая на поверхность почвы вода прежде всего испытывает действие силы тяжести, заставляющее ее просачиваться в почвенные поры. Просочившись в почву, вода под действием той же силы тяжести продолжает стремиться стекать вниз. Однако этому будут противодействовать другие силы: сорбционные (силы взаимного притяжения молекул воды с ионами и молекулами поверхностных слоев почвенных частиц), поверхностные (капиллярные или менисковые), осмотические (вызывающие диффузию воды) и, наконец, сосущие силы корневых систем.

Молекулы парообразной воды в почве подвергаются действию сорбционных, диффузионных, отчасти аэродинамических сил (возникающих при действии ветра на поверхность почвы), влиянию температурных сжатий и расширений почвенного воздуха.

Находящиеся в данный момент в определенном объеме почвы различные группы молекул воды находятся под влиянием различ-

ных сочетаний сил, вследствие чего могут быть разделены на различные категории, характеризующиеся передвижением (или динамически равновесным состоянием) под влиянием преобладающей силы или сочетания сил. Разделение этих категорий в значительной степени условно, так как действующие на молекулы воды силы и явления перекрывают друг друга (новое явление начинает проявляться раньше, чем закончится проявление предшествующего).

Четкую классификацию почвенной влаги на основании степени ее подвижности дает С. И. Долгов (1948, 1957). Он различает три формы воды в почве (не считая химически связанной воды): 1) связанная или адсорбированная вода, удерживаемая у поверхности почвенных частиц силами межмолекулярного взаимодействия (адсорбции) между поверхностными молекулами почвенных частиц и молекулами воды; 2) свободная (неадсорбированная) вода, подчиняющаяся в зависимости от степени заполнения порозности почвы капиллярным силам или силе тяжести; 3) парообразная вода, заполняющая ту часть порозного пространства почвы, которая не занята жидкой влагой, и передвигающаяся с током воздуха или по законам диффузии.

Наличие связанной воды доказывается теплотой смачивания (до 10—15 кал на 1 г почвы) и повышенной ее плотностью. По данным Долгова (1957), в черноземных почвах первые 1,64% связанной воды имеют плотность в 1,72 раза большую, следующие 1,54% — плотность в 1,398 раза большую, чем плотность свободной воды. В подзолистой почве первые 1,99% воды имеют плотность, в 1,375 раза превышающую плотность свободной воды. Связанную воду Долгов делит на прочно- и рыхлосвязанную.

По отношению к росту и развитию растений Долгов (1957) считает целесообразным разделять всю почвенную воду на следующие шесть частей.

Первой частью является недоступная для растений вода (главным образом прочносвязанная). Верхняя ее граница лежит около максимальной гигроскопичности почвы¹. Вторая часть — труднодоступная для растений, непродуктивная вода. Может поддерживать жизненность хорошо укрытых точек роста, но не может восстановить тургор растительных тканей даже при помещении растений в насыщенную водяными парами атмосферу. Верхняя ее граница лежит у влажности устойчивого завядания². Третья часть — доступная для растений, но пониженной продуктивности вода. При невысокой транспирации она способна поддерживать тургор растительных тканей, обеспечивать замедленное накопление их и, по-видимому, нормальное созревание репродуктивных органов. Верхняя граница ее — влажность торможения роста. Четвертая часть — нормально доступная и нормально продуктивная вода. Обеспечи-

¹ См. стр. 44.

² Там же.

вает нормальный рост и развитие растений. Верхняя граница — наименьшая влагоемкость почвы¹. Пятая часть — легкодоступная для растений вода. Обеспечивает очень хорошее развитие главным образом вегетативной массы растений. Верхняя ее граница находится около такой влажности почвы, когда в последней остается количество воздуха около 15% от объема почвы. Наконец, шестая часть — избыточная (хотя и легкодоступная) для растений вода. Вследствие затрудненного газообмена снабжение воздухом почвенной микрофлоры и корней растений затруднено, питательный режим растений складывается неблагоприятно. В этих условиях нормально расти и развиваться могут лишь растения с воздухопроводящей тканью (азренхимой).

Эта классификация, по мнению А. А. Роде, «является большим и удачным шагом вперед в деле систематизации наших знаний о водных свойствах почвы и о различных формах почвенной влаги».

Наконец, остановимся на подразделении форм почвенной воды, которое дает Роде (1952). Учитывая классификации почвенной влаги, предложенные предшествующими исследователями, он предлагает различать следующие категории воды в почве.

I. Влага кристаллизационная.

II. Твердая влага (лед).

III. Парообразная влага. Передвигается в почве: 1) активно (от участков с высокой абсолютной упругостью водяного пара к участкам с более низкой упругостью), 2) пассивно (вместе с токами воздуха). В почве, влажность которой превышает величину максимальной гигроскопичности, содержание парообразной влаги (в почвенном воздухе) близко к ее содержанию при условии насыщения воздуха водяным паром.

IV. Прочносвязанная влага. Молекулы ее удерживаются адсорбционными силами, присущими почвенным частицам. Она образует на поверхности последних пленку, толщина которой измеряется многими диаметрами молекул воды. По свойствам близка к твердому телу, имеет высокую плотность. При связывании выделяет теплоту смачивания. Передвигаться может лишь в парообразном состоянии. Количественно может определяться по величине нерастворяющего объема при условии применения растворов высокой концентрации, по теплоте смачивания и биологическим методом.

V. Рыхлосвязанная влага. Основным ее признаком является ориентированное расположение молекул. Образует вокруг почвенных частиц пленку, толщина которой может достигать десятков, сотен, возможно даже тысяч диаметров молекул воды. Внутренние ее слои обладают признаками, свойственными твердому телу. Теплоты смачивания не выделяет. Содержание ее приближенно может быть определено по величине нерастворяющего

¹ См. стр. 44.

объема при условии применения растворов низкой концентрации. Может передвигаться от частицы к частице под влиянием сорбционных сил.

VI. Свободная влага. Характеризуется отсутствием ориентировки молекул около почвенных частиц, что не исключает возможности их ориентировки вокруг ионов, находящихся в растворе. Свободная влага может быть в следующих состояниях.

Стыковая влага. Встречается преимущественно в почвах крупно- и среднезернистых при влажности ниже наибольшего количества стыковой влаги, которое может удержаться почвой. Удерживается капиллярными силами.

Сорбционно-замкнутая свободная влага. Встречается в тонкозернистых почвах и грунтах в виде микроскоплений, разобобщенных одно от другого перемычками связанной воды. Удерживается по преимуществу сорбционными силами.

Капиллярно-подвешенная влага. Встречается при влажности выше наименьшей (или полевой) влагоемкости (т. е. наибольшего количества подвешенной воды, способного содержаться в почве) в тонкопористых слоях слоистых почв и грунтов при подстилании их слоями крупнопористыми. Удерживается капиллярными силами.

Гравитационная просачивающаяся влага. Встречается в почвах и грунтах любого механического состава при влажности выше наименьшей влагоемкости. Находится в состоянии нисходящего движения при преобладающем влиянии силы тяжести.

Гравитационная подпертая влага. Встречается в почвах и грунтах любого механического состава при влажности выше наименьшей влагоемкости и при условии подстилания слоя с большей водопроницаемостью слоем с меньшей водопроницаемостью. Может встречаться в следующих формах: 1) стекающая; стекает по уклону над водонепроницаемым слоем; 2) застойная, неподвижная над вогнутым или горизонтальным водонепроницаемым слоем; 3) капиллярно-восходящая, передвигается вверх под влиянием капиллярных сил.

А. А. Роде отмечает, что не все предлагаемые им категории почвенной влаги резко разграничиваются. Отчетливая, установленная не только теоретически, но и экспериментально граница имеется лишь между прочно- и рыхлосвязанной водой. Между рыхлосвязанной и свободной водой такой границы не существует. Рыхлосвязанную воду он рассматривает как переходную форму между прочносвязанной и свободной, причем указывает на сильное варьирование ее количества в зависимости от механического состава почвы, концентрации почвенного раствора и других условий.

Классификация почвенной воды по Роде может быть представлена графически. На рис. 5 приведена эта схема применительно к тонкозернистым (суглинистым) почвам.

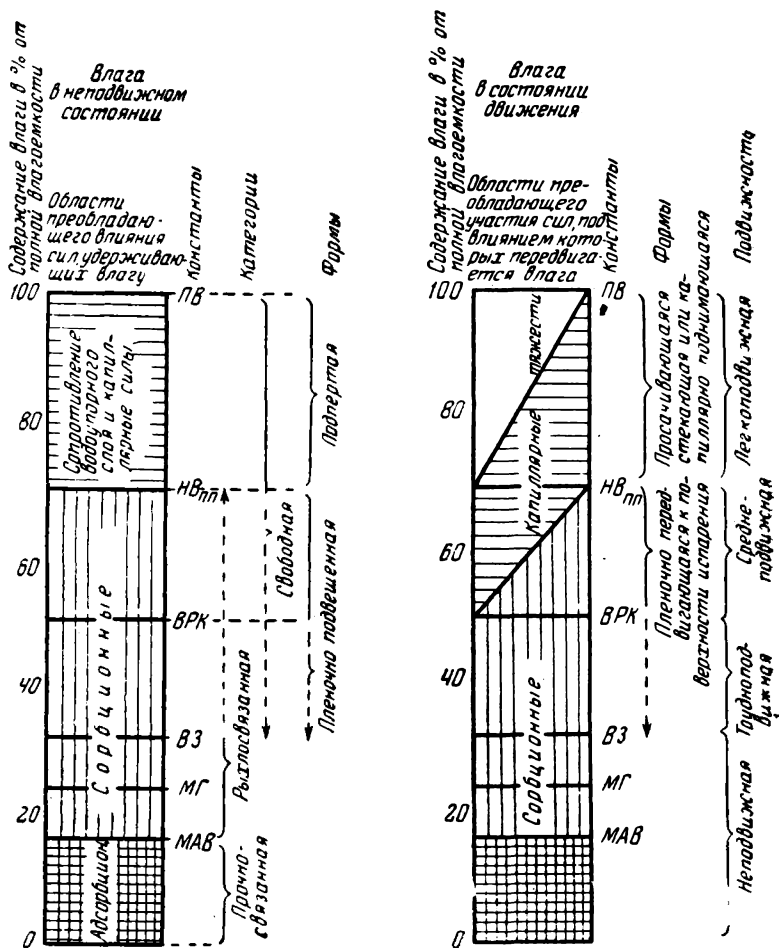


Рис. 5. Подразделение форм почвенной влаги. Почвы и грунты тонкозернистые (по А. А. Роде):

ПВ — полная влагоемкость (наибольшее количество воды, которое может содержаться в почве при условии полного заполнения всех пустот и пор), **НВ_{пл}** — наименьшая влагоемкость (наибольшее количество пленочно подвешенной воды, которое может удерживаться в почве), **ВРК** — влажность разрыва капилляров (влажность, при которой подвешенная вода в процессе испарения теряет сплошность и перестает передвигаться к испаряющей поверхности), **ВЗ** — влажность устойчивого завядания (влажность, при которой растения начинают обнаруживать признаки завядания, не исчезающие при помещении растения в атмосферу, насыщенную водяным паром; иначе — коэффициент завядания), **МГ** — максимальная гигроскопичность (наибольшее количество воды, которое почва может поглотить из воздуха, почти насыщенного водяным паром), **МАВ** — максимальная адсорбционная влагоемкость (наибольшее количество воды, которое может содержаться в почве, удерживаясь силами адсорбции)

Левая колонка схемы характеризует силы, удерживающие воду в почве в пределах определенных гидрологических констант. Можно видеть, что удержание воды в интервале от полной ($PВ$) до наименьшей ($НВ$)_{nn} влагоемкости определяется капиллярными силами и сопротивлением водоупорного слоя. При дальнейшем понижении влажности преобладающее значение приобретают адсорбционные силы, а при снижении влажности почвы ниже максимальной адсорбционной влагоемкости ($МАВ$) — адсорбционные силы. Эта же колонка характеризует соотношение в почве категорий воды, различающихся силой связывания. Прочносвязанной Роде считает воду, удерживаемую адсорбционными силами, рыхлосвязанной — воду, удерживаемую сорбционными силами, свободной — воду, удерживаемую сопротивлением водоупорного слоя, капиллярными силами и частично сорбционными силами. Уже упомянутое отсутствие резкой границы между рыхлосвязанной и свободной водой отобразилось на схеме наложением свободной воды на рыхлосвязанную в интервале от влажности завядания ($ВЗ$) до наименьшей влагоемкости ($НВ$ _{nn}).

Правая колонка схемы характеризует соотношение сил, от которых зависит передвижение воды в почве. Схема показывает, что в интервале от полной до наименьшей влагоемкости передвижение воды совершается под влиянием сил тяжести и капиллярных сил. В интервале от наименьшей влагоемкости до влажности разрыва капилляров ($ВРК$) действуют капиллярные и сорбционные силы (причем большей частью преобладают первые). В интервале от влажности разрыва капилляров до максимальной адсорбционной влагоемкости передвижение воды определяется сорбционными силами, ниже этого предела — адсорбционными. Правая колонка характеризует также степень подвижности воды в почве, определяющую доступность ее для растений. Воду, количество которой не превышает влажности завядания, А. А. Роде считает неподвижной. Она недоступна для растений. Воду в интервале от влажности завядания до влажности разрыва капилляров он считает трудноподвижной, так как в процессе испарения она оказывается почти неподвижной, но все же доступной для растений. Воду в интервале от влажности разрыва капилляров до наименьшей влагоемкости он называет среднеподвижной, воду в интервале от наименьшей до полной влагоемкости — легкоподвижной. Та и другая доступны для растений.

Сопоставляя данные правой и левой колонок, можно сделать вывод, что легкодоступной для растений служит свободная вода, находящаяся в просачивающейся, стекающей или капиллярно поднимающейся форме (в интервале от полной до наименьшей влагоемкости). Доступной для растений является часть воды, переходной от свободного к рыхлосвязанному состоянию и находящейся в пленочно передвигающейся форме (в интервале от наименьшей влагоемкости до влажности разрыва капилляров).

Труднодоступной является следующая часть переходной воды,

удерживаемая большими силами, но находящаяся еще также в пленочно передвигающейся форме (в интервале от влажности разрыва капилляров до влажности завядания). Наконец, недоступной для растений является последняя, наиболее прочно удерживаемая часть рыхлосвязанной воды (в интервале от влажности завядания до максимальной адсорбционной влагоемкости) и вся прочносвязанная вода.

Количественное соотношение категорий и форм воды, а также степень ее подвижности зависят от физических свойств и агрегатного состава почвы. В средне- и крупнозернистых почвах преобладающими являются сопротивление водоупорного слоя, силы тяжести и капиллярные силы. В связи с этим преобладает подпертая и стыковая, т. е. свободная вода, являющаяся легкоподвижной. В почвах тонкозернистых (см. рис. 5) наибольшее значение имеют сорбционные силы, вследствие чего количество свободной (легкоподвижной) воды сильно уменьшается и возрастает количество рыхло- и прочносвязанной (трудноподвижной и неподвижной) воды.

Силы, способствующие удержанию разных категорий и форм воды в почве, различны как по характеру (адсорбционные, сорбционные, осмотические, капиллярные), так и по величине (от десятков тысяч атмосфер до долей атмосферы). Выше было показано, что для характеристики водного режима растений недостаточно одних факторов емкости, а необходимы еще факторы напряжения. Эти факторы нужны и для характеристики водного режима почвы. А. А. Роде (1952) предлагает в качестве фактора напряжения понятие «сосущая сила почвы», подразумевая под этим суммарное действие всех сил, влияющих на почвенную воду. Иначе говоря, это суммарная сила, с которой данная почва с данной влажностью стремится присоединить к себе воду при соприкосновении с ней. Сосущая сила находится в обратной зависимости от влажности почвы, (что является доказательством взаимосвязи факторов емкости и напряжения).

Л. А. Ричардс и Ч. Вадлей (1955), ссылаясь на исследования ряда авторов, отмечают, что вопрос о зависимости роста растений от почвенной влаги целесообразно рассматривать с точки зрения той работы, которая необходима для извлечения влаги из почвы. Тем самым они также считают необходимым при характеристике водного режима почвы учитывать факторы напряжения. Ричардс и Вадлей указывают, что различные авторы применяли разные понятия и показатели для этой цели: капиллярный потенциал, термодинамический потенциал, свободная энергия или же логарифмы ее величины (pF), общий потенциал влажности, напряжение почвенной влаги. Из-за нечеткости терминологии в литературе наблюдается путаница при употреблении этих понятий. Нам кажется наиболее целесообразным использовать в качестве показателя напряжения при характеристике водного режима почвы рассмотренный выше парциальный химический потенциал воды

(Алексеев, 1941, 1948). Мерилом его может служить активность воды, обратным показателем которой для растения является сосущая сила его клеток, а для почвы — ее сосущая сила. Методы определения сосущей силы почвы рассмотрены А. А. Роде (1952).

ДОСТУПНАЯ ДЛЯ РАСТЕНИЙ ВОДА

Изложенный выше материал показывает, что лишь часть находящейся в почве воды доступна для растений. Одно из наиболее ранних исследований по вопросу о количестве доступной для растений воды в почве проведено С. Богдановым (1889). Он установил, что минимальное количество воды, доступное для прорастающих в почве семян, приблизительно равно двойной наибольшей гигроскопичности почвы.

Широкую известность получили исследования Бриггса и Шанца (Briggs a. Shantz, 1912), установивших понятие «коэффициент завядания», под которым они понимают влажность почвы (в процентах от сухого веса почвы) в момент, когда листья растений впервые обнаруживают признаки устойчивого понижения их влажности вследствие недостаточного поступления воды. Устойчивым понижением влажности они считают такое понижение, которое не компенсируется в атмосфере, почти насыщенной влагой, без повышения влажности почвы. Данные этих авторов показывают, что растения могут в известном количестве получать воду из почвы и после достижения коэффициента завядания. Совершенно недоступной для растений они считают воду, которая сохраняется в воздушно-сухой почве (т. е. количество воды, соответствующее воздушно-гигроскопической влажности). Бриггс и Шанц пришли к выводу, что коэффициент завядания не зависит от вида растений; они показали, что отклонение коэффициентов завядания, установленных для различных видов и групп растений, от общего среднего большей частью не превышает $\pm 5\%$. Вывод Бриггса и Шанца получил подтверждение в исследованиях других авторов.

Н. В. Лобанов (1925, 1926) показал, что один коэффициент завядания не может достаточно полно характеризовать способность почвы удовлетворять потребность растений в воде. Для этого необходимо иметь две величины: 1) «критическая для растений почвенная влажность», т. е. влажность почвы, наблюдающаяся к началу завядания (соответствует коэффициенту завядания), 2) «мертвый запас воды», т. е. влажность почвы, при которой корневая система перестает получать воду из почвы и растение погибает. Данные, характеризующие соотношение этих величин, приведены в табл. 6.

На основании этих данных Лобанов делает вывод, что мертвый запас приблизительно равен величине максимальной гигроскопичности. Позднее этот вывод был подтвержден исследованиями В. Быстрова¹ (1928).

¹ Цит. по: А. А. Роде. Почвенная влага. М., Изд-во АН СССР, 1952.

**Влажность начала завядания и влажность глубокого завядания
подзолистой почвы (по Лобанову, 1926)**

Горизонт	Влажность в начале завядания, %	Влажность в момент глубокого завядания, %	Максимальная гигроскопичность, %	Во сколько раз влажность почвы превышает максимальную гигроскопичность	
				в начале завядания, %	в момент глубокого завядания, %
Пахотный	8,75	3,30	3,02	2,90	1,09
Переходный	5,90	2,20	1,76	3,35	1,25
Подзолистый	4,55	2,25	1,60	2,84	1,41
Переходный	8,15	4,35	3,14	2,59	1,39
Красная глина	8,70	4,45	4,24	2,05	1,05

Таким образом, мертвый запас воды является величиной более или менее постоянной. Величина влажности начала завядания, согласно данным Лобанова, зависит от интенсивности транспирации: при ослабленной транспирации в условиях вегетационного опыта она приблизительно равна полуторной или удвоенной максимальной гигроскопичности, при более высокой транспирации (в поле) достигает величины удвоенной или утроенной максимальной гигроскопичности.

А. А. Роде (1952) подчеркивает, что в результате исследований Лобанова вместо представления об определенной влажности почвы, при которой завядают растения (коэффициент завядания), возникает представление об интервале влажности почвы, в пределах которого происходит завядание. Это представление подтвердилось в многочисленных исследованиях, относящихся к более позднему времени.

С. И. Долгов (1948) вместо термина «коэффициент завядания» предлагает термин «влажность устойчивого завядания». Роде считает этот термин более удачным.

Исследования Д. В. Федоровского (1948) заставляют внести поправку в представление Бриггса и Шанца о независимости коэффициента завядания от вида растения. Принимая коэффициент завядания для пшеницы за 100%, Федоровский нашел, что его величина для льна составляет 115—130% (на разных почвах), а для огурцов — 113—185%. Кроме того, он установил зависимость коэффициента завядания от возраста растений. В его опытах с пшеницей коэффициент завядания понижался от начала трубкования до цветения и вновь повышался к фазе молочной спелости.

Экспериментально влажность завядания может быть определена следующим образом. Выращенные в сосудах с испытуемой почвой растения оставляются в тени без полива до наступления

устойчивого завядания. Как уже упоминалось, Бриггс и Шанц считали устойчивым такое понижение влажности, которое не компенсируется в атмосфере, почти насыщенной влагой (но без повышения влажности почвы). Если у растений, накрытых стеклянными колпаками, в течение ночи не восстановится тургор, можно говорить об устойчивом завядании. После этого определяется влажность почвы путем высушивания навески ее до постоянного веса в сушильном шкафу при температуре 100—105°С и последующего расчета количества воды в процентах от веса абсолютно сухой почвы. Это и будет коэффициент завядания (или влажность завядания).

ЗНАЧЕНИЕ ПОДВИЖНОСТИ ПОЧВЕННОЙ ВОДЫ И РОСТА КОРНЕЙ ДЛЯ УСВОЕНИЯ ВОДЫ РАСТЕНИЕМ

Поскольку усвоение растением воды из почвы возможно лишь при соприкосновении ее с корневой системой, большую роль играет подвижность почвенной влаги. А. А. Роде (1952) различает несколько градаций подвижности почвенной воды. Наиболее высокой подвижностью обладает вода при влажности почвы выше наименьшей влагоемкости. В интервале между наименьшей влагоемкостью и влажностью разрыва капилляров подвижность почвенной влаги падает, но остается все же достаточной для обеспечения растений. При дальнейшем снижении влажности подвижность почвенной воды резко падает, по-видимому, вследствие того, что вода разбивается на отдельные микроскопления, соединенные друг с другом лишь пленками адсорбированной воды (прочной и рыхлосвязанной). Водоснабжение растений при этом затрудняется, что в конечном итоге приводит к устойчивому завяданию их. Однако поглощение воды растениями из почвы продолжается и в интервале между влажностью устойчивого завядания и максимальной гигроскопичностью почвы. Оно прекращается лишь тогда, когда в почве остается только прочносвязанная вода, которую Роде считает неподвижной (содержание ее несколько ниже максимальной гигроскопичности почвы).

Для усвоения почвенной воды имеет значение не только ее подвижность, но и рост корневых систем. Дитмер (Dittmer, 1937) установил, что у одного растения озимой ржи, выращенного в вегетационном сосуде (30×30 см), за четыре месяца образовалось около 13 800 000 корней общей длиной более 614 км с поверхностью около 240 м². Количество корневых волосков у этого растения было около 14 000 000 000 с общей длиной свыше 10 621 км и поверхностью около 390 м². Согласно данным Крамера и Койла (Cramer a. Coile, 1940), такое же растение ржи ежедневно образовывало около 4,99 км новых корней, имеющих диаметр 120—250 мк и покрытых корневыми волосками общей длиной 700—800 мк. Исходя из этих данных, авторы считают, что ежедневное увеличение контакта корней и корневых волосков с почвенными частицами может

характеризоваться величиной цилиндра, имеющего диаметр 2 мм, длину 4,95 см и объем около 15,7 л. Если влажность почвы равна полевой влагоемкости (что является синонимом наименьшей влагоемкости), то количество доступной растению воды будет определяться разностью между полевой влагоемкостью и влажностью завядания. Учитывая объем почвы в сосуде, Крамер и Койл нашли, что ежедневное добавление воды за счет роста корней составляет на суглинке 1,6 л, на глине 2,9 л. Однако Л. А. Ричардс и Ч. Вадлей (1955) считают эти данные преувеличенными, так как данная масса почвы за длительный период времени многократно пронизывается корнями по мере роста различных частей корневой системы. Степень эффективности использования почвенной воды корневыми системами разных растений различна. Дитмер (Dittmer, 1938) показал, что в верхних слоях почвы овес образует 6 см² корневой поверхности на 1 см³ почвы, рожь — 12 см², мятлик — 26 см², количество корневых волосков на 1 см³ почвы у овса — 10 000, у ржи — 20 000, у мятлика — 67 000. Следовательно, эффективность использования почвенной воды выше всего у мятлика, ниже всего у овса.

Однако в ряде случаев распространение корней в почве встречает непреодолимые препятствия. Так, в тяжелых по механическому составу почвах встречаются значительные участки, куда не могут проникать корни и корневые волоски как вследствие того, что их диаметр превышает диаметр почвенных пор, так и вследствие сильного механического сопротивления почвы (Роде, 1952). Закрывающаяся в этих участках вода может использоваться растением лишь при условии достаточной подвижности ее.

ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ ПО РАСТЕНИЮ

В физиологии растений сложилось представление об активном и пассивном поглощении воды корнями. Активное поглощение воды уже рассмотрено. Оно совершается при помощи так называемого нижнего концевое двигателя, под которым подразумевается активная деятельность корня. Возможности нижнего концевое двигателя ограничены тем сравнительно невысоким давлением, которое он может развивать. Н. А. Максимов (1958) отмечает, что только весной, когда корневое давление наиболее велико (вследствие гидролиза запасных углеводов), а испарение воды, наоборот, мало, нижний концевой двигатель накачивает воду в ствол с такой силой, что пасока вытекает при поранении ствола или веток. Позднее, после распускания листьев, начинает преобладать действие верхнего концевое двигателя водного тока, в основе действия которого лежат испарение (транспирация) и силы сцепления молекул воды. Этот двигатель обуславливает так называемое пассивное поглощение воды корнями¹.

¹ Название «пассивное поглощение» неудачно, так как этот процесс зависит от структурных и биохимических особенностей клеток листьев и корней.

Механизм действия верхнего концевого двигателя состоит в том, что потеря воды при испарении вызывает в испаряющих клетках (непосредственно соприкасающихся с атмосферой) снижение рассеиваемости воды, характеризующееся возникновением определенной сосущей силы. В результате в эти клетки начинает переходить вода из других клеток (расположенных глубже). В них также возникает понижение рассеиваемости воды и сосущая сила, которая заставит переходить в них воду из еще более глубоко расположенных клеток (соприкасающихся с водопроводящими элементами ксилемы). Возникновение сосущей силы в этих клетках вызовет поступление в них воды из сосудов ксилемы. Возникающий таким образом градиент рассеивания воды распространяется через водопроводящие элементы ксилемы на паренхимные клетки коры корня, корневые волоски и в конечном итоге на почву. Особенностью верхнего концевого двигателя является его автоматическая регуляция: усиление потери воды увеличивает падение рассеиваемости ее в испаряющих клетках, что ведет к усилению поступления в них воды. Н. А. Максимов (1958) указывает, что величина сосущей силы в листьях древесных пород может достигать 10—15 атм. Следовательно, верхний концевой двигатель водного тока является значительно более мощным, чем нижний.

В работе верхнего концевого двигателя имеют большое значение силы сцепления между молекулами воды. Известно, что любой всасывающий насос может поднять воду на высоту, не превышающую 10 м (высота поднятия воды под давлением 1 атм). В деревьях вода поднимается на большую высоту. Этому способствуют силы сцепления самих молекул воды. Проявлению их в случае поднятия воды всасывающим насосом препятствует наличие пузырьков воздуха, нарушающих связанность водной струи при разрежении и ведущих к ее разрыву. В водопроводящих элементах ксилемы (сосудах и трахеидах) воздух отсутствует, вследствие чего водные нити остаются ненарушенными даже при наличии большого разрежения. Силы сцепления молекул воды, определяющие целостность водных нитей, достаточно велики. Испытания на разрыв, производившиеся в трубках с плотнопришлифованными поршнями (исключающими проникновение воздуха внутрь трубки), дают величины порядка нескольких десятков атмосфер. Однако эти величины следует считать заниженными, так как здесь по всей вероятности происходит не разрыв водного слоя, а лишь отрыв его от поверхности поршня, облегчающийся наличием на стекле (или металле) тончайшего слоя адсорбированного воздуха. Опыты Реннера и Уршпрунга¹, проводившиеся с кольцами спорагиев папоротников, показали, что силы сцепления молекул воды в них достигают 350 атм.

Практическим подтверждением возможности поднятия жидкости на высоту, превышающую барометрическую, может служить

¹ Цит. по: Н. А. Максимов. Краткий курс физиологии растений, изд. 9. М., Сельхозгиз, 1958.

известный опыт Аскенази¹, заключающийся в том, что стеклянная трубка, оканчивающаяся наверху воронкой, плотно залитой гипсом, заполняется прокипяченной (для удаления воздуха) водой, которой пропитывается и гипсовый блок. Нижний конец трубки погружается в ртуть. Если в системе отсутствует воздух и поступление его извне исключено, через некоторое время в трубке можно наблюдать поднятие ртути, достигающее высоты более барометрической. Это поднятие определяется испарением воды с поверхности гипсового блока, втягиванием в него воды из трубки и силами сцепления как между молекулами воды, так и между водой и ртутью.

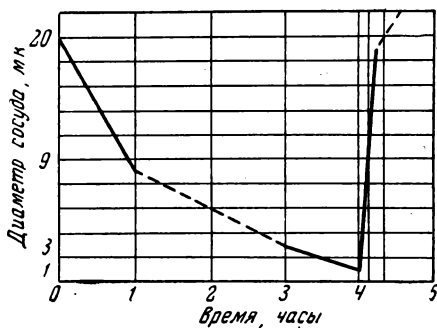


Рис. 6. Изменение диаметра сосуда ксилемы стебля сирени. Через 4 ч после начала опыта отрезана верхушка стебля с листьями (по Bode)

метр последних. Реннер (Renner, 1911) показал, как отражается на поступлении воды в корневую систему фасоли срезание надземной части растения: если поглощение воды корнями целого растения составляло в одну минуту 31—34 условные единицы, то после срезания надземных органов оно составляло —25, —3, +6, +7 единиц. Возникшее сразу после срезания движение воды в обратном направлении (обозначенное знаком минус) было названо Реннером «обратным толчком». Оно является следствием внезапного исчезновения отрицательного давления в сосудах ксилемы и быстрого расширения их. В дальнейшем восстанавливалось нормальное по направлению, но очень ослабленное (вследствие исключения верхнего концевого двигателя) движение воды. Боде (Bode, 1923) при помощи специальной аппаратуры измерял диаметр водопроводящих сосудов ксилемы сирени. Он установил, что в момент «обратного толчка» происходит резкое увеличение их диаметра (рис. 6).

Мак-Дугал (Mac Dougal, 1924) с помощью особо чувствительной аппаратуры показал, что толщина ствола секвойи не остается

¹ Цит. по: Н. М. Максимов. Краткий курс физиологии растений, изд. 9. М., Сельхозгиз, 1958.

постоянной в течение суток; она ритмически изменяется, уменьшаясь в дневные послеполуночные часы.

Степень натяжения водных нитей в проводящих элементах ксилемы в значительной степени определяется сопротивлением движению воды со стороны протоплазмы и оболочки клеток коры и центрального цилиндра корня. Сопротивление оболочки клеток велико. Д. А. Сабинин (1955) считает, что оно не превышает 5% сопротивления, которое оказывает движению воды живая протоплазма. Это можно установить путем убивания клеток корней и сопоставления скорости водного тока до и после убивания.

Основное сопротивление движению воды оказывает протоплазма. Губер и Гефлер (Huber u. Höfler, 1930) установили, что проницаемость протоплазмы растительных клеток для воды очень мала: она составляет в среднем $30 \cdot 10^{-4} \frac{\text{см}}{\text{ч} \cdot \text{атм}}$. Это значит, что вода, находящаяся под давлением столба воды в 10 м высотой, за 1 ч продвинется в протоплазме лишь на 30 мк (Сабинин, 1955). Такое высокое сопротивление протоплазмы продвижению воды Сабинин объясняет тем, что хотя биокolloиды ее сильно оводнены, но гидратационные оболочки их макромолекул являются малоподвижными как вследствие значительных сил, удерживающих молекулы воды этих оболочек (особенно их внутренних слоев), так и вследствие сжатости гидратных оболочек в результате взаимного притяжения макромолекул. Поэтому в протоплазме даже при высокой ее оводненности нет легкоподвижной воды, и процесс передвижения воды в протоплазме следует рассматривать не как перемещение ее по каким-то несуществующим свободным промежуткам, а как обновление состава гидратационных оболочек. Напомним, что А. М. Алексеев (1960) рассматривает передвижение воды через протоплазму как активированную диффузию, связанную с преодолением барьеров потенциальной энергии (см. раздел «Факторы емкости и напряжения в характеристике водного режима растений»). Такой процесс не может, очевидно, происходить с большой скоростью. Следует, однако, иметь в виду, что исследования последних лет, проведенные при помощи тяжелой воды (Hübner, 1960; Вартапетян и Курсанов, 1961; Самуилов и Ефремов, 1962), показали способность всей находящейся в растении воды легко и быстро обмениваться с водой окружающей среды (см. раздел «Методы фракционного определения воды»).

Д. А. Сабинин (1955) подчеркивает, что величина сопротивления, оказываемого протоплазмой движению водного тока, зависит от скорости этого тока и в общем подчиняется закону Ома:

$$I = \frac{E}{R}.$$

Сопротивление движению воды оказывают и проводящие элементы ксилемы в особенности благодаря их малому диаметру (измеряемому десятками долями миллиметра). Наблюдения Уршпрун-

га¹ показали, что сосудистая сила прилегающих к сосудам ствола деревьев паренхимных клеток возрастает на 0,3—0,4 атм на каждый метр высоты. Абсолютная скорость передвижения воды для лиственных деревьев равна в среднем 20 см³ в час на 1 см² поперечного сечения древесины, для хвойных — только 5 см³.

Были высказаны предположения (Bose, 1923; Molisch, 1928, 1929), что в продвижении воды по растению кроме нижнего и верхнего концевых двигателей участвуют еще промежуточные двигатели. Предполагалось, что роль таких двигателей выполняют живые паренхимные клетки ксилемы, будто бы обладающие способностью к одностороннему продавливанию сквозь себя воды. Бозе утверждал, что при помощи особо чувствительных методов он наблюдал пульсацию живых клеток растения, свидетельствующую о проталкивании ими воды. Основываясь на этом, он стремился доказать, что вода движется не по древесине, а по коре, где живых клеток больше. Однако ряд экспериментальных данных свидетельствует против представления об участии живых клеток в процессе продвижения воды по растению (в качестве промежуточных двигателей водного тока). Н. А. Максимов (1958) ссылается на данные ряда исследований, показавших, что введенные в перерезанные сосуды растворы ядовитых веществ (например, пикриновой кислоты) поднимаются по древесному стволу до самых листьев, хотя и убивают на своем пути все живые клетки. Наблюдения Е. Ф. Вотчала (1897)² свидетельствуют, что вода может передвигаться по горизонтально расположенному отрезку живого ствола с одинаковой скоростью как от нижнего конца к верхнему, так и в обратном направлении. Это указывает на отсутствие каких-либо односторонних клапанов или односторонне действующих клеток, без чего невозможно существование промежуточных двигателей.

РАСХОДОВАНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЕМ

Расходование воды растением очень велико. В течение вегетационного периода одно растение подсолнечника или кукурузы испаряет до 200 кг (и даже более) воды. В жаркие летние дни в течение часа через лист растения протекает воды более, чем он сам весит (Максимов, 1958). Такое огромное расходование воды связано прежде всего с мощным развитием листового аппарата растения. Обязательным условием для осуществления фотосинтеза является контакт хлорофиллоносных клеток листьев с атмосферой. Однако при этом условии неизбежно интенсивное испарение воды с поверхности клеток. Из этого не следует, разумеется, делать вывод, что испарение воды листьями растений (транспирацию) нуж-

¹ Цит. по: Н. А. Максимов. Краткий курс физиологии растений, изд. 9. М., Сельхозгиз, 1958.

² Там же.

но считать лишь неизбежным злом. Выше уже указывалось, что присасывающее действие транспирации лежит в основе действия верхнего концевое двигателя водного тока растения. Транспирация предохраняет листья растений от перегрева, способствуя тем самым сохранению нормальной жизнедеятельности растения.

Скорость испарения воды свободной водной поверхностью определяется уравнением Дальтона:

$$V = K \frac{(P^1 - P^0)}{P} S,$$

где V — количество воды, испаряющейся с единицы поверхности; K — коэффициент диффузии (масса воды, диффундирующей в единицу времени с единицы поверхности при градиенте упругости, равном единице); P^1 — упругость пара, насыщающего воздух при температуре испаряющей поверхности; P^0 — фактическая упругость пара в воздухе; P — атмосферное давление; S — величина испаряющей поверхности.

Применение уравнения Дальтона для изучения испарения воды листьями (транспирации) не дает удовлетворительных результатов. Более применимо уравнение Стефана, разработанное для диффузии воды через малые отверстия (круглые или приближающиеся к круглым). По наблюдениям Стефана, испарение с периферийной части малого отверстия происходит интенсивнее, чем с центральной его части, так как в первом случае молекулы пара диффундируют в воздух свободно, менее сталкиваясь с другими молекулами. Поэтому чем больше отношение периметра к площади отверстия (а оно тем больше, чем меньше радиус отверстия), тем быстрее будет происходить испарение (или диффузия водяного пара). Поэтому Стефан установил следующее уравнение для случаев испарения с малых поверхностей:

$$V = 4rK \frac{(P^1 - P^0)}{P},$$

где r — радиус испаряющей поверхности. Остальные обозначения те же, что в уравнении Дальтона.

Уравнение Стефана применимо к транспирации, поскольку после испарения с поверхности клеток мезофилла пар диффундирует через устьица, представляющие собой отверстия с малым радиусом.

Оба приведенных уравнения показывают, что интенсивность испарения (или транспирации) пропорциональна не относительной влажности воздуха, а дефициту насыщения его водяным паром (или «сосущей силе воздуха» — термин Б. А. Рубина, 1961). Однако выше уже упоминалось, что передвижение воды из растения в атмосферу определяется разностью рассеиваемости (или активности) воды в растении и атмосфере. Следовательно, для того чтобы получить представление о движущих силах транспирации, нужно учитывать состояние воды не только в атмосфере, но и в расте-

нии. Дефицит насыщения может характеризовать степень рассеиваемости воды в атмосфере, степень рассеиваемости (или активности) воды в растении характеризуется сосущей силой его клеток. Поскольку транспирация зависит от величины градиента рассеиваемости воды между растением и атмосферой, то все факторы, увеличивающие этот градиент, т. е. факторы, повышающие активность воды в растении и понижающие ее в атмосфере, должны усиливать транспирацию. Наоборот, факторы, повышающие активность воды в атмосфере и снижающие ее в растении (т. е. факторы, уменьшающие градиент активности), должны снижать транспирацию.

Таблица 7
Зависимость дефицита давления диффузии атмосферной влаги от величины относительной влажности воздуха при 20° С (по Крафтсу, Карриеру и Стокингу, 1951)

Относительная влажность воздуха, %	<i>DPD</i> атмосферной влаги, атм
100	0
99	13,43
98	26,89
97	40,53
96	54,28
94	82,38
92	110,99
90	140,33
85	214,00
80	297,24
75	383,17
70	475,04
60	680,39
50	923,31
40	1220,56

А. Крафтс с соавторами (1951) основным фактором, определяющим передвижение воды из почвы в растение и из растения в атмосферу, считают тенденцию к установлению равновесия воды в почве, растении и атмосфере, определяющуюся величиной дефицита давления диффузии (*DPD*) водяного пара в атмосфере (понятие «дефицит давления диффузии» соответствует принятому у нас понятию «сосущая сила» и, следовательно, может характеризовать активность воды). *DPD* атмосферной влаги резко возрастает при снижении относительной влажности воздуха (табл. 7).

Аналогичные данные приводит Шелл (Shull, 1939). Вместе с тем наблюдения Крафтса с соавторами

показывают, насколько сильно изменяется относительная влажность воздуха при изменении его температуры (рис. 7). Следовательно, активность атмосферной влаги зависит от температуры воздуха, влияющей на его относительную влажность.

Н. А. Максимов (1926), на основании наблюдений Бриггса и Шанца (Briggs a. Shantz, 1916) и собственных, приходит к заключению, что транспирация в первую очередь зависит от солнечной радиации, являющейся фактором, определяющим суточный ход всех метеорологических элементов. Вычисленные Бриггсом и Шанцом коэффициенты корреляции между транспирацией и солнечной радиацией, колеблются от +0,82 до +0,89; между транспирацией и температурой воздуха — от +0,77 до +0,86.

Д. А. Сабинин (1955) также считает, что особенно важное значение для транспирации имеет свет, несущий необходимую энергию, повышающий проницаемость протоплазмы для воды и вызыва-

ющий фотоактивное открывание устьиц. Сопряженность интенсивности транспирации с напряженностью солнечной радиации он характеризует коэффициентом корреляции, достигающим величин $+0,82 - +0,93$.

Большое значение придает Сабинин также дефициту насыщения водяным паром атмосферы. Влияние обоих названных факторов на транспирацию оценивается им следующим образом: «...приближенно можно считать, что скорость транспирации является линейной функцией напряженности солнечной радиации и дефицита насыщения»¹.

Высказанное Сабининым мнение о роли света в процессе транспирации можно лишь дополнить указанием на то, что изменения солнечной радиации, ведущие к изменениям температуры воздуха, меняют его относительную влажность, а следовательно, и активность находящейся в нем воды.

Зависимость транспирации от состояния воды в листьях растений показана исследованиями А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1950, 1957) и Н. А. Гусева (1959). Они установили положительную зависимость интенсивной транспирации от содержания свободной воды в листьях (одного из факторов, положительно влияющих на активность воды в листьях). Эти наблюдения подтвердились в исследованиях других авторов (Морозов, 1951; Петинев и Самиев, 1958; Гриненко, 1960; Цельникер, 1960; Кушниренко, 1960 и др.). Однако такая зависимость наблюдается лишь при одинаковых метеорологических условиях сравниваемых вариантов опыта и при одновременном взятии проб, т. е. при одинаковой активности воды в атмосфере. В таком случае градиент активности воды между растением и атмосферой будет зависеть только от активности воды в растениях: где эта активность выше, там больше будет градиент и интенсивнее транспирация, где активность воды ниже, там градиент и интенсивность транспирации будут меньше. Поэтому увеличение количества свободной воды, ведущее к повышению активности воды в растении, усиливает транс-

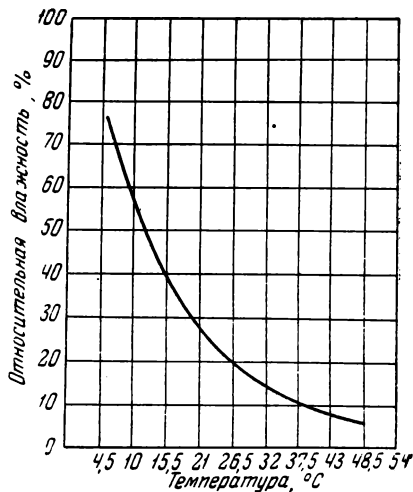


Рис. 7. Зависимость относительной влажности от температуры для атмосферы, содержащей на 1 г сухого воздуха 4 мг водяного пара (по Крафтсу, Карриеру и Стокингу)

¹ Д. А. Сабинин. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955, стр. 144.

пирацию, а понижение этого количества, наоборот, ослабляет ее. Зависимость транспирации от содержания свободной воды в таких условиях иллюстрируется рис. 8. Эта зависимость подтверждается также высокими коэффициентами корреляции между содержанием свободной воды в листьях и интенсивностью транспирации, достигающими для яровой пшеницы Лютеценс 62 величины +0,95, для пшеницы Гордеиформе 496 величины +0,95.

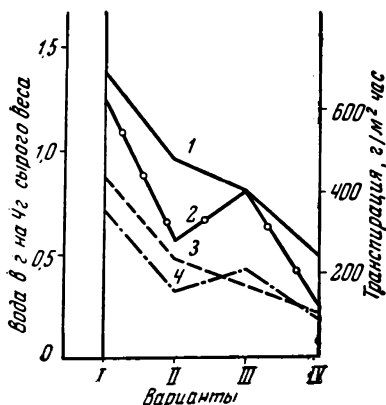


Рис. 8. Зависимость интенсивности транспирации яровой пшеницы от содержания свободной воды в ее листьях (фаза колошения, 1950 г.) (по Гусеву):

1 — содержание свободной воды в листьях пшеницы Лютеценс 62, 2 — то же, в листьях пшеницы Гордеиформе 496, 3 — интенсивность транспирации пшеницы Лютеценс 62, 4 — то же, Гордеиформе 496, варианты опыта — различные условия питания

Совершенно иная картина наблюдается при изучении суточного хода транспирации. Поскольку в течение суток меняется активность воды как в растениях, так и в атмосфере, градиент активности ее между растением и атмосферой будет зависеть от изменений обеих этих величин. Приведенные выше данные Крафтса с соавторами (1951) показывают, что при снижении относительной влажности воздуха от 80 до 50% (т. е. в пределах средних суточных изменений) *DPD* (или сосущая сила) атмосферной влаги возрастает от 297 до 923 *атм*. Суточные изменения сосущей силы листьев (характеризующие изменения активности воды в них) значительно слабее. Например, для пшеницы при нормальном водоснабжении они не превышают 3—

4 *атм* (Гусев, 1960; Алексеев, Гусев и Белькович, 1963). Следовательно, градиент активности воды между растением и атмосферой в течение суток (особенно днем, когда напряженность и изменения метеорологических факторов наиболее сильны) в первую очередь определяется изменениями активности воды в атмосфере, зависящими от хода метеорологических факторов. Поэтому интенсивность транспирации в течение дня находится в тесной зависимости от хода метеорологических факторов: температуры и относительной влажности воздуха (Максимов, 1926; Крафтс, Карриер и Стокинг, 1951; Сабинин, 1955; Гусев, 1960; Евтушенко, 1959; Алексеев, Гусев и Белькович, 1963).

УСТЬИЧНАЯ И КУТИКУЛЯРНАЯ ТРАНСПИРАЦИИ

Кроме градиента активности воды на интенсивность транспирации оказывает сильное влияние строение листа.

Испарение происходит в основном в межклетниках с поверхности паренхимных клеток листа. Выход водяного пара из системы

межклетников в атмосферу происходит через устьичные щели (устьичная транспирация). Однако испарение возможно и с поверхности клеток эпидермиса, несмотря на покрывающую наружные стенки их кутикулу (кутикулярная транспирация). Соотношение между кутикулярной и устьичной транспирацией зависит от возраста растения, видовых и экологических особенностей организма, условий его развития. У молодых растений, а также у растений, растущих в тени и во влажной атмосфере, кутикулярная транспирация может равняться устьичной. У взрослых растений она в 10—20 раз слабее устьичной (Максимов, 1958). П. А. Генкель (1958) приводит данные, подтверждающие мнение Максимова: у молодых листьев березы кутикулярная транспирация составляет 51% от общей величины транспирации, у старых листьев — всего 15,4%; у молодых листьев абрикоса — 73,4%, у старых — 22,2%. Кутикулярная транспирация ряда мезофитов довольно высока: она достигает 30% общей величины транспирации (Rudolph, 1925). Кутикулярная транспирация суккулентов пустынь, наоборот, ничтожна, о чем свидетельствует их способность оставаться живыми, в течение нескольких месяцев, не получая воды (Крафтс, Карриер и Стокинг, 1951). Крафтс и соавторы считают, что величина кутикулярной транспирации зависит не столько от толщины, сколько от особенностей химического состава кутикулярного слоя. Они ссылаются на данные Марклея и Сандо (Markley a. Sando, 1931), выделивших из воскоподобного покрытия поверхности яблок фракцию, растворимую в петролейном эфире, и фракцию, нерастворимую в нем. Первая фракция состояла в основном из углеводорода триакоктана ($C_{30}H_{62}$) с примесью небольшого количества гептокозанола ($C_{27}H_{56}O$) и следов настоящих жиров. Вторая фракция состояла из урсоловой кислоты ($C_{30}H_{48}O_3$). По мере созревания плодов происходило неравномерное увеличение количества веществ, входящих в эти фракции: быстрее возрастало количество веществ, входящих в первую фракцию, что уменьшало проницаемость покровных тканей для воды. Крафтс и соавторы приводят данные Фогга (Fogg, 1944), согласно которым смачиваемость кутикулы изменяется в течение суток; о смачиваемости кутикулы он судил по величине угла, образуемого поверхностью капли воды с поверхностью листа (так называемого краевого угла). Результаты наблюдений Фогга приведены на рис. 9, где видно, что максимальная величина краевого угла (т. е. минимальная смачиваемость кутикулы) наблюдается около 10—11 и 16—17 ч, а минимальная величина угла (и максимальная смачиваемость) — около 3—4 ч. Отсюда Крафтс и соавторы делают вывод о наличии суточного ритма величины кутикулярной транспирации.

На величину кутикулярной транспирации влияют повреждения кутикулы. Рядом исследований (Holle, 1915; Kamp, 1930; Mendel, 1945) установлено, что под влиянием завядания, полива после засухи, в результате возрастных изменений в кутикуле возникают тонкие трещины, повышающие кутикулярную транспирацию.

Устьичная транспирация состоит из трех фаз: 1) испарение воды с поверхности клеток мезофилла в межклетники, 2) диффузия водяного пара через устьичные отверстия, 3) движение водяного пара от поверхности листа. Первая фаза в значительной степени зависит от величины внутренней испаряющей поверхности (т. е. общей поверхности межклетников листа).

Н. А. Максимов (1958) на основании данных Таррелла (Turell, 1936) делает вывод, что общая внутренняя поверхность листьев

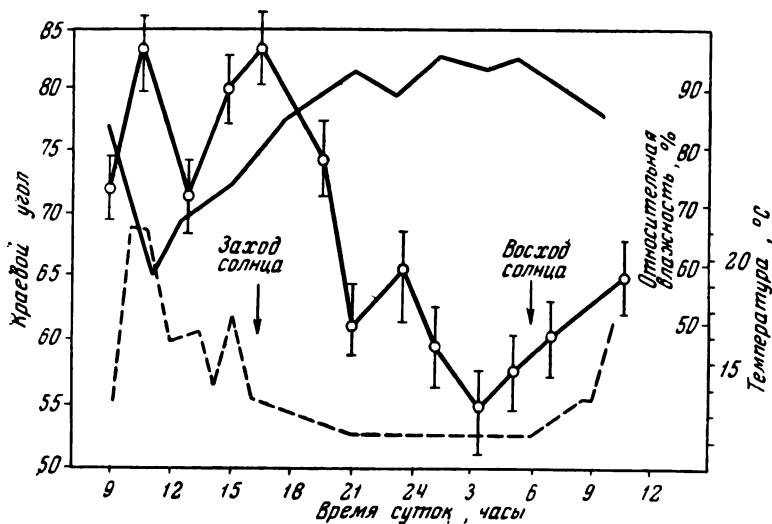


Рис. 9. Суточный ход изменений смачиваемости кутикулы листа *Brassica sinapis*, измеряемой величиной краевого угла водяных капель (по Fogg):

сплошная линия с кружками — величины краевого угла; вертикальные отрезки — значение доказанной разницы; прерывистая линия — температура; сплошная линия — относительная влажность

у растений теневых с тонкими листьями превышает наружную в 7—10 раз, у растений мезофитных — в 12—19 раз, у растений ксероморфного типа со сравнительно толстыми световыми листьями — в 17—30 раз. В соответствии с этими цифрами меняется и величина транспирации указанных групп растений.

Вторая фаза устьичной транспирации зависит от степени открытости устьиц. Детальное исследование причин, вызывающих открытие и закрытие устьиц, было произведено Столфелтом (Stalfelt, 1927). В отличие от существовавших ранее представлений, согласно которым открытие и закрытие устьиц сводилось только к изменениям тургорного давления в замыкающих клетках, он считает, что устьичные движения зависят и от состояния остальных клеток эпидермиса и подстилающих паренхимных

клеток листа. Поэтому Столфелт различает два вида движений замыкающих клеток устьиц: активные и пассивные. Активными он называет движения, зависящие от изменений в самих замыкающих клетках, пассивными — движения, зависящие от изменений в прочих клетках эпидермиса и подстилающих клетках паренхимы. Активные движения зависят от двух факторов: освещения и содержания воды. В первом случае в замыкающих клетках происходят фотохимические превращения, приводящие к повышению осмотического давления клеточного сока и повышению тургора этих клеток. Второй случай имеет место при потере воды замыкающими клетками, что ведет к снижению их тургора.

Пассивные движения зависят от изменений содержания воды в листе. При высоком содержании воды, близком к состоянию насыщения, устьица могут быть закрыты вследствие высокого тургорного давления в клетках эпидермиса. Лишь сильное освещение может при таких условиях вызвать открывание устьиц. Если вызвать быструю потерю воды таким листом (до 3—5% исходного содержания воды), то даже в темноте произойдет пассивное открывание устьиц, зависящее от снижения тургора клеток эпидермиса. При дальнейшем обезвоживании произойдет гидроактивное закрывание устьиц.

На основании наблюдений Столфелта можно составить представление о характере и причинах суточных изменений состояния устьиц (Сабинин, 1955). Ранним утром (к восходу солнца) вследствие высокого содержания воды в листьях устьица закрыты (гидропассивное закрывание). Когда освещенность листа достигает достаточной интенсивности, происходит фотоактивное открывание устьиц. Оно облегчается усиливающейся транспирацией, ведущей к понижению тургора клеток эпидермиса и снимающей тем самым гидропассивную реакцию закрывания. Возникающее в околополуденные часы снижение содержания воды в листе (полуденный водный дефицит) вызывает гидроактивную реакцию закрывания, противодействующую фотоактивной реакции открывания. Дальнейшее состояние устьиц зависит от соотношения этих двух противоположно направленных реакций. Вечером (к закату солнца) снимается фотоактивная реакция открывания, а позднее, в связи с повышением оводненности листа, начинает действовать гидропассивная реакция закрывания.

Из сказанного можно сделать вывод, что суточный ход движений устьиц должен быть различным при разных условиях водоснабжения и освещения растений.

Н. А. Максимов (1926) приводит результаты наблюдений Вебера (Weber, 1923) за суточным движением устьиц конского каштана, показывающие зависимость их состояния от условий погоды. Вебер установил два типа поведения устьиц: при хорошей погоде и плохой погоде. При ясной сухой погоде открывание устьиц начинается после восхода солнца, достигает максимума около 7—8 ч, после чего начинается закрывание устьиц, заканчивающееся

до полудня, а при установившейся ясной погоде даже к 9 ч. Все остальное время суток устьица остаются закрытыми («тип хорошей погоды»). При пасмурной сырой погоде устьица начинают открываться значительно позднее, достигают максимума открытости около полудня (причем этот максимум значительно ниже, чем в ясные дни). Закрывание начинается около 13 ч и заканчивается к закату («тип плохой погоды»). При переменной погоде не наблюдалось сколько-нибудь закономерного движения устьиц.

Все сказанное относится лишь к световым листьям, расположенным на поверхности кроны. Устьица листьев, расположенных внутри кроны, оставались постоянно закрытыми (независимо от погоды).

Поведение устьиц в течение суток зависит не только от погоды, но и от особенностей самих растений. Обширные исследования в этой области были произведены Лофтфилдом (Loftfield, 1921), который по поведению устьиц делит все растения на три группы.

К первой группе он относит хлебные злаки, у которых устьица всегда закрыты ночью и, при достаточной влажности почвы и воздуха, открыты днем. При недостатке влаги период открывания устьиц у них сильно сокращается и может ограничиваться временем с 5 до 10—11 ч, причем полного открывания не происходит.

Ко второй группе он относит большинство тонколистных мезофитов (люцерна, горох, донник, клевер, фасоль, свекла, мак, репа, подсолнечник и др.). При благоприятных условиях устьица их закрыты ночью и открыты днем. Открывание начинается после восхода солнца, достигает максимума через два-три часа; после полудня начинается медленное закрывание. При менее благоприятных условиях (т. е. при сухой и жаркой погоде) происходит частичное или полное закрывание устьиц, тем более продолжительное, чем более суровы внешние условия. При очень сухой и жаркой погоде устьица этих растений закрыты весь день и открываются ночью.

Наконец, к третьей группе Лофтфилд относит растения с более толстыми листьями (картофель, капуста, портулак, кормовая свекла, тюльпан и др.). При высокой влажности почвы и воздуха их устьица открыты днем и ночью. При увеличении сухости воздуха наблюдается закрывание устьиц в вечерние часы. При очень сухой погоде устьица этих растений закрыты весь день и вечер, начинают открываться к полуночи и достигают максимума открытости к восходу солнца.

Методы определения состояния устьиц подробно рассмотрены Н. А. Максимовым (1926, 1952), а также в ряде руководств по физиологии растений; разработкой и испытанием этих методов занимались многие исследователи (Lloyd, 1908; Darwin a. Pertz, 1911; Molisch, 1912; Loftfield, 1921; Dietrich, 1925; Oppenheimer, 1926; Schorn, 1929; Stålfelt, 1932; Молотковский, 1935; Hartsuijker, 1935; Nadel, 1938; Heath, 1941 и др.).

Вопрос о соотношении устьичной и внеустьичной регулировки транспирации подробно рассмотрен Н. А. Максимовым (1926). Он отмечает, что долгое время в науке существовало представление о движении устьичного аппарата как основном факторе, регулирующем транспирацию. Против этого представления выступил Ллойд (Lloyd, 1908). Он установил несоответствие суточного хода транспирации и хода устьичных движений у *Fouquieria splendens* и *Verbena ciliata*: максимум ширины устьичных отверстий достигался раньше, чем максимум транспирации; начавшееся закрывание устьиц не препятствовало возрастанию транспирации. Сопоставляя суточную амплитуду колебаний интенсивности транспирации и диффузионной способности устьиц, Ллойд в одном из своих опытов нашел, что максимальная транспирация превышала минимальную в 6,22 раза, тогда как максимальная диффузионная способность устьиц превышала минимальную лишь в 2,5 раза. В другом опыте соответственные цифры были равны 6,43 и 4,0. Ллойд наблюдал также, что при быстром переходе от света к темноте и наоборот происходят значительные изменения транспирации, хотя изменений в диаметре устьичных щелей при кратковременном опыте не происходит. Так, в его опытах внезапный переход от темноты к свету вызывал усиление транспирации в 1,7; 2,3; 2,5 и 4,0 раза в течение часа при неизменном диаметре устьиц. В более длительных опытах транспирация возрастала в 2,2; 2,9; 4,5; 5,5 раза при увеличении диффузионной способности устьиц всего в 1,3 раза. На основании своих наблюдений Ллойд приходит к выводу, что изменения величины транспирации превышают изменения диффузионной способности и, следовательно, обусловлены не только ими.

Д. А. Сабиллин (1955) приводит данные Столфелта (Stålfelt, 1932), согласно которым зависимость интенсивности транспирации от ширины устьичных щелей выражается логарифмическими кривыми (рис. 10). Ход этих кривых показывает, что влияние степени открытости устьиц на испарение различно при разных скоростях испарения. При низком испарении ($E=110$) движения устьиц ока-

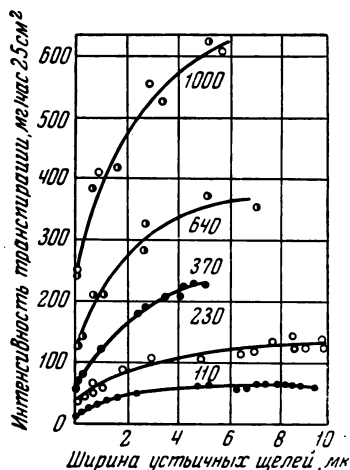


Рис. 10. Зависимость интенсивности транспирации листьев *Betula pubescens* от ширины устьичных щелей при различных условиях испарения (по Stålfelt):

цифры на кривых — интенсивность испарения с испарителя (E) в $\text{мг/час} \cdot 25 \text{ см}^2$

зывают влияние на транспирацию при увеличении ширины щели только до 2 *мк*. При более высокой транспирации предел эффективности открывания устьиц смещается в сторону больших величин. Однако при очень слабо открытых устьицах значение ширины щелей также начинает утрачивать значение в результате возрастающей роли кутикулярной транспирации (Сабинин, 1955). Это подтверждается данными Столфелта, полученными в опытах с листьями березы (табл. 8).

Таблица 8

Влияние ширины устьичной щели на отношение кутикулярной транспирации к устьичной (по Stalfelt, 1932)

Ширина устьичной щели, <i>мк</i>	Интенсивность транспирации, <i>мг/час·25 см²</i>	Устьичная транспирация, <i>мг/час·25 мм²</i>	Кутикулярная транспирация, <i>мг/час·25 см²</i>
1,10	112	103	8,7
0,65	92	83	10,8
0,35	72	63	14,3
0,10	54	45	20,0

В исследованиях суточного хода водного баланса Ллойд (Lloyd, 1912) установил, что начало дневного водного дефицита совпадает с открытием устьиц, а закрывание устьиц начинается много времени спустя. В следующем году Ллойд (Lloyd, 1913) наблюдал такое же явление у хлопчатника, причем содержание воды в его листьях днем снижалось до 220% (от сухого веса) против 318% ночью. При этом листья начинали завядать, но закрывание устьиц начиналось лишь к концу этого периода.

Эти наблюдения получили подтверждение в исследованиях Ливингстона и Броуна (Livingston a. Brown, 1912). Изучая относительную транспирацию (т. е. отношение интенсивности транспирации к интенсивности физического испарения с поверхности фарфорового анометра) некоторых растений Аризонской пустыни, они показали, что суточный ход транспирации не совпадает с суточным ходом испарения: в полуденные часы транспирация начинает снижаться раньше, чем испарение воды анометром. Вследствие этого относительная транспирация сильно снижается в послеполуденные часы. Поскольку это снижение начинается до закрывания устьиц, авторы считают основной причиной как уменьшения относительной транспирации, так и закрывания устьиц снижение содержания воды в листьях (так называемый полуденный водный дефицит). При этом еще не наступает завядание, но происходит заметное ослабление тургора листьев. «Получается на первый взгляд парадоксальное положение, — говорит по этому поводу Н. А. Максимов, — что растение защищается от чрезмерной потери воды именно начинающим

давать себя чувствовать ее недостатком, однако положение это не должно казаться уже столь парадоксальным, если вспомнить, что и в физике, и в химии мы постоянно встречаемся с процессами, непрерывно замедляющимися именно в силу их постепенного развития. Таков, например, ход отдачи тепла окружающему пространству нагретым телом, которое охлаждается тем медленнее, чем более оно охлаждалось, таково же замедление хода любой химической реакции по мере накопления ее продуктов и т. д.»¹.

Ливингстон и Броун следующим образом представляют регулирующее действие недостатка воды: в том случае, когда оболочка клеток мезофилла умеренно испаряет воду и ее потеря уравновешивается поступлением, воздух межклетников насыщен водяным паром и диффузия его наружу идет с максимальной скоростью. По мере усиления транспирации потеря воды начинает превышать ее поступление, поверхность клеточных оболочек подсыхает, упругость водяного пара в межклетниках падает, что ведет к снижению скорости диффузии пара в атмосферу. Следовательно, снижается отдача воды растениями, т. е. транспирация. К аналогичному выводу еще раньше Ливингстона и Броуна пришел Б. И. Срезневский (1905)², исследования которого, однако, не получили широкой известности.

Собственные исследования Н. А. Максимова (1926) также показывают наличие внеустьичной регулировки транспирации. Он наблюдал, что устьица подсолнечника оставались открытыми в течение всего дня и лишь к вечеру закрывались. Устьица люцерны, наоборот, начинали закрываться уже с 11 ч утра. Несмотря на столь различное поведение устьиц, суточный ход транспирации обоих растений существенно не различался.

Большое внимание вопросу о внеустьичном регулировании транспирации уделяет А. М. Алексеев (1948). Наряду с уже упомянутыми данными и данными Найта (Knigh, 1922), показавшего, что повышение содержания воды в растении имеет тенденцию усиливать транспирацию, а уменьшение водного запаса — уменьшать ее, Алексеев приводит результаты исследований Н. Н. Киселева и Л. П. Осипова (1934), установивших отсутствие сопряженности между содержанием воды в листьях хондриллы и ее транспирацией. Аналогичное явление наблюдал Г. Н. Еремеев (1938) при изучении скорости потери воды отрезанными листьями разных сортов миндаля. Он показал, что листья незасухоустойчивых сортов, имевших меньшее содержание воды, чем листья засухоустойчивых, транспирировали более интенсивно, чем последние. Эти данные свидетельствуют, что вопрос о внеустьичной регулировке транспирации не может быть решен так просто, как это предполагали Ливингстон и Броун.

¹ Н. А. Максимов. Избранные работы по засухоустойчивости и морозостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952, стр. 270.

² Там же.

Максимов (1917, 1926, 1952) стремится объяснить внеустычную регуляцию транспирации изменениями условий поступления и передвижения воды по растению. Чем суше почва, тем труднее она отдает воду корням растения, тем больше, следовательно, то сопротивление, которое испытывает восходящий ток воды. Благодаря непрерывности водных нитей и наличию сил сцепления между молекулами воды, задержка водного тока в нижнем конце вызывает такую же задержку в верхнем его конце, т. е. в испаряющих клетках. При этом водные мениски втягиваются внутрь пор оболочки, упругость водяного пара у поверхности клеток снижается, и транспирация ослабевает.

Алексеев (1948) считает основным недостатком гипотезы Максимова то, что она не учитывает роли живой протоплазмы (которую невозможно рассматривать просто как пористое тело, пронизанное водными нитями) и значения состояния воды в испаряющих клетках. Максимов (1952), возражая на это, отмечает, что протоплазма в ее нормальном состоянии (исключая сильно обезвоженные клетки) всегда достаточно насыщена водой, значительная часть которой лишь очень слабо удерживается силами гидратации плазменных коллоидов, т. е. является достаточно подвижной. Однако в литературе имеются данные, указывающие, что транспирация зависит от состояния воды в клетках листа. Исследования, из которых следует, что транспирация зависит от содержания свободной воды в клетках листа, уже были упомянуты (Алексеев и Гусев, 1950, 1957; Морозов, 1951; Петин и Самиев, 1958; Гусев, 1959, Гриненко, 1960; Цельникер, 1960; Кушниренко, 1960). Выше уже отмечалось, что в литературе имеются данные, показывающие отрицательную сопряженность интенсивности транспирации хондрилы с сосущей силой клеток ее листьев. Поскольку сосущая сила служит обратным показателем активности воды в клетках, эта сопряженность свидетельствует о положительной зависимости транспирации от активности воды в испаряющих клетках листьев. Этой зависимостью может объясняться и наблюдаемое обычно снижение транспирации в полуденные или послеполуденные часы, когда в листьях уменьшается содержание свободной воды, повышается осмотическое давление клеточного сока, снижается тургор клеток, т. е. происходят изменения, ведущие к понижению активности воды в клетках. После восстановления более или менее нормального состояния водного режима (вследствие сокращения расходования воды) и повышения активности воды в клетках листа транспирация вновь возрастает и снижается вновь только к вечеру вследствие уменьшения градиента активности воды между растением и атмосферой, наступающего в результате ослабления солнечной радиации и понижения дефицита насыщения водяным паром атмосферы, вызывающих повышение активности воды в ней.

Не рассматривая достаточно известные и описанные во всех руководствах по физиологии растений методы изучения транспи-

рации, отметим, что разработкой и испытанием этих методов занимались многие исследователи (Иванов, 1918; Ничипорович, 1926; Рихтер и Страхов, 1929; Евтушенко, 1948; Иванов, Силина и Цельникер, 1950; Арциховский, 1938; Eberdt, 1889; Renner, 1911; Minekler, 1936; Hiesey, 1940; Weinman a. Le Roux, 1945 и др.). Подробное описание методов учета транспирации приведено в работах Бургерштейна (Burgerstein, 1920), Графе (Grafe, 1924), Максимова (1926, 1952), Лейка (Leick, 1939).

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ, ХАРАКТЕРИЗУЮЩИЕ ТРАНСПИРАЦИОННЫЙ ПРОЦЕСС

При помощи перечисленных выше методов можно определить абсолютную величину потери воды растением (или его частью). Для возможности сравнения данных, полученных в различных опытах, необходимы общие единицы или понятия, характеризующие величину транспирационного процесса. Система таких понятий была разработана Л. А. Ивановым (1913, 1916) и в дальнейшем с некоторыми видоизменениями использована Н. А. Максимовым (1926, 1952). В настоящее время она является общепринятой.

1. Основным понятием в этой системе является интенсивность транспирации: количество воды, потерянной растением за единицу времени на единицу транспирирующей (обычно листовой) поверхности. Единицей веса потерянной воды, по мнению Н. А. Максимова, должен быть грамм, единицей времени час, единицей поверхности 1 дм^2 . В работах других авторов встречаются иные единицы (мг , см^2 ; м^2), что затрудняет сопоставление данных, полученных в разных опытах.

Интенсивность транспирации — величина очень непостоянная. Она меняется в зависимости от вида растения, его возраста, яруса листьев и в зависимости от изменений внешних условий. Для различных экологических групп растений при различных метеорологических условиях (колебания температуры воздуха от 17 до 26° и относительной влажности от 25 до 58%) Н. А. Максимов (1916) приводит величины интенсивности транспирации от 0,15 до 1,47 г/дм^2 за 1 ч. Следовательно, достаточно полная характеристика интенсивности транспирации опытного растения может быть получена лишь при условии ряда определений в различные часы суток, при различной погоде и с учетом возраста растений.

2. Относительная транспирация (Livingston, 1906): отношение интенсивности транспирации к интенсивности испарения со свободной водной поверхности одинакового с транспирирующей поверхностью размера. Обозначается выражением $\frac{T}{E}$, где T — интенсивность транспирации, E — интенсивность испарения.

3. Быстрота расходования водного запаса: количество потерянной в единицу времени воды, выраженное в процентах от общего запаса воды в растении. Тонколистные растения даже в тени рас-

ходуют за час 39—119% общего количества содержащейся в них воды, тогда как у растений с мясистыми листьями эта величина опускается до 8—20%.

4. Транспирационный коэффициент: количество воды (в г), испаренное растением при накоплении 1 г сухого вещества. Величина очень непостоянная, способная изменяться у одного и того же растения в два-три раза в зависимости от условий погоды. Поэтому попытки использовать его в качестве критерия засухоустойчивости сортов не увенчались успехом (Максимов, 1926, 1952; Генкель, 1958). В известной мере транспирационный коэффициент может характеризовать потребность растений в воде (при расчете норм орошения).

5. Продуктивность транспирации (Иванов, 1913): количество сухого вещества (в г), образовавшееся при испарении одного килограмма (литра) воды. Величина, обратная транспирационному коэффициенту. Максимов считает этот способ выражения зависимости между транспирацией и накоплением сухого вещества более правильным, так как здесь определяющим процессом является именно транспирация, и увеличение показателя указывает на возрастающую продуктивность использования воды, тогда как при вычислении транспирационного коэффициента возрастание показателя указывает, наоборот, на снижение продуктивности использования воды.

Как и транспирационный коэффициент, продуктивность транспирации подвержена сильным колебаниям в зависимости от условий погоды. Так, Н. А. Максимов (1926, 1952) указывает, что продуктивность транспирации злаков типа кукурузы или проса в условиях Средней Европы составляет 6—7 г, а в засушливом климате юго-востока нашей страны снижается до 3—4 г. Соответствующие цифры для злаков типа пшеницы или ячменя составляют 3—4 и 1,5—2 г.

Были сделаны попытки ввести в употребление еще некоторые понятия, позволяющие сопоставлять транспирацию с всасыванием воды растением. Так, Штокер (Stocker, 1923) предлагал перечислять количество испаренной воды на поверхность или вес корневой системы. С целью выяснения скорости транспирационного тока были предприняты попытки отнесения количества испаренной воды к единице площади поперечного сечения водопроводящей системы (Rübel, 1920; Huber, 1924). Однако получаемые таким путем величины широкого распространения не получили.

ТРАНСПИРАЦИЯ ЛИСТЬЕВ РАЗЛИЧНЫХ ЯРУСОВ

Проведенные В. Г. Александровым (1922) исследования транспирации листьев различных ярусов (подсолнечника, клещевины и др.) показали, что интенсивность транспирации повышается с увеличением яруса листьев. Так, в одном из опытов с подсолнечником при учете интенсивности транспирации по количеству выделенно-

го пара были получены следующие величины: для листа 10-го яруса 189 мг/дм²·ч, 18-го яруса — 245, 24-го яруса — 339. Чтобы избежать возможного на цельном растении взаимодействия листьев, опыт был повторен с отрезанными листьями разных ярусов, интенсивность транспирации которых определялась весовым методом. Результаты получились аналогичные. Например, в одном из таких опытов лист 7-го яруса испарял 130 мг/дм²·ч, 8-го яруса — 160, 9-го яруса — 320, 17-го — 420, 18-го — 760. К такому же выводу на основании исследований транспирации 13 видов растений пришел В. Р. Заленский (1923), начавший эти исследования с 1904 г. В одном из его опытов (проводившихся весовым методом со срезанными листьями) пары листьев *Saponaria officinalis* с высоты в 20, 37, 40, 50, 59, 63 см испаряли за 1½ ч 21,5; 24,6; 28,4; 30,0, 33,4; 39,0 мг воды на 1 см².

Различная интенсивность транспирации листьев разных ярусов находится в связи с установленными В. Р. Заленским (1904) различиями в их строении. Он установил, что по мере повышения яруса листьев в них наблюдаются следующие анатомические изменения: 1) больше длина сосудистых пучков на единицу поверхности; 2) меньше размеры клеток эпидермиса; 3) меньше размеры волосков; 4) меньше размеры устьиц; 5) больше число устьиц на единицу листовой поверхности; 6) больше число волосков на единицу листовой поверхности; 7) толще наружные оболочки клеток эпидермиса; 8) менее извилисты боковые стенки клеток эпидермиса; 9) сильнее развит восковой налет; 10) меньше размеры клеток мезофилла; 11) более типично развита палисадная паренхима; 12) менее типично представлена губчатая паренхима; 13) слабее развиты межклетники; 14) сильнее развиты механические ткани.

Эти наблюдения позволили сделать общий вывод, что анатомическое строение листьев побега является функцией их удаления от корневой системы. Этот вывод получил название закона Заленского. Наблюдения Заленского нашли подтверждение в ряде работ (Yapp, 1912; Heuser, 1915; Rippel, 1919).

Указанные особенности строения листьев различных ярусов зависят от различного содержания в них воды. Установлено, что содержание воды в листьях различных растений уменьшается по мере повышения их ярусности (Красносельская-Максимова, 1917, 1931; Александрова, 1923; Максимов, 1926; Львов и Березнеговская, 1934; Ершов, 1935; Тагеева, 1940, 1941; Алексеев, 1948 и др.). Так, Т. А. Красносельская-Максимова (1917) в одном из опытов наблюдала следующее распределение воды в листьях *Zygophyllum jabago* (в утренние часы): в самых верхних листьях 362% от сухого веса, на четыре яруса ниже — 377%, на шесть ярусов ниже — 490%, на восемь ярусов ниже — 549%. Н. А. Максимов (1926) приводит аналогичные данные, характеризующие распределение воды в листьях подсолнечника (также в утренние часы): в листьях 7-го яруса (снизу) — 462% от сухого веса, 11-го яруса — 396%,

14-го яруса — 365%, 16-го яруса — 357%. А. М. Алексеев (1948) получил такие же данные в опыте с яровой пшеницей Цезиум 0111. В фазе трубкования листья этой пшеницы содержали: 2-й лист — 63,7%, воды от сырого веса, 3-й — 85,0%, 4-й — 82,0%, 5-й — 78,0%, 6-й — 77,3% (пониженное содержание воды в листе 2-го яруса объясняется тем, что он уже начал подсыхать).

Таким образом, отмеченные Заленским изменения структуры листьев, связанные с повышением их ярусности, определяются уменьшенным содержанием воды в них. Аналогичные особенности структуры наблюдаются в листьях растений засушливых местобитаний — ксерофитов, испытывающих систематический недостаток воды. Поэтому эти особенности получили название ксероморфной структуры.

ТРАНСПИРАЦИЯ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП

Вопрос о транспирации различных экологических групп растений (ксерофитов, мезофитов и гигрофитов) впервые был поднят в конце прошлого века А. Шимпером (Schimper, 1898). Исходя из условий существования ксерофитов и особенностей их строения (утолщенная наружная стенка клеток эпидермиса и кутикулы, погруженные устьица, восковой налет, покров волосков и т. д.), Шимпер считал, что ксерофиты должны отличаться низкой транспирацией, способствующей экономному расходованию воды.

Были попытки применить теории Шимпера и к культурным растениям. Так, В. В. Колкунова (1905, 1907, 1910, 1913, 1922), отмечая более высокую засухоустойчивость просовидных злаков (просо, сорго, кукуруза) по сравнению с такими, как пшеница, рожь, овес, ячмень, связывал ее с меньшей интенсивностью транспирации, которая, по его мнению, должна являться неизбежным следствием более мелких размеров устьиц просовидных злаков. Он считал, что селекцию на засухоустойчивость следует заменить селекцией на мелкие размеры клеток и устьиц (анатомо-физиологическая теория засухоустойчивости).

Теория Колкунова не получила широкого распространения, так как достаточно тесной зависимости между размерами клеток и степенью засухоустойчивости для разных сортов одной культуры в действительности не наблюдалось. Однако Н. А. Максимов (1944) отмечает, что в основе этой теории имеется некоторое здоровое зерно, так как малая величина клеток имеет действительно некоторую связь со способностью растения меньше страдать от засухи. Следует только иметь в виду, что малая величина устьиц может вести не к понижению, а даже к повышению транспирации, поскольку количество устьиц на единицу поверхности листа при этом возрастает. Максимов указывает, что основное положение Колкунова — связь более высокой засухоустойчивости с пониженной транспирацией — послужило отправным пунктом для широко распространенного в агрономических кругах представления о том, что мериллом засухоустойчивости может служить величина тран-

спирационного коэффициента. Однако постепенное накопление фактов, свидетельствующих о крайней неустойчивости транспирационных коэффициентов, поколебало это представление, а дальнейшие исследования (Briggs a. Shantz, 1911, 1912, 1913, 1914; Максимов, 1916, 1926; Максимов и Александров, 1917; Максимов, Бадриева и Симонова, 1917 и др.), убедительно показавшие отсутствие зависимости между транспирационными коэффициентами и степенью засухоустойчивости растений, нанесли ему окончательный удар.

Обобщая данные собственных наблюдений, Максимов (1944) отмечает, что транспирация у ксерофитов, несмотря на защитные приспособления, оказалась значительно выше, чем у мезофитов. В то время как мезофиты расходовали чаще всего 3—4 мг воды в час на 1 см² листовой поверхности, у ксерофитов эта величина поднималась до 8—14 мг. Поэтому взамен представления Шимпера, связывавшего степень засухоустойчивости растений с интенсивностью их транспирации, Максимов выдвигает свою точку зрения, согласно которой основное различие между мезофитами и ксерофитами заключается в способности последних хорошо переносить обезвоживание во время засухи.

Представление Максимова о высокой транспирации ксерофитов получило подтверждение в многочисленных работах (Александров, 1922; Huber, 1924; Stocker, 1928; Кузьмин, 1929—1930; Васильев, 1930, 1931). Однако Зейбольд (Seibold, 1929) пытался опровергнуть это представление прямыми опытами по изучению транспирации различных экологических групп растений. Максимов (1931) считает опыты Зейбольда неубедительными поскольку они проводились не с настоящими ксерофитами, а с листьями вечнозеленых деревьев, которые не могут считаться ксерофитами, так как их жизнь приурочена к влажному морскому климату. Позднее Зейбольд (1929), имея дело с настоящими пустынными ксерофитами (*Zygophyllum coccineum*, *Erodium glaucophyllum*), убедился, что они часто имеют более высокую интенсивность транспирации, чем мезофиты.

Однако представление о более высокой интенсивности транспирации и способности хорошо переносить обезвоживание применимо не ко всем ксерофитам. Приспособление ксерофитов к условиям существования в засушливых зонах шло различными путями и привело к образованию разных групп ксерофитов. Первой из них является группа суккулентов, отличающаяся мясистыми листьями или стеблями. Типичными представителями этой группы являются кактусы, из наших растений — виды *Sedum* и *Sempervivum*. Все существование суккулентов приурочено к выпадающим дождям. Они имеют неглубокую, но широко раскинутую корневую систему, перехватывающую дождевую влагу. Расход воды у суккулентов очень невелик. Этому способствуют как их морфологические особенности (малая по сравнению с объемом испаряющая поверхность), так и физиологические свойства. П. А. Генкель (1949, 1958) пока-

зал, что суккуленты отличаются очень высоким содержанием связанной воды (способствующим меньшему расходованию воды) и высокой вязкостью протоплазмы, определяющей замедленный ход обмена веществ. Суккуленты неспособны переносить обезвоживание, о чем свидетельствует низкая эластичность их протоплазмы (табл. 9).

Приспособление к условиям существования ксерофитов несуккулентного типа шло другими путями. Здесь прежде всего нужно

Таблица 9

Эластичность протоплазмы у некоторых ксерофитов и мезофитов (по Генкелю, 1958)

Название растения	Время, необходимое для обрыва протоплазмы при центрифугировании, мин
Суккуленты	
<i>Aloe</i>	3
<i>Opuntia</i>	5
Эвксерофиты	
<i>Veronica incana</i>	25
<i>Aster villosus</i>	30
Мезофиты	
<i>Fragaria collina</i>	8
<i>Plantago maxima</i>	10

отметить сильное развитие корневой системы, способствующее собиранию достаточного количества воды из большого объема почвы с низкой влажностью, а в некоторых случаях — использование грунтовых вод.

Надземные органы этих растений (особенно листья) имеют ряд приспособлений, служащих для снижения транспирации: погружение устьиц в ямки, заполнение дыхательных полостей толстостенными клетками с кутинизированной оболочкой, закупоривание устьиц восковыми или смолистыми пробочками, свертывание листь-

ев в трубку (устьицами внутрь) и т. д. Однако Максимов (1926, 1952) предостерегает от неправильного представления об этих приспособлениях, как направленных на снижение транспирации вообще. «Толстая кутикула, восковой налет, волоски и т. п., — указывает он, — все это не имеет никакого или почти никакого влияния на транспирацию при открытых устьицах, так же как толщина или плотность стен не оказывает особого влияния на обмен воздуха в комнатах при открытых окнах. И лишь по прекращению непосредственной диффузии водяного пара, после закрывания наглухо или даже закупоривания устьиц особыми восковыми или смоляными пробочками может сказаться защитное действие добавочных кутикулярных образований. Поэтому они защищают растение от чрезвычайной транспирации вовсе не в те периоды, когда растение может добывать воду из почвы и нормально функционировать, но в те более продолжительные (в пустыне) и более опасные для растения месяцы, когда оно находится в состоянии длительного завядания и должно во что бы то ни стало сохранить необходимые для поддержания хотя бы и скрытой жизни остатки воды»¹.

¹ Н. А. Максимов. Избранные работы по засухоустойчивости и морозостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952, стр. 322.

Детальное изучение группы ксерофитов несуккулентного типа показало, что не все они отличаются высокой транспирацией (Генкель, 1949, 1958). На основании этого признака и других физиологических свойств они были разделены на две группы: эвксерофиты и гемиксерофиты (Генкель, 1949).

Эвксерофиты (настоящие ксерофиты), к которым относятся, например, наши степные растения *Veronica incana*, *Aster villosus*, *Artemisia glauca* и др., имеют разветвленную, но неглубоко проникающую в почву (на 50—60 см) корневую систему и невысокую интенсивность транспирации. Их протоплазма отличается высокой эластичностью и вязкостью, что свидетельствует о способности переносить обезвоживание и перегрев (Генкель, 1949, 1958).

Гемиксерофиты (полуксерофиты), к которым относятся такие растения, как *Salvia verticillata*, *Falcaria Rivini*, и др., имеют очень глубоко проникающую корневую систему, достигающую иногда грунтовых вод, и отличаются очень высокой транспирацией (рис. 11). Низкая эластичность и вязкость протоплазмы указывает на неспособность их переносить обезвоживание и перегрев.

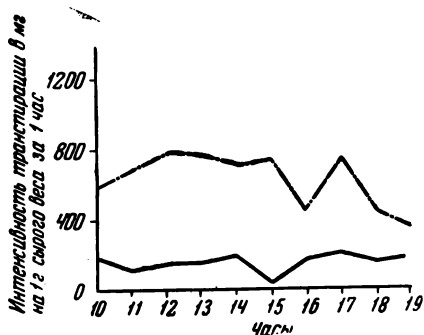


Рис. 11. Интенсивность транспирации у эвксерофитов и гемиксерофитов (по Генкелю):

сплошная линия — *Veronica*, пунктирная — *Falcaria*

ВОДНЫЙ БАЛАНС РАСТЕНИЙ

Получить представление о водном хозяйстве растения можно лишь при условии учета соотношения поступления и расходования им воды (т. е. его водного баланса). Однако такой учет возможен лишь в лабораторных условиях с растениями, выращенными в водных культурах. В полевых условиях невозможно учитывать поступление воды в растения и приходится ограничиваться косвенным методом учета водного баланса. Следует помнить, что поглощение воды и транспирация является взаимосвязанными сторонами одного процесса, и их соотношение определяет общее содержание воды в растении. Если учесть содержание воды в растении ранним утром, когда слабая транспирация не может превышать поступления воды, и сравнить его с содержанием воды в полуденные часы, когда наблюдается максимальная транспирация, то нетрудно убедиться, что вторая из этих величин будет меньше первой. Следовательно, с утра до полудня расход воды превышал ее приход. Разница между содержанием воды в растении в полуденные часы и содержанием ее в период максимального насыще-

ния тканей водой (ранним утром) получила название полуденного водного дефицита (выражаемого в процентах от максимального содержания воды в растении). Нужно, однако, иметь в виду, что пополнение водного запаса растения в течение ночи происходит лишь при достаточном водоснабжении. При недостатке воды в почве этого пополнения может не произойти. Поэтому полуденный водный дефицит правильнее рассчитывать не по отношению к содержанию воды в растении (или листе) в ранние утренние часы, а по отношению к содержанию ее при полном насыщении растений водой (Сабинин, 1955).

Полное насыщение растения или листа водой создается путем помещения его на длительное время в пространство, насыщенное парами воды, или на короткое время в воду. Величину водного дефицита в этом случае находят по следующему выражению:

$$\text{водный дефицит} = \frac{\left(\begin{array}{c} \text{количество воды,} \\ \text{насыщающее орган} \end{array} \right) - \left(\begin{array}{c} \text{наличное количество} \\ \text{воды} \end{array} \right)}{\left(\begin{array}{c} \text{количество воды,} \\ \text{насыщающее орган} \end{array} \right)} \cdot 100.$$

Полуденный водный дефицит впервые был обнаружен Ливингстоном и Броуном (Livingston a. Brown, 1912) и детально исследован Т. А. Красносельской-Максимовой (1917) в опытах с растениями различных экологических типов из полупустынных окрестностей Тифлиса. Ее исследования показали, что у растений ксерофильного типа в полуденные часы наблюдается дефицит, достигающий 20—25%.

Величина полуденного водного дефицита зависит от метеорологических условий. В жаркие дни полуденный дефицит выражен наиболее сильно, в дни с меньшей напряженностью метеорологических факторов — слабее.

Недостаток воды в полуденные часы приводит к перераспределению ее в растении, причем части растения, физиологически более активные, оттягивают воду от менее активных. Поэтому полуденный водный дефицит слабее в верхних листьях, чем в нижних. Так, в одном из опытов с *Zygophyllum fabago* Красносельская-Максимова наблюдала, что полуденный дефицит у верхних листьев достигал 19,3%, а у нижних — 27,2%. В другом опыте были соответственно получены величины 13,2 и 21,7%.

Полуденный водный дефицит наблюдается в самых различных экологических условиях. Упомянувшиеся выше исследования Ливингстона и Броуна были произведены в Аризонской пустыне, исследования Т. А. Красносельской-Максимовой — в полупустынных окрестностях Тифлиса; наконец, исследования Н. А. Максимова и Т. А. Красносельской-Максимовой (1924) — в Ленинграде, с различными мезофитами. Последние показали, что величина дефицита больше у растений световых (у подсолнечника — 28%, картофеля — 22—26% от общего содержания воды в растении ранним утром) и меньше у теневых (у недотроги *Impatiens parviflora* — 13%, мать-мачехи *Tussilago farfara* — 14%, чистотела *Chelidonium*

majus — 15%). Не наблюдался дефицит лишь у растущего на затопленном берегу пруда болотного растения частухи *Alisma plantago*.

И. Д. Мина и А. И. Бутовский (1923) наблюдали полуденный водный дефицит у ряда растений в условиях Киева (просо, пшеница, кукуруза, гречиха, сахарная свекла, тыква, огурцы)¹. Суточная амплитуда колебаний содержания воды в листьях этих растений достигала 20%. В жаркие дни более высокая амплитуда колебаний наблюдалась у более засухоустойчивых растений, в нежаркие дни — у менее засухоустойчивых. Ф. Д. Сказкин и Б. Н. Цюрюпа (1928) при изучении водного баланса листьев различных пшениц в условиях Северного Кавказа пришли к выводу, что привозные сорта пшеницы как засухоустойчивые (*Marquis*, *Kithener*), так и незасухоустойчивые (*Graecum*, *Fuliginosum*) характеризуются кривыми содержания воды, имеющими резкое понижение в полуденные часы (достигающее 80% от сухого веса). У местных сортов пшеницы (Лютесценс, Донская, Самарская) полуденное понижение содержания воды было значительно меньше, а послеполуденного повышения большей частью не было.

В ряде исследований получены косвенные данные, подтверждающие наличие полуденного водного дефицита у различных растений. Так, Бахман (*Bachmann*, 1922) измерял толщину листьев растений, находящихся в оптимальных условиях водоснабжения и при невысоком испарении (водные культуры в затененной оранжерее), при помощи сконструированного им чувствительного толщимера, позволяющего измерять толщину листа с точностью до 1,35—1,90 мк. Он установил, что даже при незначительных колебаниях дефицита влажности атмосферы наблюдаются колебания толщины листа в 5—6% исходной величины. Эти колебания могли зависеть лишь от изменений содержания воды в листе.

Тодей (*Thoday*, 1909) измерял суточные колебания площади листа подсолнечника, на лист наносил тушью линии (в продольном и поперечном направлениях) и точно измерял их длину в разные часы дня. Оказалось, что в полуденные часы площадь листа сокращается, причем в ясную погоду это сокращение достигает 5—7%, при меньшей инсоляции — 2—3%. Причиной этого сокращения также могло быть только уменьшение содержания воды в листе. Уршпруг (*Ursprung*, 1925) установил наличие суточных изменений сосущей силы клеток лепестков садовой маргаритки. Возрастание сосущей силы днем, достигающее максимума в полуденные и послеполуденные часы, свидетельствует о снижении в это время содержания воды в листьях.

Таким образом, в полуденные или послеполуденные часы в листьях растений наблюдается отрицательный водный баланс, обусловленный тем, что корни не успевают покрывать расхода воды

¹ Цит. по: А. М. Алексеев. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948.

при сильно возросшей транспирации. Результатом этого может быть временное завядание растений (Алексеев, 1948). Вечером и ночью, когда транспирация снижается до минимума, дефицит по-полняется за счет подаваемой корнями воды. Выше уже упоминалось, что это пополнение происходит лишь в условиях достаточного водоснабжения растений. При недостатке доступной воды и растение к утру следующего дня сохраняет некоторый недостаток воды, который получил название остаточного водного дефицита (Литвинов, 1928). Согласно Л. С. Литвинову (1932), полуденный водный дефицит представляет собой нормальное и широко распространенное в природе явление, а возникновение остаточного дефицита — явление ненормальное, свидетельствующее о начале страдания растений от засухи.

Однако наступление почвенной засухи всегда сопровождается возникновением остаточного водного дефицита. Так, И. М. Васильев (1930—1931) во время длительной почвенной засухи в пустыне Каракумы не наблюдал остаточного дефицита у растений этой пустыни, даже наиболее сильно транспирирующих (например, *Ammodendron conollii*). Полуденный дефицит у них был невелик: 7—23%. Основываясь на этих наблюдениях, А. М. Алексеев (1948) высказывает мнение, что «завядание должно рассматриваться как патологическое состояние, наступающее только в том случае, когда засухе растения подвергаются неожиданно, не будучи к тому подготовленными предшествовавшим развитием, т. е. когда засуха обусловлена ненормальной погодой. В тех же районах, где засуха связана с нормальной погодой, растения приспосабливаются к предстоящей засухе или тем, что переносят ее в состоянии, близком к анабиозу, закончив свое развитие (эфемеры), или сокращая до предела расход воды на транспирацию (путем сбрасывания листьев и т. п.) и развивая мощную корневую систему, сохраняют более или менее выравненный водный баланс, но резко выраженному завяданию не подвергаются»¹. Он приходит также к выводу, что возникновение остаточного водного дефицита является симптомом нарушения водного баланса растения, а не показателем наступления почвенной засухи.

Величина остаточного водного дефицита определялась Л. С. Литвиновым по разности между весом листа, насыщенного водой, и весом листа, взятого непосредственно с растения (ранним утром). Насыщение листьев водой он рекомендует производить путем обвертывания нескольких сложенных вместе листьев несколькими же слоями фильтровальной бумаги, концы которой опускаются в воду. Величина остаточного дефицита может вычисляться в процентах от общего содержания воды в момент насыщения листа, от сырого и сухого веса. Однако этот способ определения остаточ-

¹ А. М. Алексеев. Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948, стр. 243.

ного водного дефицита встретил возражения со стороны А. М. Алексеева (1948). Первое из этих возражений заключается в том, что растения, перенесшие засуху, не могут поглотить такого же количества воды, которое поглощают контрольные (не подвергавшиеся засухе) растения. Соответствующие данные были получены Алексеевым в опытах с пятью разновидностями мягкой пшеницы.

Из данных табл. 10 видно, что растения, перенесшие засуху, в течение следующего периода развития имели меньшее содержание воды, чем контрольные (на 12—15% от содержания воды в листьях контрольных растений), что свидетельствует о снижении

Таблица 10

Изменение способности насыщаться водою у листьев пшеницы Лютеценс 62, подвергшейся засухе. (данные 1935 г.) (по Алексееву, 1948)

Дата	Фаза развития	Содержание воды при полном насыщении, в % от сухого веса		Разность	Достоверность разности
		контроль	засуха		
29/VI	трубкование	448,4±12,3	393,3±8,1	55,1±14,0	0,993
3/VII	»	362,6±11,6	347,5±5,8	15,1±12,3	0,887
19/VII	колошение	332,0±7,2	283,4±2,0	49,3±8,0	0,980
23/VII	»	331,9±7,5	290,3±5,1	41,6±8,6	0,996
7/VIII	молочная спелость	301,2±5,4	269,4±9,6	32,0±10,8	0,980

их способности поглощать воду. Неполное восстановление нормального состояния растений после засухи, зависящее от снижения их способности поглощать воду, наблюдали также Н. А. Максимов (1939) и М. Ф. Лобов (1939)¹. Одна из причин этого явления может состоять в отмечавшемся Н. А. Гусевым (1940) снижении проницаемости протоплазмы для воды под влиянием предшествовавшего обезвоживания.

Таким образом, остаточный водный дефицит не может компенсироваться полностью даже в условиях оптимального водоснабжения. Но в таком случае, указывает А. М. Алексеев (1948), возникает важный методический вопрос: что следует брать за исходную величину при определении остаточного дефицита — вес насыщенных водой листьев контрольных или перенесших засуху растений? Данные Алексеева показывают, что расхождение в величине водного дефицита при этих двух способах расчета колеблется в пределах 5—23% от количества воды в насыщенных листьях.

Более правильно, по-видимому, рассчитывать остаточный дефицит по отношению к контрольным насыщенным водою листьям,

¹ Цит. по: Н. А. Максимов. Избранные работы по засухоустойчивости и морозостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952.

так как при этом будет учтена не только «обратимая», но и «необратимая» часть остаточного дефицита. Однако такой прием возможен только в лабораторных и вегетационных опытах и исключается в полевых условиях, где нет контроля.

Второе возражение против остаточного водного дефицита как показателя водоснабжения растений относится к самой сущности принятого Л. С. Литвиновым исходного состояния (т. е. состояния полного насыщения клеток водой). А. М. Алексеев утверждает, что состояние полного насыщения водой не является оптимальным для растения (как, по-видимому, считал Литвинов). В подтверждение этого взгляда он ссылается на авторов, склонных признавать небольшой водный дефицит за нормальный признак водного режима листьев растений в природных условиях (Сисакян, 1940; Иванов, 1940; Тагеева, 1941).

Несмотря на весьма существенные замечания Алексеева, предложенное Литвиновым понятие остаточного водного дефицита получило широкое распространение.

Возникший в результате начавшейся почвенной засухи остаточный водный дефицит нарастает с каждым днем, пока не прекратится засуха. Литвинов показал, что нарастание его не зависит от колебаний величины полуденного дефицита и от небольших колебаний влажности почвы. Однако даже небольшой дождь и роса, не меняющие существенно влажности почвы, понижают остаточный дефицит вследствие впитывания воды листьями. Данные А. А. Ничипоровича (1928) показывают, что поглощение воды листьями может достигать значительных размеров.

При сохранении сухой погоды нарастающий остаточный водный дефицит может достигнуть таких пределов, когда уменьшение содержания воды вызывает потерю тургора клетками и завядание растения. Н. А. Максимов и Т. А. Красносельская-Максимова (1924) показали, что разные растения начинают завядать при различной потере воды. Так, растения светолюбивые (например, подсолнечник) могут выдерживать без завядания потерю 20—30% водного запаса их листьев, тогда как теневые (например, недотрога *Impatiens parviflora*) начинают завядать при потере лишь 3—5% водного запаса. Аналогичные наблюдения были сделаны Найтом (Knight, 1922). Он установил потерю тургора у теневого растения *Eupatorium adenophorum* при снижении содержания воды в листьях на 1—2% от сырого веса.

Легкая потеря тургора теневыми растениями привела Максимова и Красносельскую-Максимову к выводу, что оболочки клеток этих растений очень слабо растянуты радиальным (или тургорным) давлением, тогда как у световых растений они растянуты значительно сильнее. Этот вывод позднее был экспериментально подтвержден Красносельской-Максимовой (1925). Измеряя объем клеток мезофилла различных растений в состоянии полного насыщения водой и в состоянии плазмолиза, она установила, что у светолюбивых растений (подсолнечник, картофель) сокращение

объема клеток при плазмолизе достигает 25—30%, а у теневых (недотрога) не превышает 1—3%. Следовательно, у световых растений оболочки клеток обладают высокой эластичностью, позволяющей им сильно растягиваться, а при потере воды, наоборот, сильно сокращаться без потери тургора. Оболочки клеток теневых растений лишены этого свойства.

Особо реагируют на возникновение водного дефицита болотные растения. Выше уже указывалось, что у болотного растения частухи (*Alisma plantago*) Максимов и Красносельская-Максимова не обнаружили полуденного дефицита. Подвергая частуху почвенной засухе (в вегетационном опыте), они показали, что ее листья совершенно неспособны выносить даже слабое обезвоживание. При уменьшении содержания воды на 7—11% от исходного количества листья начинали засыхать и отмирать без потери тургора.

Поскольку завядание является следствием засухи, его характер зависит от типа засухи. При атмосферной засухе (характеризующейся низкой относительной влажностью, высокой температурой воздуха и интенсивной инсоляцией при достаточной влажности почвы) наблюдается временное завядание, являющееся следствием того, что скорость потери воды превышает скорость ее поступления. Наибольший водный дефицит при временном завядании (по крайней мере в начале его) обнаруживается в интенсивно транспирирующих органах — листьях, тогда как остальные части растения (особенно корни) большого недостатка воды не испытывают. Деятельность корневой системы не нарушается. Временное завядание прекращается само собой после устранения условий, вызывающих усиленную потерю воды (т. е. при наступлении вечера или при изменении погоды). Оно обычно проходит бесследно и безболезненно для растений (Caldwell, 1913; Максимов, 1924; Алексеев, 1948).

При почвенной засухе, когда вся доступная растениям вода уже израсходована и самая незначительная потеря воды не может быть пополнена (без притока извне), наступает длительное завядание. Оно охватывает все растение от листьев до наиболее чувствительной к потере воды всасывающей зоны корневой системы. Происходит повреждение и отмирание корневых волосков, вследствие чего после восстановления нормального водного режима почвы растение не в состоянии сразу восстановить прежнюю быстроту поступления воды. Если завядание окажется слишком продолжительным, то начинается оттягивание воды верхними листьями от нижних, а также от растущих верхушек стебля, причем происходит отмирание нижних листьев, образуется пустоцвет или шуплое зерно. Оправление растений от длительного завядания возможно лишь после промачивания почвы в результате дождя или полива (Caldwell, 1913; Максимов, 1924; Алексеев, 1948).

Однако в природных условиях атмосферная и почвенная засухи обычно бывают связаны друг с другом, поскольку высокая температура и сухость воздуха ведут к иссушению почвы.

ЗНАЧЕНИЕ ЗАВЯДАНИЯ ДЛЯ РАСТЕНИЙ

Н. А. Максимов (1924) подчеркивает, что завядание нельзя рассматривать только как вредный, патологический процесс. Он указывает, что «завядание — это естественная и притом благотворная по своим последствиям для растения реакция его на недостаток воды в транспирирующих органах. Внешний признак завядания — потеря упругости тканями растения, утрата тургора их клетками — влечет за собой весьма важный результат, именно полное закрытие устьиц, сокращающее во много раз быстроту потери воды, а при сильно развитой кутикуле приостанавливающее почти вовсе»¹. Речь идет, разумеется, о временном завядании. Однако это лишь одна сторона значения завядания, другая же состоит в том, что завядание (особенно длительное) вызывает в растении ряд нарушений физиологических процессов. Н. А. Максимов (1939), Н. А. Максимов и Г. С. Сойкина (1939) пришли к выводу, что основным проявлением воздействия засухи на растения, приводящим к снижению урожая, является подавление ростовых процессов. Это подавление связано с изменениями биохимических процессов в клетках и физико-химических свойств протоплазмы. Указанные авторы в опытах с хлопчатником, диким виноградом и сиренью установили, что завядание листьев вызывает повышение проницаемости протоплазмы клеток для электролитов. Незначительное и кратковременное завядание приводит к незначительному повышению проницаемости, довольно легко исчезающему при оправлении растений; глубокое и длительное завядание вызывает необратимое или почти необратимое повышение проницаемости, приводящее в конечном итоге к отмиранию клеток.

Отрицательный водный баланс ведет к изменению фракционного состава воды в растениях. Детальные исследования в этом направлении были произведены А. М. Алексеевым (1948) с пшеницей Цезиум 0111. Опытные растения подвергались почвенной засухе перед колошением и после цветения. Некоторые результаты этих исследований приведены в табл. 11. Под влиянием засухи в листьях пшеницы увеличивалось общее содержание связанной воды за счет увеличения количества осмотически связанной воды, что согласуется с выводами Е. В. Лебединцевой (1929—1930). Количество коллоидно связанной воды, наоборот, уменьшалось. Особенно сильно уменьшалось количество коллоидно связанной воды в процентах от сухого веса (величина, приблизительно характеризующая числа гидратации коллоидов). Аналогичные данные были получены и при засухе после цветения.

Увеличение количества осмотически связанной воды, зависящее от повышения осмотического давления клеточного сока, Алексеев объясняет двумя причинами: 1) повышением абсолютного количества осмотически связанной воды за счет новообразования осмо-

¹ Н. А. Максимов. Избранные работы по засухоустойчивости и морозостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952, стр. 118.

тически активных веществ в клеточном соке и в протоплазме; 2) повышением относительного содержания осмотически связанной воды за счет потери во время засухи свободной воды листьями (при транспирации).

Уменьшение количества коллоидно связанной воды, по мнению А. М. Алексеева, можно объяснить лишь потерей воды коллоидами протоплазмы, так как трудно предположить значительное изменение свойств целлюлозной оболочки клеток при сравнительно слабом подсушивании ее. Потеря воды коллоидами протоплазмы может зависеть от двух обстоятельств: 1) от уменьшения степени

Таблица 11

Относительные показатели, характеризующие водный режим листьев пшеницы Цезиум 0111 (по Алексееву, 1948)

Показатели водного режима	Контроль (9/VII)	Засуха и колошение		Контроль (14/VII)
		во время засухи (9/VII)	через 4 дня после от- ливания (14/VII)	
Общее количество связанной воды (% от общего запаса воды)	47,2	60,1	56,3	50,4
Количество осмотически связанной воды (% от общего запаса воды)	29,0	44,8	40,2	33,8
Количество коллоидно связанной воды (% от общего запаса воды)	18,2	15,3	16,1	16,6
То же в % от сухого веса	81,7	44,3	52,4	50,9
Осмотическое давление клеточного сока (атм)	13,96	22,23	19,24	16,24

гидратации коллоидов вследствие потери части связанной воды в процессе транспирации, 2) от уменьшения числа гидратируемых частиц (т. е. от уменьшения степени дисперсности коллоидов протоплазмы). Отмеченное в табл. 11 понижение количества коллоидно связанной воды в процентах от сухого веса свидетельствует об уменьшении степени гидратации коллоидов протоплазмы.

Под влиянием обезвоживания и изменения коллоиднохимических свойств протоплазмы меняется ход биохимических процессов в клетках, определяющийся состоянием ферментных систем. Согласно выдвинутой А. И. Опарным (1934, 1937) и подробно разработанной А. Л. Курсановым (1940) теории ферментного действия, ферменты, вызывающие гидролиз сложных углеводов, белков и жиров, способствуют и синтезу этих соединений. Направленность ферментативных процессов, в числе других факторов, зависит от оводненности протоплазмы клеток растения: при достаточной оводненности в клетке преобладают синтетические процессы, тогда как при недостатке воды активируются про-

цессы деполимеризации. Детальные исследования по вопросу о влиянии водного режима растений на направленность ферментативных процессов были произведены Н. М. Сисакином (1940). Он показал, что обезвоживание, ведущее к завяданию растений, вызывает в них усиление гидролитических процессов. Изучая сорта растений, различающиеся по степени засухоустойчивости, он установил, что у более засухоустойчивых сортов преобладание гидролитической деятельности ферментов наступает при более сильном обезвоживании, чем у менее засухоустойчивых.

Устойчивость растений против обезвоживания увеличивается при изменении фракционного состава находящейся в них воды в сторону увеличения количества связанной (или более прочно-связанной) и уменьшения количества свободной (или менее прочно-связанной) воды. Это может быть достигнуто путем предпосевного закаливания по методу Генкеля (Генкель, 1946, 1958, 1960; Гусев, 1959), путем создания определенных условий питания растений (Удольская, 1934; Алексеев и Гусев, 1957; Петин и Самиев, 1958; Гусев, 1959; Алексеев, Гусев и Белькович, 1963 и др.), в частности при помощи микроэлементов (Школьник, 1950; Окунцов и Левцова, 1952; Школьник и Макарова, 1957; Алексеев, Васильева и Старцева, 1959; Школьник и Боженко, 1960; Б. Гусейнов и С. Гусейнов, 1960; Васильева, 1963; Старцева, 1962 и др.).

В настоящее время большое внимание должно быть уделено изучению структуры внутриклеточной воды, рассматриваемой в качестве ингредиента общей структуры протоплазмы. Это предполагает изучение состояния воды в связи не только с количеством высокополимерных соединений протоплазмы, но и с конформацией их макромолекулы. Исследования в этом направлении возможны лишь при разработке методов, позволяющих изучать измененную структуру воды в клетках. По-новому должны интерпретироваться вопросы гидратации, механизма водоудерживающих сил растений и т. д.

Все это требует особо тесного контакта физиологов растений с биофизиками, биохимиками, почвоведом и представителями других смежных областей науки. Нет сомнений, что новый этап исследований позволит выявить новые закономерности водного режима растений и откроет новые возможности управления развитием растений с целью повышения продуктивности сельскохозяйственных культур.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г. Вестн. Тифл. бот. сада, сер. II, 1922, 1. Александрова О. Г. Журн. Русск. бот. о-ва, 1923, 8. Алексеев А. М. Бот. ж. СССР, 1935, 20, 3; Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940; Уч. зап. Казанск. ун-та, 1941, 101, 1; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 4, 1. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1946; Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948; Пробл. бот., 1950, 1; Изв. АН СССР, сер. биол., 1952, 3;

Уч. зап. Казанск. ун-та, 1954, 114, 3; Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960; Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963а; Тезисы докл. на науч. семинаре. Казань, 1963б. Алексеев А. М., Васильева И. М. и Старцева А. В. Физиология обмена веществ клевера красного. М., Изд-во АН СССР, 1959. Алексеев А. М. и Гусев Н. А. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1935, 95, 7; ДАН СССР, 1950, 71, 4, 1950а; 74, 4; Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. Алексеев А. М., Гусев Н. А. и Белькович Т. М. Сб. «Водный режим растений». М., Гостехиздат, 1963. Алексеев А. М. и Сулейманов И. Г. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949. Альтергог В. Ф. Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, 1; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937. Арциховский В. М. Сов. бот., 1938, 4—5. Баранецкий О. О периодичности «плача» травянистых растений. СПб., 1872. Бойченко Е. А. ДАН СССР, 1943, 38, 5—6. Буланкин И. Н. Физическая и коллоидная химия. Харьков, 1959. Вартапетян Б. Б. и Курсанов А. Л. Физиол. раст., 1961, 8, 5. Васильев И. М. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1930—1931, 25, 3; 1931, 27, 5. Васильева Н. Г. Сб. «Орошение с.-х. культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР», 1. М., Изд-во АН СССР, 1952; Физиол. раст., 1955, 2, 3; Сб. «Биол. основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Васильева И. М. Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; Бот. ж., 1949, 34, 5; Физиология растений с основами микробиологии. М., Учпедгиз, 1958; Тезисы докл. выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Генкель П. А. и Баданова К. А. Физиол. раст., 1956, 3, 5. Генкель П. А. и Марголина К. П. Бот. ж., 1948, 33, 11. Гильдеев Р. Ш. Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, факульт. естествозн., 1947, 5. Гликман С. А. Введение в физическую химию высокополимеров. Саратов, 1959. Гриненко В. В. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Гусев Н. А. Влияние обезвоживания на проницаемость протоплазмы. Казань, 1940; Физиол. раст., 1957, 4, 4; Некоторые закономерности водного режима растений. М., Изд-во АН СССР, 1959; Изв. АН СССР, сер. биол., 1959а, 1; Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960; Некоторые методы исследования водного режима растений. Л., Изд-во Всесоюз. бот. о-ва, 1960а; Физиол. раст., 1962, 9, 4. Гусейнов Б. З. и Гусейнов С. Г. Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Девис К. и Дей Дж. Вода — зеркало науки. Л., 1964. Дерягин Б. В., Федякин Н. Н. ДАН СССР, 1962, 147, 2. Долгов С. И. Исследования подвижности почвенной влаги и ее доступность для растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948; Сб. «Биол. основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957. Думанский А. В. Учение о коллоидах. М., ОНТИ, 1937; Учение о коллоидах. М.—Л., Госхимиздат, 1948. Евтушенко Г. А. Изв. Киргиз. филлиала АН СССР, 1948, 6; Тезисы докл. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1959. Еремеев Г. Н. ДАН СССР, 1938, 18, 3. Ершов В. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1935, 111, 8. Заленский В. Р. Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1904, 4, 1; Изв. Саратовск. с.-х. ин-та, 1923, 1, 1. Зауралов О. А. и Кружилин А. С. ДАН СССР, 1951, 77, 4. Иванов Л. А. Физиология растений. СПб., 1913; Лесн. ж., 1916, 2; 1918, 1—2; Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940. Иванов Л. А., Сирина А. А. и Цельникер Ю. Л. Журн. Русск. бот. о-ва, 1950, 6. Калмыков К. Ф. Уч. зап. Пермск. ун-та, 1936, 2, 4. Киселев Н. Н. и Осипов А. П. Изв. АН СССР, сер. VII, 1934, 7. Клешнин А. Ф., Шульгин И. А., Боковая М. М. Тезисы докл. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1959. Клотц И. Вода. Горизонты биохимии. М., «Мир», 1964. Колкунов В. В. Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1905, 5, 4; 1907, 7, 1; Хозяйство, 1910, 5; Журн. опытн. агрономии, 1913, 14; Наука на Украине, 2. Харьков, 1922. Коссович П. С. Журн. опытн. агрономии, 1904, 5. Красносельская-Максимова Т. А. Тр. Тифл. бот. сада, 1917, 19; Изв. Главн. бот. сада, 1925, 4; Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1931, 25, 3. Крафтс А., Карриер Х. и Стокинг К. Вода и ее значение в жизни растений. М., ИЛ, 1951. Кузьмин С. П. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции,

1929—1930, 23, 2. Курсанов А. Л. Обратимое действие ферментов в живой растительной клетке. М., Изд-во АН СССР, 1940. Кушниренко М. Д. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Лебедев А. Ф. Изв. Донского с.-х. ин-та, 1913, 3; Почвенные и грунтовые воды, изд. 4. М.—Л., 1936. Лебединцева Е. В. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929—1930, 23, 2. Лепешкин В. В. Курс физиологии растений. Казань, 1912. Липатов С. М. Высокополимерные соединения (лиофильные коллоиды). Ташкент, 1943. Литвинов Л. С. Изв. Биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та, 1926, 4, 10; Бот. ж. СССР, 1932, 17, 2. Лобанов Н. В. Научно-агрон. ж., 1925, 2, 4; 1926, 10. Львов С. Д. и Березговская Л. Экспер. бот., 1934, 1. Максимов Н. А. Журн. Русск. бот. о-ва, 1916, 1, 1; Тр. Тифл. бот. сада, 1917, 19; Журн. опытно-агрон. и селекции, 1929, 2, 1; 1931, 25, 3; Усп. совр. биол., 1939, 11, 1; «Тимирязевские чтения», 4. М., Изд-во АН СССР, 1944; Избр. работы по засухоустойчивости и морозостойкости растений. М., Изд-во АН СССР, 1952; Краткий курс физиологии растений, изд. 9. М., Сельхозгиз, 1958. Максимов Н. А. и Александров В. Г. Тр. Тифл. бот. сада, 1917, 19. Максимов Н. А., Бадриева Л. Г. и Симонова В. А. Тр. Тифл. бот. сада, 1917, 19. Максимов Н. А. и Красносельская-Максимова Т. А. Тр. Петрогр. о-ва естествоисп., 1924, 53, 3. Максимов Н. А. и Сойкина Г. С. Сб. «Академия наук СССР В. Л. Комарову», М., Изд-во АН СССР, 1939. Мальцев Н. А. ДАН СССР, 1964, 156, 3. Маринчик А. Ф. Сб. «Биол. основы орошаемого земледелия», М., Изд-во АН СССР, 1957. Можаяева Л. В. ДАН СССР, 1947, 57, 5. Молотковский Г. Х. ДАН СССР, 1935, 3 (8), 9. Морозов В. Ф. ДАН СССР, 1951, 76, 5. Ничипорович А. А. Журн. опытно-агрон. Юго-Востока, 1926—1927, 4, 2; Тр. с.-х. опытн. учрежд. Сев. Кавказа, Бюлл. № 249. Изд-во Сев.-Кавк. крайзу, 1928. Новиков В. А. Журн. опытно-агрон. Юго-Востока, 1931, 9, 2. Окунцов М. М. и Левцова О. П. ДАН СССР, 1952, 82, 4. Окунцов М. М. и Тарасова Е. Н. ДАН СССР, 1952, 83, 2. Опарин А. И. Усп. химии, 1934, 3, 2; Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, 6; Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957. Павлов А. Н. Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Пасынский А. Г. Усп. совр. биол., 1957, 13, 3; Коллоидная химия. М., «Высшая школа», 1959; Биофизическая химия. М., «Высшая школа», 1963. Петин Н. С. Физиол. раст., 1954, 1, 1; Изв. АН СССР, сер. биол., 1954а, 5; Научн. труды Отд. с.-х. наук АН УССР. Киев, 1955; Сб. «Биол. основы орошаемого земледелия», М., Изд-во АН СССР, 1957; Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959. Петин Н. С. и Прусакова Л. Д., Физиол. раст., 1955, 2, 5. Петин Н. С. и Самиев Х. Физиол. раст., 1958, 5, 6. Потапов Н. Г. и Суманова В. Е. Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Привалов П. Л. Биофизика, 1958, 3, 6. Рассел М. Б. Физические условия почвы и растение. М., ИЛ, 1955. Рихтер А. А. и Страхов Н. Д. Журн. опытно-агрон. Юго-Востока, 1929, 7, 1. Ричардс Л. А. и Вадлей Ч. В. кн.: «Физические условия почвы и растение», М., ИЛ, 1955. Ричардс С. Д. ж., Хаган Р. М. и Мак-Калла Т. М. В кн.: «Физические условия почвы и растение», М., ИЛ, 1955. Роде А. А. Почвенная влага. М., Изд-во АН СССР, 1952. Рубин Б. А. Физиология растений, ч. 1. М., «Советская наука», 1954; Физиология растений. М., «Высшая школа», 1961. Сабинин Д. А. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1925, 4, прил. 2; Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Самойлов О. Я. Журн. физич. химии, 1946, 20, 12; Структура водных растворов электролитов и гидратация ионов. М., Изд-во АН СССР, 1957. Самуилов Ф. М. и Ефремов Ю. Я. Физиол. раст., 1962, 9, 4. Сент-Дьердь А. Биоэнергетика. М., Физматгиз, 1960. Сетлоу Р. и Поллард Э. Молекулярная биофизика. М., «Мир», 1964. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Сказкин Ф. Д. и Сикстель Д. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. III, 1933, 3. Сказкин Ф. Д. и Цюрюпа Б. Н. Тр. Сев.-Кавк. ассоциации н.-и. ин-тов, 1928, 53 (9). Старцева А. В. Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960; Тезисы докл. IV Всесоюз. совещ. Микроэлементы в сельск. хоз-ве и медицине. Киев, 1962. Сус Н. Н. Физиол. раст., 1957, 4, 3. Тавадзе П. Г. ДАН СССР, 1949, 64, 5. Тагее-

ва С. В. Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940; Уч. зап. Саратовск. ун-та, 1941, 15, 6. Талмуд Д. Л. Сб. «Совещание по белку, 5-я конф. по высокомолекулярным соединениям», 2, 1. М., Изд-во АН СССР, 1948. Тринчер К. С. Биология и информация. Элементы биологической термодинамики. М., «Наука», 1964. Трубецкова О. М. Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Туева О. Ф. и Самойлова С. А. ДАН СССР, 1948, 62, 5. Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. Л., Сельхозгиз, 1940. Тюрина М. М. Тр. Ин-та ботаники АН ТаджССР, 57, 1957. Уайт Ф. Р. Культура растительных тканей. М., ИЛ, 1949. Удольская Н. Л. ДАН СССР, 1934, 2, 1. Федоровский Д. В. Почвоведение, 1948, 10. Хайруллина Х. Ш. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1941, 101, 3. Хлебникова Н. А. Тр. Комиссии по ирригации АН СССР, 3, М., 1934; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937. Цельникер Ю. Л. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Чешева З. П. Изв. Н.-и. ин-та колл. химии, 2. Воронеж, 1934. Шардаков В. С. Изв. Биол. н.-и. ин-та Пермск. ун-та, 1928, 6; Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940. Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М., Изд-во АН СССР, 1950. Школьник М. Я. и Боженко В. П. Тезисы докл. на выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Школьник М. Я. и Макарова Н. А. Сб. «Биол. основы орошаемого земледелия». М., Изд-во АН СССР, 1957.

Arndt C. H. *Plant Physiol.*, 1937, 12. Bachmann F. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1922, 61. Bennet-Clark T. A. a. Vexon D. *New. Phytolog.*, 1943, 42; 1946, 45. Bennet-Clark T. A., Greenwood A. D. a. Barker I. W. *New. Phytolog.*, 1936, 35. Bode H. R. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1923, 62. Bogen H. u. Prell H. *Planta*, 1953, 41. Boonstra A. *Planta*, 1935, 24. Bose I. C. *The physiology of the ascent of sap*. London, 1923. Brauner L. u. Hasman M. *Istanbul Univ. fer Facult. Mecmuasi*, 1947, 12. Briggs L. I. a. Shantz H. L. *Bot. Gaz.*, 1911, 51; U. S. Dept. Agric. *Bur. Plant. Ind. Bull.*, 1912; *Bot. Gaz.*, 1912, 53; U. S. Dept. Agric. *Bur. Plant. Ind. Bull.*, 1913; *J. Agr. Res.*, 1914, 3; 1916, 5. Brooks S. C. a. Brooks M. M. *The permeability of living cells*. Berlin, 1941. Broyer T. C. *Bot. Rev.*, 1947, 13; 1947a, 13. Burgerstein A. *Die Transpiration der Pflanzen*, II Teil. Fischer, Jena, 1920. Caldwell J. S. *Physiol. Res.*, 1913, 1. Chang N. T. a. Loomis W. E. *Plant Physiol.*, 1945, 20. Chrysler H. L. *Plant Physiol.*, 1934, 9. Clements F. E. a. Martin E. V. *Plant Physiol.*, 1934, 9. Commoner B., Fogel S. a. Muller W. H. *Amer. J. Bot.*, 1943, 30. Crafts A. S. *Plant Physiol.*, 1936, 11. Crafts A. S. a. Broyer T. C. *Amer. J. Bot.*, 1938, 25. Darwin Fr. a. Pertz D. F. M. *Proc. Roy. Soc. London*, 1911, 84. De Haan I. *Rey. Trav. Bot. Neerland*, 1933, 30. Dietrich M. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1925, 65; Dittmer M. J. *Amer. J. Bot.*, 1937, 24; 1938, 25. Duncan H. F. a. Cooke D. A. *Hawaiian Plant. Rec.*, 1932, 36. Eaton F. M. *Amer. J. Bot.*, 1943, 30. Eberdt O. *Die transpiration der Pflanzen und ihre Abhängigkeit von äusseren Bedingungen*. Marburg, 1889. Edlefsen N. E. *Amer. Geophys. Union Trans.* of 1941, part III, 1941. Edlefsen N. E. a. Anderson A. B. C. *Hilgardia*, 1943, 15. Ellis C. a. Swaney M. W. *Soilless growth of plants*. Revised by T. Fastwood, Ed. 2. N. Y., 1947. Fogg G. E. *Nature*, 1944, 154. Gradmann H. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1928, 69. Grafe V. *Handb. biol. Arb. Meth. von Aberhalden E.*, Abt. XI, 2, 1924. Grossenbacher K. A. *Plant Physiol.*, 1938, 13; *Amer. J. Bot.*, 1939, 26. Haas A. R. C. *Calif. Citrograph.*, 1936, 21, Hall W. H. *Science*, 1940, 92. Hart-suijker K. *Rec. Trav. Bot. Neerland*, 1935, 32. Heath O. V. S. *Ann. Bot.*, N. S., 1941, 5. Hendrickson A. H. a. Veihmeyer F. I. *Plant Physiol.*, 1945, 20. Heuser W. *Kün-Archiv*, 1915, 6. Höber R. *Physikal. chemistry of celle and tissues* Blakiston. Philadelphia, 1945. Holle H. *Flora*, N. S., 1915, 8. Huber B. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1924, 64. Huber B. u. Höfler K. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1930, 73. Hübner G. *Flora*, 1960, 148, Kamp H. *Jahrb.*, *Wiss. Bot.*, 1930, 72. Knight R. C. *Ann. Bot.*, 1922, 36. Kramer P. J. *Amer. J. Bot.*, 1938, 25; 1940, 27; 1941, 28; *Bot. Rev.*, 1945, 11; *Plant and soil water relationships*. N. Y., 1949. Kramer P. J. a. Coile T. S. *Plant Physiol.*, 1940, 15. Leick E. *Handb. biol. Arb. Meth. von Aberhalden E.*, Abt. XI, 4, 1939. Lepeschkin N. W. *Ber. Deutsch. Bot. Geselsch.*, 1912, 30, 10; *Protoplasma*, 1935, 23. Livingston B. E. *Carnegie Inst.*

Wash. Publ., 1906, 50. Livingston B. E. a. Brown W. H. Bot. Caz., 1912, 53. Lloyd F. E. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1908, 82; Plant World, 1912, 15; Bull. Torrey Bot. Club., 1913, 40. Lofffield J. V. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1921, 314. Lundegårdh H. K. Svenska Vetenskapsakad. Handlingar, 1911, 47, No. 3. Mac Dougal D. T. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1924, 350. Markley K. S. a. Sando C. R. J. Agr. Res., 1931, 42. McDermott I. I. Amer. J. Bot., 1945, 32. Mendel K. Palestine J. Bot., Rehovot Ser., 1945, 5. Meyer B. S. Plant Physiol., 1945, 20. Minckler L. S. J. Forestry, 1936, 34. Molisch H. Ztschr. Bot., 1912, 4; Nature, 1928, 122; Science, 1929, 69. Nadel M. Tesis Univer. Paris, 1938. Nelson C. H. Plant Physiol., 1944, 19. Oppenheimer J. D. Agr. Records of the P. Z. E. Inst. of Agr. a. Nat. Hist. Tel-Aviv., 1, 1926. Priestley J. H. New Phytologist., 1920, 19. Reinders D. E. Kongr. Nederl. Akad. van Wetenschappen, Proc., Sect. Sci., 1938; Rec. Trav. Bot. Neerland., 1942, 39. Renner O. Flora, 1911, 103. Rippel A. Beih. Bot. Ztbl., 1919, Abt. I, 36. Rosa J. T. Missouri Coll. Agr. Expt. Sta. Res. Bull., 1921, 48. Rouschal E. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Klasse, 1935, 144. Rudolf K. Bot. Arch., 1925, 9. Rübel E. Beih. Bot. Ztbl., 1920, Abt. 1, 37. Sasaki M., Kawai T., Hirai A., Haschi T. a. Odajama A. J. Phys. Soc. Japan, 1960, 15. Scarth C. W. a. Levitt J. Plant Physiol., 1937, 12. Schimper A. F. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898. Schroeder R. A. Missouri Coll. Agr. Expt. Sta. Research, Bull., 1939, 309. Schorn M. Jahrb. Wiss. Bot., 1929, 71. Seybold A. Die physikalische Komponente der pflanzlichen Transpiration. Berlin, 1929; Planta, 1929a, 9. Shull C. A. Plant Physiol., 1939, 14. Skoog F., Broyer T. C. a. Grossenbacher K. A. Amer. J. Bot., 1938, 25. Stålfelt M. G. Flora, 1927, 121; Planta, 1932, 17. Stocker O. Ztschr. Bot., 1923, 12; Die Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten- und Salzpflanzen. Jena, 1928. Thoday D. Proc. R. Sec., London, 1909, 82. Turell F. M. Amer. J. Bot., 1936, 23. Urschprung A. Flora, 1925, 118—119. Van den Honert T. H. Faraday Soc. Discus., 1948, 3. Van Overbeek J. Amer. J. Bot., 1942, 29. Van't Hoff J. H. Ztschr. Phys. Chem., 1887, 1. Walter H. Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena, 1931; Planta, 1933, 19. Weber Fr. Oesterr. Bot. Ztschr., 1923, 72. Weinmann H. a. Le Roux M. South Afric. J. Sci., 1945, 42. Yapp R. H. Ann. Bot., 1912, 26. Zimmerman I. R. a. Brittin W. E. J. Phys. Chem., 1957, 61.

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФИЗИОЛОГИИ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Физиология устойчивости является одним из разделов физиологии растений, в котором изучаются теснейшие связи между организмом и окружающей средой. Засуха, мороз и засоление почвы влияют на растительный организм, вызывая в нем разнообразные ответные защитно-приспособительные реакции. Изучение физиологических изменений, наступающих в растении при резкой перемене условий существования, и составляет основную задачу данного раздела физиологии растений.

Изучение физиолого-биохимических процессов, составляющих ответную реакцию организма, несомненно, отражает объективную сущность происходящих явлений, так как мы не только можем их наблюдать, но, по меткому выражению К. А. Тимирязева, способны подчинить их разумной воле человека (актовая речь, читанная в Петровской земледельческой и лесной академии в 1878 г.).

Познание закономерностей, лежащих в основе засухоустойчивости, солеустойчивости и морозоустойчивости, позволяет не только диагностировать эти свойства на различных этапах онтогенеза, но и изменять их в сторону значительного повышения. Основывающиеся на одном из важнейших физиолого-биохимических свойств живой материи — раздражимости, ответные реакции растительной клетки и всего растения весьма многообразны. Они связаны с изменениями во внутренней среде организма, т. е. с изменениями в обмене веществ и субмикроскопической структуре протопласта.

В зависимости от характера и интенсивности факторов, вызывающих раздражения, ответные реакции растения могут носить самый разнообразный характер. Одни из этих реакций тесно связаны со всем процессом жизнедеятельности и входят в нормальный жизненный цикл организма, другие являются защитно-при-

способительными реакциями в ответ на влияние неблагоприятных для организма условий.

Характер ответных реакций в первую очередь зависит от интенсивности действующего фактора. При малой интенсивности влияющего на растение условия происходит нормальная ответная реакция. При значительной интенсивности действующего фактора организм начинает защищаться от неблагоприятного воздействия и для этого мобилизует все имеющиеся в его распоряжении средства. При этом в организме могут возникнуть и новые, до этого не существовавшие свойства.

В 1900 г. индийский физик Джегдиш Чандра Бос (см. Генкель, 1959) пришел к выводу об общности ответных реакций у животных и растений.

Представление Боса об однотипности ответных реакций организма на окружающие условия нашло позднее свое продолжение в другой области исследования, а именно — в физиологической цитологии. По теории Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова (1940), реакция протоплазмы клетки на окружающие условия монотонна. Она выражается в том, что в ответ на воздействия в протоплазме клеток происходят всегда одни и те же изменения в следующей последовательности: 1) изменения степени дисперсности протоплазмы в сторону ее уменьшения; 2) изменения проницаемости в сторону повышения; 3) денатурация белков протоплазмы; 4) коагуляции протоплазмы.

Однако при более глубоком анализе можно видеть, что любое из перечисленных выше свойств, смещаясь от различных воздействий в одну и ту же сторону, фактически оказывается более сложной и совсем не монотонной реакцией.

Постараемся это показать на примере такого свойства протоплазмы, как ее вязкость.

В исследовании П. А. Генкеля и К. А. Бадановой (1956; Баданова, 1957) было показано наличие двух видов вязкости протоплазмы, различающихся по своей природе. Под влиянием катионов, в частности ионов кальция, у растения повышаются степень гидратации коллоидов протоплазмы, ее вязкость, а также и температурный порог коагуляции белков. Подобные изменения вязкости протоплазмы были названы гидрофильной вязкостью протоплазмы.

При действии анионов органических кислот на растение происходит снижение степени гидрофильности протоплазмы, увеличение вязкости и снижение температурного порога коагуляции белков протоплазмы. Можно предполагать, что анионы этих соединений влияют на боковые цепочки белковых молекул, снижают их заряд и степень гидратации. Такие изменения вязкости протоплазмы названы Нортемом (Northen, 1938, 1939, 1940) и Д. А. Сабининым (1955) структурной вязкостью протоплазмы.

Из изложенного понятно, что гидрофильная вязкость связана с увеличением степени гидратации коллоидных мицелл и их чис-

Влияние различных катионов и анионов органических кислот на вязкость протоплазмы и жароустойчивость клеток листьев подсолнечника (по Генкелю и Бадановой, 1956)

Сорт	Обработка 0,05 М растворами	Вязкость протоплазмы (время перехода плазмолиза в выпуклый), мин	Жароустойчивость растений (температура гибели клеток растений), °С
Ждановский 8281	вода дистиллированная	7	47
	$AlCl_3$	20	50
	$CaCl_2$	18	49
	вода дистиллированная	12	50
	натрий лимоннокислый	33	49
	натрий щавелевокислый	28	48

ла, а структурная — зависит от изменения субмикроскопической структуры протоплазмы.

Данные табл. 12 указывают на повышение вязкости протоплазмы от действия катионов (кальция и алюминия) и анионов органических кислот. В то же время можно отметить повышение температурного порога коагуляции белков под влиянием катионов и его падение от действия анионов органических кислот.

Гидрофильная вязкость связана с увеличением содержания гидрофильных коллоидов и повышением устойчивости растений к высоким температурам, а структурная — со снижением количества гидрофильных коллоидов и некоторым падением устойчивости клеток к высокой температуре.

Увеличение количества гидрофильных коллоидов и степени гидрофильности хорошо видно на рис. 12, где отмечается явное увеличение количества полностью коагулированных коллоидов под влиянием катионов и резкое снижение количества коллоидов от действия анионов органических кислот.

К выводу о наличии двух видов вязкости протоплазмы (дисперсной и структурной) пришел также Столфельт (Stolfelt, 1956).

В литературе отмечено, что вязкость может изменяться за сравнительно короткий срок под влиянием различных раздражи-

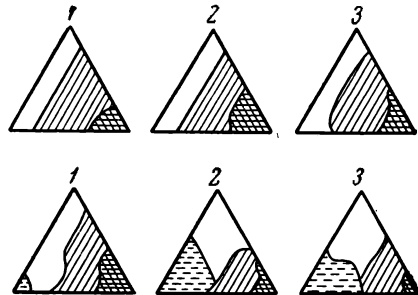


Рис. 12. Треугольная диаграмма. Коагуляция гидрозоля из листьев подсолнечника сорт Ждановский 8281:

верхний ряд — обработка: 1 — дистиллированной водой, 2 — 0,05 М раствором $CaCl_2$; 3 — 0,05 М раствором $NaCl$; нижний ряд — обработка: 1 — дистиллированной водой; 2 — 0,05 М раствором натрия лимоннокислого, 3 — 0,05 М раствором натрия щавелевокислого

телей. Так, изменение вязкости может произойти от встряхивания (Stocker и. Ross, 1956), под влиянием света (Virgin, 1950), от действия электрического тока (H. Northen, 1940), под воздействием высокой температуры (Беликов и Кириллова, 1959). П. Д. Бухарин (1958) также показал, что под влиянием повышенной температуры на целое растение заметно увеличивается вязкость протоплазмы, но после 40° С начинает повышаться не гидрофильная, а структурная вязкость, так как при этом не происходит повышения жароустойчивости. В дальнейшем же перед гибелью клеток наблюдается резкое снижение вязкости протоплазмы.

Быстрые изменения структурной вязкости протоплазмы возможны благодаря тому, что межмолекулярные связи белковых молекул сравнительно быстро разрываются и легко восстанавливаются. Последнее хорошо видно из данных работ Штокера и Росса (Stocker и. Ross, 1956), а также П. С. Беликова и Т. В. Кирилловой (1959), которые показали двухфазность в изменении вязкости протоплазмы под воздействием повышенной температуры: сначала наблюдалось уменьшение, а затем ее увеличение.

По-видимому, повышение температуры сильнее влияет на структурную вязкость, чем на гидрофильную, хотя у некоторых объектов (суккуленты) последняя также повышается от обогрева. В дальнейшем К. А. Бадановой (1957) было показано снижение интенсивности дыхания при увеличении гидрофильной вязкости протоплазмы и некоторое повышение этого процесса при увеличении структурной вязкости (табл. 13).

Таблица 13

Интенсивность дыхания у листьев подсолнечника в мг поглощенного кислорода (среднее из пяти определений)

Сорт	Контроль		При повышении гидрофильной вязкости		При повышении структурной вязкости	
	обработка	интенсивность дыхания	от действия 0,5 М раствора	интенсивность дыхания	от действия 0,5 М раствора	интенсивность дыхания
Саратовский 169	вода дистиллированная	706,6	CaCl ₂	579,3	натрий лимоннокислый натрий щавелевокислый	798,3
			MgCl ₂	687,0		745,2

Таким образом, сдвиг вязкости в одном и том же направлении, вызванный разными воздействиями, приводит к совершенно иным изменениям состояния коллоидов (гидрофильность), устойчивости к высоким температурам и интенсивности обмена.

В приведенном примере как раз и видно проявление специфической реакции протоплазмы на изменение окружающих условий. В то же время следует подчеркнуть, что каждая реакция на окружающие условия носит очень сложный характер, включающий

в себя как специфическую, так и неспецифическую части. Всякое раздражение естественно вызывает тот ответ организма, который был описан Насоновым и Александровым, но в то же время реакция носит в зависимости от раздражения и специфические черты. Если мы влияем низкой положительной температурой на растение, то вызываем у него ответную реакцию специфического характера, т. е. изменение процесса дыхания и обмена в сторону усиления гидролиза углеводов. В то же время с падением температуры несколько повышается вязкость протоплазмы, которая здесь является не специфической реакцией, а реакцией, связанной с непосредственным влиянием температуры на протоплазму клетки, так как при понижении температуры вязкость жидкости всегда повышается. Эта неспецифическая реакция имеет, несомненно, отрицательное значение для растения, так как она несколько снижает холодоустойчивость и устойчивость к заморозкам и в то же время поднимает жароустойчивость, которая в этом случае для растения бесполезна. Хорошим примером специфичности реакции растения являются опыты Н. А. Сатаровой и Г. И. Улыбиной (1960). Работа проводилась с луковичками тюльпанов, которые проходили состояние покоя при разной температуре (25 и 5° С). При воздействии температуры 49° С на срезы луковички в течение 10 мин у проходивших покой при 25° С сохранилось 71,8% живых клеток, а в срезах луковичек, проходивших покой при 5° С, осталось живыми всего 32,1% клеток. При воздействии низкой температуры наблюдалась обратная зависимость. У луковичек, проходивших покой при 25° С, все клетки погибали при охлаждении до -4,5° С, а у проходивших покой при 5° С в этих же условиях сохранилось 50% клеток в живом состоянии.

Исследованиями ряда авторов (Воробьев, 1915; Тювин, 1939; Генкель и Кобылин, 1935; Александров, 1956; Александров с сотрудниками, 1958, 1959) установлено, что под действием высокой температуры происходит тепловая закалка растения. При тепловой закалке В. Я. Александров и его сотрудники наблюдали увеличение устойчивости не только к повышенной температуре, но одновременно и к действию уксусной кислоты, этилового спирта и высокого гидростатического давления. Кроме того, у некоторых растений отмечалось повышение теплоустойчивости в зимний период.

Высокая температура повышает гидрофильную вязкость и является одной из основных причин повышенной жароустойчивости. Одновременно это же воздействие приводит и к неспецифическому снижению проницаемости протоплазмы, что и обуславливает повышение устойчивости к действию спирта, уксусной кислоты и т. д. Повышенная устойчивость к гидростатическому давлению связана, очевидно, с тем, что в данном случае повышалась в основном гидрофильная, а не структурная вязкость протоплазмы.

Повышение теплоустойчивости при действии пониженной температуры также приводит к возрастанию гидрофильной вязкос-

ти протоплазмы, которая здесь не носит специфического характера, так как следует за действующим фактором (повышение вязкости при снижении температуры).

Повышенная жароустойчивость дикорастущих весенних растений отмечалась уже давно (Sapper, 1935), и это вызвано, очевидно; тем, что под влиянием низких весенних температур происходит повышение вязкости протоплазмы, приводящее к повышению жароустойчивости.

Однако следует отметить, что у *Hepaticae nobilis* при воздействии высокой температурой повышения холодоустойчивости не обнаружено (Александров с сотрудниками, 1959).

Этот факт указывает на то, что приспособления у разных растений весьма неодинаковы и для каждого отдельного случая надо найти те решающие звенья, которые помогут вскрыть внутренний механизм устойчивости.

При анализе неспецифических реакций не следует ограничиваться лишь констатацией факта, необходимо каждый раз постараться выяснить, в чем же причина того, что, действуя одним фактором (например, пониженной температурой), мы вызываем некоторое повышение жароустойчивости. В данном случае понижение температуры приводит к увеличению гидрофильной вязкости протоплазмы, которая является одной из причин повышения температурного порога коагуляции белков протоплазмы.

Специфичность реакции на внешнее воздействие имеет защитно-приспособительное значение. Например, при повышении температуры при атмосферной засухе увеличение вязкости протоплазмы является специфической активной реакцией, так как она направлена против процесса снижения вязкости жидкости (протоплазмы) при повышении температуры.

Изложенное выше с определенностью показывает весьма многообразную реакцию растения на изменение окружающих условий и вряд ли можно допустить, что существует единая физиологическая устойчивость.

Представление об устойчивости как процессе адаптации, несомненно, должно привести к выводу о специфичности этого процесса в отношении различных неблагоприятных факторов окружающей среды. О специфическом характере защитно-приспособительных реакций растения свидетельствуют и исследования, посвященные изучению влияния качества засоления почвы на физиологию растения. Исследования Б. П. Строгонова (1958, 1960, 1962) вполне отчетливо показали различие путей приспособления растений на почвах с преобладанием хлоридов (сульфатно-хлоридное засоление) от почв, где преобладают сульфаты (хлоридно-сульфатное засоление). При сульфатно-хлоридном засолении почвы у растений снижается интенсивность транспирации уменьшается, растение приобретает черты галосуккулентности, в то время как при хлоридно-сульфатном засолении происходит некоторое

увеличение интенсивности обмена, повышается интенсивность транспирации, и растения характеризуются галоксерической структурой, т. е. они приобретают более ксероморфную структуру. У этих растений увеличивается сеть жилок, число устьиц и уменьшается размер клеток.

Основываясь на фактическом материале, Строгонов пришел к заключению, что понятие солеустойчивости растений расчленилось и сейчас следует различать хлоридоустойчивость, сульфатоустойчивость, содоустойчивость и солонцеустойчивость растений. В связи с этим попытку А. А. Шахова (1956) создать единую теорию (гидрофильно-биологическую) солеустойчивости растений он считает неудачной.

В свете представлений о наличии специфических и неспецифических защитно-приспособительных ответных реакций растения заслуживает внимания уже приводившаяся выше работа П. С. Беликова и Т. В. Кирилловой (1959). Изучая выделение веществ колеоптилем ячменя при воздействии на него высокой температуры, авторы установили временное волнообразное выделение веществ, что, по их мнению, является универсальной и неспецифической реакцией живого вещества на действие раздражителя как результат развития процесса торможения вслед за возбуждением. В то же время авторы отмечают и специфические черты, связанные с напряжением температурного влияния и природой взятого объекта. Эту специфичность они видят в числе волн, длительности и высоте первой волны и времени наступления максимума в первой волне. Однако в литературе в ряде случаев отмечались одинаковые изменения у растений при их адаптации как к низким температурам, так и к засухе. Это явление особенно было подчеркнуто в интересной статье Н. А. Максимова (1929), который, указав на сходство признаков, лежащих в основе устойчивости растений к засухе и морозу, тем не менее не сделал вывода о их полном тождестве.

В дальнейшем ряд исследователей пошли именно по этому пути, и следует отметить, что данные работ Боса, а также Насонова и Александрова давали к этому определенные основания. Если основываться на неспецифической части ответной реакции организма, то действительно так должно было бы быть. Фактически основа всякого адаптационного процесса покоится на специфической реакции организма на окружающие неблагоприятные условия. Точке зрения о единой устойчивости придерживаются Л. И. Сергеев и А. М. Лебедев (Sergejew u. Lebedev, 1936; Сергеев, 1939, 1953), а также ряд зарубежных исследователей (Fuchs, 1936; Fuchs u. Rosentiel, 1938—1939; Scarth, 1941; Levitt, 1951). Противоположное представление поддерживают Штокер, Андерсон (Andersson, 1944), Библ (Biebl, 1947, 1949, 1952, 1962), П. А. Генкель (1946, 1950, 1954, 1956). Так, Штокер (1956), рассматривая имеющуюся по этому вопросу литературу, отмечает, что целый ряд фактов противоречит возможности признания еди-

ной физиологической устойчивости. В частности, он отмечает работу Богена (Bogen, 1948), который изучал протоплазматическую жароустойчивость, обусловленную влиянием солей и других воздействий, и считает, что полученные им результаты не укладываются в рамки представлений об единой физиологической устойчивости.

Рассмотрим несколько подробнее процесс приспособления растений к окружающим условиям. Приспособление растений к неблагоприятным условиям среды привело в ряде случаев к тому, что эти факторы стали для них необходимым условием существования. Примером в этом отношении служат некоторые галофиты, плохо растущие и развивающиеся без засоления почвы.

Показано, что солерос, как и все галофиты, происходящие (в эволюционном аспекте) от гликофитов, развивается на засоленных почвах лучше, чем на пресном фоне (Halket, 1915; Келлер, 1921). Однако это улучшение роста и развития идет только до известной небольшой (0,1% по хлору) степени засоления почвы, дальнейшее повышение засоления уже не дает такого эффекта, а при засолении в сильной степени наблюдается даже явное угнетение роста солероса (Кушниренко, 1950; Генкель, 1954).

С другой стороны, из работ Б. А. Келлера (1940) известно, что семена такого типичного галофита, как солерос *Salicornia herbacea* L., хорошо прорастают на пресном субстрате и значительно хуже при большом засолении почвы. Действительно, в природе семена большинства галофитов всходят на сильно опресненных почвах. Весной, когда прорастают семена солероса или сведы *Suaeda maritima*, верхние слои солончаковой почвы содержат крайне незначительное количество солей благодаря их вымыванию зимними осадками, и прорастание семян галофитов происходит в условиях пониженного засоления почвы. Затем по мере роста и развития галофиты приспособляются к засолению и приобретают все большую и большую степень солеустойчивости, и возрастающая засоленность субстрата в связи с испарением воды и концентрированием солей в верхних слоях почвы не вредит растениям и переносится ими сравнительно легко. Есть, однако, у галофитов период развития, в котором их устойчивость к солям несколько снижена. Снижение солеустойчивости происходит в период образования семян. Семена обычно имеют меньшее количество солей, хотя содержание хлора в семенах галофитов все же значительно больше, чем у гликофитов. Прорастающее семя галофита проходит процесс приспособления к засолению. В этом можно видеть проявление биогенетического закона, который наиболее отчетливо можно наблюдать в физиологических процессах.

Таким образом, у большинства галофитов семена прорастают при несколько пониженной концентрации солей, а затем уже приходит приспособление проростка к засолению.

Данному утверждению как будто бы противоречит факт, ус-

тановленный еще Ч. Дарвином (1857), о том, что семена очень большого числа видов гликофитных растений могут прорасти в морской воде. Специальные опыты по изучению прорастания семян гликофитов и галофитов в солевых растворах проводил Шратц (Schratz, 1934). Он установил, что с повышением концентрации солей уменьшается скорость прорастания семян, но не их всхожесть. Факт прорастания семян на засоленном субстрате, что еще не доказывает способности растения развиваться в условиях высокого засоления. Семена при прорастании развивают очень большие сосущие силы за счет набухания коллоидов протоплазмы, позволяющие им осуществлять процесс прорастания при высоком осмотическом давлении окружающего их почвенного раствора.

Растения мангров находятся в несколько отличных от типичных наземных галофитов условиях. Они развиваются при очень высоком засолении окружающей среды. Содержание солей в морской воде в мангровых зарослях побережья Америки колеблется от 3,18 до 3,39%, а в Южнокитайском море — от 3,2 до 3,5%.

Совершенно очевидно, что в этих условиях семена должны прорасти при высоком содержании солей в окружающей среде, т. е. отличаться высокой степенью солеустойчивости. Как известно, многие растения мангров отличаются одной особенностью, а именно — наличием вивипарии (рис. 13), т. е. их семена прорастают в плодах на материнском растении без периода покоя. Большинство исследователей флоры мангров принимает эту особенность за явление приспособления к имеющейся возможности быстрого укоренения. Молодой проросток, отрываясь от материнского растения и падая в илистую почву, благодаря этому приспособлению немедленно заякоривается и укрепляется. При посещении мангровых зарослей на острове Хайнань в 1957 г. нами было обращено внимание на то, что большинство проростков лежит на поверхности почвы в горизонтальном положении (Генкель и Фан И-сунь, 1958); из 25 проростков *Rhizophora apiculata* только четыре действительно росли совершенно верти-



Рис. 13. Вивипария у *Rhizophora mucronata*

кально. Была отмечена и другая особенность — у лежащих горизонтально на поверхности почвы проростков образуется корневая система, углубляющаяся в почву. В дальнейшем проросток благодаря отрицательному геотропизму, опираясь на укореняющиеся корни, приподнимается и занимает более или менее вертикальное положение (обычно под значительным углом от вертикали). Таким образом, значение непосредственного закоренения по крайней мере у *Rhizophora apiculata*, требует известного ограничения. Необходимо указать также на наличие твердого песчаного и сравнительно мало илистого субстрата в обследованных зарослях мангров. Очевидно, и в горизонтальном положении проростки успевают хорошо укорениться, и это укоренение происходит, как отмечают все исследователи, очень быстро, в течение нескольких часов.

Вивипария у мангровых имеет еще одно биологическое значение, на которое до сих пор не было обращено достаточного внимания. В процессе прорастания на материнском растении проросток проходит процесс приспособления к высоким концентрациям солей в субстрате, т. е. приобретает высокую солеустойчивость. При прорастании семени, содержащего сравнительно небольшое количество солей, в связи с ростом начинается приток органических и неорганических веществ из материнского растения, и таким образом проросток, получая соли и органические вещества, постепенно приспособляется к засолению, приобретая высокую солеустойчивость. Характерны распределение хлора в отдельных органах материнского растения и проростка и большая устойчивость проростков к солям по сравнению с частями цветка и плодом. Приобретение высокой устойчивости к засолению на материнском растении чрезвычайно важно для проростка. Отрываясь от материнского растения, проросток сразу же попадает в условия очень высокого засоления, которое он переносит легко благодаря прошедшему в начале его онтогенеза приспособлению к засолению. Сказанное можно проиллюстрировать следующими данными. Содержание хлора в различных частях растения (в % на сухой вес) у *Rhizophora apiculata* составляло: лист — 3,03, цветочная почка и проросший плод — 2,79; у *Rhizophora mucronata*: лист — 3,42 и непроросший плод — 1,86. Легко видеть, что содержание хлора по сравнению с листом резко падает в частях цветка и образовавшемся плоде и опять возрастает в проростке, прорастающем на материнском растении.

Устойчивость клеток эпидермиса устанавливалась сравнительным методом определения солеустойчивости путем выдерживания срезов растения в концентрированном растворе хлористого натрия (Генкель, 1950). Число клеток, оставшихся живыми после выдерживания срезов в солевом растворе, показывает степень солеустойчивости растения. Как видно из данных табл. 14, солеустойчивость клеток листа значительно выше, чем солеустойчивость клеток чашелистиков. Солеустойчивость клеток

Солеустойчивость клеток эпидермиса растений мангров к 1,5 М раствору хлористого натрия (число живых клеток в %) (по Генкелю, Фан И-сунь, 1958)

Часть растения	Растения		
	<i>Bruguiera conjugata</i>	<i>Kandelia candel</i>	
	продолжительность опыта		
	10 ч	18 ч	3 ч .
Лист	28,5	28,0	90,0
Основание чашечки	27,5	14,0	—
Чашелистик	—	6,6	34,0
Проросток на материнском растении . . .	36,0	30,0	79,0

проростков близка к солеустойчивости листа материнского растения.

Наличие процесса приспособления проростка к засолению на материнском растении свидетельствует о происхождении растений мангров от гликофитных форм. На это же указывает и способность большинства из них к росту и развитию на незасоленном субстрате.

Растения мангров, у которых нет вивипарии, все же имеют более развитый зародыш в семени по сравнению с другими видами. Очевидно, у этих форм процесс приспособления происходит внутри семени без его прорастания на материнском растении.

У видов *Avicennia* и *Aegiceras* наблюдается своеобразная форма вивипарии, прорастание происходит внутри плода. Таким образом, здесь имеется переход от прорастающих внутри плода форм, т. е. от криптовивипарии, к настоящей вивипарии с образованием проростка на материнском растении (Генкель, 1962).

Подводя некоторые итоги изложенному выше, следует подчеркнуть, насколько изучение процесса адаптации в его онтогенетическом аспекте важно для понимания не только тех изменений, которые проходят на протяжении жизненного цикла, но и эволюционных связей изучаемых групп растений.

Необходимо иметь в виду, что специфическая реакция связана с неспецифической реакцией или даже реакциями, которые чаще всего не зависят от внешних условий. Рассмотренный выше пример с весенними растениями, обладающими высокой жароустойчивостью, а также наблюдение В. Я. Александрова о повышении теплоустойчивости у некоторых растений в зимнее время как раз и свидетельствуют в пользу приводимых заключений.

Защитно-приспособительные реакции, возникающие под влиянием измененных условий существования, дают возможность исследователю изменять ряд качеств и свойств растений в их онтогенезе.

Идя этим путем, удалось значительно повысить устойчивость молодых пластичных растений (наклюнувшиеся или набухшие

семена) по отношению к засухе, повысить солеустойчивость (хлоридо-, сульфато- и содоустойчивость), холодоустойчивость растений.

Приведем несколько примеров. Исходя из мичуринского принципа высокой пластичности растения в молодом возрасте и наличия ответной реакции растения на изменяющиеся условия внешней среды, был разработан метод предпосевного закаливания растения против засухи (Генкель, 1946). Наклюнувшиеся семена подвергаются обезвоживанию (подсушиванию), при этом происходит глубокая физиологическая перестройка растения в связи с развивающимися активными защитно-приспособительными реакциями. В результате получаются значительно более засухоустойчивые и более урожайные, в засушливых условиях растения по сравнению с растениями, не прошедшими процесса закаливания.

Под влиянием кратковременного воздействия гипертонического раствора хлористого натрия на набухшие семена хлопчатника и других культур происходит заметное повышение урожайности растений и их устойчивости к хлоридам. Однако для почв с преобладанием сульфатного засоления такой метод не дает желаемого эффекта и для получения повышения сульфатостойчивости и урожайности растений следует уже воздействовать не гипертоническим, а слабым 0,2%-ным раствором сернокислого магния (Генкель, 1960). Влияя на семена 0,25%-ным раствором аммиачной селитры, Х. Х. Енилеев (1955) значительно повышал холодоустойчивость и продуктивность хлопчатника, а А. Е. Воронова (1953) достигала такого же эффекта воздействием переменных температур (семена выдерживались 12 ч в сутки при 12° С и 12 ч при 0 или 1° С). Воронова и другие авторы получали весьма благоприятные результаты при применении этого метода к ряду теплолюбивых растений (огурцы, томаты, дыни, кукуруза и др.).

Из всего изложенного выше следует, что нет не только какой-то единой общей устойчивости, но даже нет единой засухо- и солеустойчивости. Среди культурных засухоустойчивых растений обнаруживаются по крайней мере три группы: 1) жароустойчивые растения, хорошо выдерживающие перегрев; 2) засухоустойчивые в узком смысле, хорошо переносящие обезвоживание, и 3) засухоустойчивые в широком смысле, хорошо выносящие как перегрев, так и обезвоживание.

Среди ксерофитов существует еще большее число различных групп, имеющих неодинаковые приспособления для переживания засушливого периода года. Галофиты обнаруживают по крайней мере четыре группы, но фактически их, очевидно, значительно больше.

Возможность повышения различных видов устойчивости растений в онтогенезе открывает широкие перспективы для закрепления этих свойств в последующих поколениях, т. е. в филогенезе, и это даст, несомненно, богатый материал для дальнейшей селекции нужных форм устойчивости. Подчеркнем, что познание адапта-

ционного процесса позволило разработать прямые лабораторные методы определения засухоустойчивости растений (Генкель, 1956).

Вскрытие своеобразия и специфичности реакций растения на окружающие условия приводит к возможности диагностирования и повышения различных видов устойчивости.

В настоящее время разработан ряд методов для повышения солеустойчивости, засухоустойчивости и холодоустойчивости растений; предложены способы контроля над морозоустойчивостью, что позволяет использовать те или иные агротехнические приемы для повышения морозоустойчивости растения.

Совершенно очевидно, что использование методов повышения различных форм устойчивости в сочетании с отбором и скрещиванием может оказать существенное влияние на создание устойчивых к засухе, засолению и морозу сортов сельскохозяйственных растений.

Пути развития физиологии устойчивости лежат в направлении установления специфичности и многообразия ответных реакций клеток и целого растения к изменяющимся в сезоне условиям среды и особенно при резком изменении условий существования.

Подытоживая рассмотренный материал, мы неизбежно приходим к выводу о следующих основных путях развития физиологии устойчивости растений.

1. Основной задачей физиологии устойчивости является изучение адаптации растения в онтогенезе к сезонному ритму и к перемене условий существования. Вскрытие адаптационных изменений приводит к пониманию не только онтогенетических связей организма с окружающей средой, но и знакомит с противоречивыми процессами приспособления растений в аспекте филогенеза.

2. Изучение адаптационных изменений должно идти в направлении установления взаимосвязи между обменом веществ, коллоидно-химическими свойствами и субмикроскопической структурой протоплазмы и органоидов клетки.

3. Любой тип устойчивости растения формируется, как свойство в процессе онтогенеза, под влиянием условий среды, на основе всей филогении данного вида или целой группы форм.

4. Одной из основных задач физиологии устойчивости является изучение качественного своеобразия физиолого-биохимических процессов, обуславливающих различные типы устойчивости, что и приводит к возможности диагностирования и повышения устойчивости растений в онтогенезе.

5. Высокая пластичность растений в молодом возрасте позволяет детерминировать ряд свойств организма, способствующих в течение последующих этапов онтогенетического развития лучше переносить неблагоприятные условия (закаливание против засухи, солевое закаливание, закаливание к холоду и т. д.). Предпосевное закаливание влияет не только на данное поколение, но сказывается и на нескольких последующих генерациях, что может быть, несомненно, использовано в семеноводстве и селекции.

Основные теоретические положения, вытекающие из экспериментальных исследований физиологии устойчивости, могут быть использованы в сельском хозяйстве для диагностики и повышения различных видов устойчивости и урожайности культурных растений в неблагоприятных для них условиях существования.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Я. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4, 10. Л., Изд-во АН СССР, 1955; Бот. ж., 1956, 41, 7. Александров В. Я., Лютова М. Н. и Фельдман Н. Л. Цитология, 1959, 1, 6. Александров В. Я. и Фельдман Н. Л. Бот. ж., 1958, 43, 2. Баданова К. А. ДАН СССР, 1957, 116, 6. Великов П. С. и Кириллова Т. В. Изв. ТСХА, биол., 1959, 6 (31). Бухарин П. Д. Физиол. раст., 1958, 5, 2. Воробьев С. И. Хозяйство, 1915, 47—48. Воронова А. Е. Закалка семян и рассады теплолюбивых овоще-бахчевых культур. М., Изд-во МСХ СССР, 1953. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; «Сб., посв. памяти Д. Н. Прянишникова». М., Изд-во АН СССР, 1950; Сб. «Проблемы бот.». М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950а; «Тимирязевские чтения», XII. М., Изд-во АН СССР, 1954; Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. М., Изд-во АН СССР, 1956; Сб. «Вопр. естествозн. и техн.», 8. М., Изд-во АН СССР, 1959; Изв. АН СССР, сер. биол., 1960, 4; Сб. «Физиология древесных растений». М., Изд-во АН СССР, 1962. Генкель П. А. и Баданова К. А. Физиол. раст., 1956, 3. Генкель П. А. и Кобылин А. А. ДАН СССР, нов. сер., 1935, 6—7. Генкель П. А. и Фан И-сунь. Acta Bot. Sinica, 1958, 2. Дарвин Ч. Собр. соч., т. 3. М., Изд-во АН СССР, 1939. Енилеев Х. Х. Холодостойкость хлопчатника и пути ее повышения. Ташкент, 1955. Келлер Б. А. Вестн. опытного дела, 1921, 1—2. Воронеж; Тр. Лаб. эволюц. морфол. и экол. АН СССР, 1. М., Изд-во АН СССР, 1940. Кушниренко М. Д. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Максимов Н. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1929, 21, 1. Насонов Д. Н. и Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Сабинин Д. А. Физиологические основы питания растений. М., Изд-во АН СССР, 1955. Сатарова Н. А. и Улыбина Г. И. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Сергеев Л. И. Усп. совр. биол., 1939, 11, 1; Выносливость растений. М., «Советская наука», 1953. Строгонов Б. П. Растения и засоленные почвы. М., Изд-во АН СССР, 1958; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960; Физиологические основы солеустойчивости растений при разнокачественном засолении почвы. М., Изд-во АН СССР, 1962. Тювин М. Г. Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 11. Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.

Andersson G. Gas Change and frost hardening studies in winter cereals. Lund, 1944. Biebl R. Sitzb. Akad. Wiss. Wien, Math.—Naturw. Kl., Abt. I, 1947; 5; Protoplasma, 1949, 39; 1952, 41; Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen Wien, 1962. Bogen H. J. Planta, 1948, 36. Fuchs W. H. Forschungsdienst, 1936, 2. Fuchs W. H. u. Rosenstiel K. Roemer-Rudorfs Handb. der Pflanzzücht. Bd. I. Berlin, 1938—1939. Halket A. C. Ann. Bot., 1915, 29. Levitt J. Rev. Plant. Physiol., 1951, 2. Northern H. Bot. Gaz., 1939, 100, 3; Biodynamica, 1940, 3, 58. Northern H. a. Northern R. Protoplasma, 1938, 31, 2. Sapper Isolda. Planta, 1935, 23, 4. Scarth G. W. Plant Physiol., 1941, 16. Schratz E. Jahrb. Wiss. Bot., 1934, 80, 1; Planta, 1948, 35. Sergeijew L. I. u. Lebedew A. M. Planta, 1936, 25, 1. Stocker O. Handb. Pflanzenphysiol., 1956, 2, 3. Stocker O. u. Ross H. Naturwiss., 1956, 43. Stolfelt M. G. Handb. der Pflanzenphysiol., 1956, 2. Virgin H. I. Nature, 1950, 166.

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРНЫХ УСЛОВИЙ НА РАСТЕНИЯ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Температурные границы активной жизнедеятельности организмов сравнительно очень узки. Они колеблются для большинства организмов примерно от 1 до 45° С. При температурах ниже нуля активная жизнедеятельность для большого числа растений еще вполне возможна и может происходить в таких средах, как морская вода, которая, как известно, замерзает при температурах ниже нуля, и у наземных растений целый ряд активных процессов протекает при температурах ниже нуля. Однако где-то около —10° С большинство физиологических процессов начинают идти крайне замедленно. Так, например, по данным А. В. Рязанцева (1950), вода перестает передвигаться по стеблю растения при температуре около —7, —8° С.

Гораздо шире температурные границы переживания неблагоприятных условий в покоящемся состоянии. Многие сухие семена могут выносить температуры до 100° С в течение ряда часов. Возможность переносить низкие температуры у семян почти безгранична (Весquegel, 1925). Практически они переносят температуру, близкую к температуре абсолютного нуля.

Так, применяя предварительное охлаждение ветки шелковицы, оказалось возможным получить необыкновенно высокую ее морозоустойчивость (растения выносили температуру жидкого азота) (Sakai, 1956, 1960). Используя прием ступенчатого закаливания, И. И. Туманов и О. А. Красавцев (1959) подвергали ветки черной смородины влиянию температуры до —180° С без какого то ни было повреждения растения. Наиболее высокие температуры в покоящемся состоянии выдерживают бактериальные организмы. Споры некоторых видов бактерий переносят многочасовое нагревание до 100° С. Например, споры *Bacillus subtilis* (сенная палочка) устойчивы к температуре 100° С в течение трех часов, споры некоторых других видов (*Bacillus ellenbachensis*) выдерживают 100° С лишь 2,5 мин.

Среди бактериальных организмов существуют особые термофильные формы, для которых температурным максимумом является 70—80° С, а оптимумом 50—65° С. При 28—30° С, т. е. при обычной для большинства бактерий оптимальной температуре, они не размножаются. Имеются термофилы и среди синезеленых организмов, которые часто населяют горячие источники, где температура держится на уровне примерно 60—70° С.

Среди высших растений настоящих термофильных форм нет. В какой-то мере к ним могут быть причислены некоторые представители тропической флоры, не выдерживающие понижения температуры воздуха ниже 10° С. Однако настоящими термофилами их все же назвать нельзя, так как оптимум их развития лежит примерно при тех же температурах, что и у обычных форм. Среди высших растений скорее можно говорить о термотолерантных формах, способных переносить сравнительно высокие температуры. К таким формам, несомненно, относятся крайне устойчивые к повышенной температуры тела суккулентные формы. Особенно жароустойчивы многочисленные представители семейства кактусов.

Однако, несмотря на существование таких крайних форм, как термофилы, наиболее благоприятными температурами для жизни большинства низших и высших наземных организмов будут температуры порядка 15—30° С. Для большинства морских форм эта граница лежит несколько ниже.

Наиболее обстоятельные сведения о влиянии температуры на организм в свое время были приведены Белерадеком (Belehradek, 1935), затем Левитом (Levitt, 1951) и в настоящее время в монографии Библа (Biebl, 1962).

ЖАРОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Влияние повышенных температур на растительные организмы привлекало внимание исследователей еще в 70-х годах прошлого столетия. Так, Кюне¹ (Kühne, 1864) наблюдал обратимую термическую коагуляцию протоплазмы в волосках тычинок у *Tradescantia virginica* при температуре 40—45° С. Сакс (Sachs, 1864) установил температурный максимум, указав, что большинство растений не выдерживают температуры в 51° С свыше 10 мин, однако воздействие температуры в 49—50° С растение переносит в течение у же более продолжительного времени.

Де-Фриз (De Vries, 1871) получил аналогичные данные и указал на увеличение устойчивости к повышенным температурам у плазмолизированных клеток. Однако Дёринг (Döhring, 1932) не подтвердил подмеченной де-Фризом закономерности и отметил повышенную устойчивость плазмолизированных клеток только у яйцеклеток водоросли *Fucus*. Вопросом о влиянии повышенных

¹ Цит. по: Д. Н. Насонов и В. Я. Александров. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.

температур на растение занимались также и другие авторы (Lepeschkin, 1912; Ayres, 1916; Collander, 1924).

В дальнейшем выяснилось, что для большинства объектов способность выносить повышенные температуры оказалась несколько ниже, чем указывал Сакс. Например, было показано, что картофель повреждается после часового пребывания при температуре 42,5° С (Lundegårdh, 1924). обстоятельное исследование жароустойчивости растений на большом материале из разных экологических групп проведено Заппер (Sapper, 1935). Автор выращивала растения в вегетационных сосудах из семян или пересаживала их из природной обстановки. Испытание проводилось в специальных термостатах на свету и в теплице в сухой атмосфере или в атмосфере, насыщенной парами воды. В большинстве опытов применялась получасовая экспозиция, в некоторых случаях эксперименты длились в течение нескольких дней. Водные растения нагревались в сосудах с водой. После воздействия растения переносились в вегетационный домик. Оценка результатов опытов производилась по пятибалльной шкале. Повреждения изучались микроскопически, в сомнительных случаях применялось плазмолизирование клеток.

Изученные растения по степени жароустойчивости (температурный максимум ¹), были разбиты на шесть групп.

1. Теневые растения — кислица *Oxalis acetosella*, бальзамин *Impatiens parviflora* и др. — с низким температурным максимумом 40,5—42,5° С.

2. Водные растения с еще более низким температурным максимумом 38,5°С — *Helodea callitrichoides* и 41,5°С — *Vallisneria*.

3. Растения, растущие в несколько затененных местах — гравилат *Geum urbanum*, чистотел *Chelidonium majus*, некоторые папоротники *Asplenium viride* — имели температурный порог в 45—46° С.

4. Растения солнечных и сухих местообитаний — виды гвоздик *Dianthus*, коровяк *Verbascum thapsus* и др. — с температурным максимумом до 48° С.

5. Более мезоморфные растения, у которых обнаружено разнообразие температурных максимумов: 49,5 и 47° С — паслен черный *Solanum nigrum* и дурман *Datura stramonium* и 44—45° С — куколь *Agrostemma githago*.

6. Суккуленты имели наивысший температурный порог: очиток *Sedum* 48,5—50° С, другие виды 50° С, но не выше 54° С.

Автор приходит к выводу о наличии определенной зависимости между местообитанием растения и его жароустойчивостью. Чем суше местообитание, тем выше температурный максимум, т. е. тем больше жароустойчивость растения.

Несомненный интерес представляют данные автора по изучению влияния различных факторов на жароустойчивость растений. Было установлено, что концентрация кислорода не оказывает за-

¹ Максимальные температуры по Заппер — это температуры, при которых еще не происходит повреждения и гибели растения.

метного действия на жароустойчивость; небольшое голодание не сказывается на жароустойчивости, но длительное голодание ее резко снижает. Этиоляция в некоторых случаях влияет положительно на жароустойчивость. Различные удобрения, как указывает автор, снижают жароустойчивость растений.

Значительный интерес в исследовании Заппер представляют данные о повышении жароустойчивости растений. Так, выдержанное при 25—30° С растение *Helodea* повышало жароустойчивость. На растении *Eranthis* было показано, что выдерживание его в течение двух дней при температуре —4° С повышает жароустойчивость по сравнению с растением, содержавшимся при температуре 10—15° С. Повышение жароустойчивости оказалось возможным получить путем снижения оводненности растений у сравнительно большого числа форм.

Определенной связи между величиной осмотического давления и жароустойчивостью обнаружено не было. Основным выводом автора является утверждение, что жароустойчивость связана со специфической структурой протоплазмы, и это свойство растения меняется в связи с изменениями физических свойств протоплазмы.

Несмотря на ряд противоречий, встречающихся в приведенной работе (например, отрицание возможности закаливания растений при выдерживании их при повышенных температурах, хотя это и было обнаружено автором в опытах с элодеей), она представляет значительный интерес.

Следует отметить, что в этом исследовании, проведенном в широком плане, почти совсем не затронут вопрос о причинах, обуславливающих повышенную жароустойчивость растений. Ссылка автора на специфическую структуру протоплазмы носит слишком общий характер.

Т. А. Красносельская и А. Х. Таги-Заде (1939) показали, что пшеница, горох и нут температурное воздействие в 45°С выдерживают несколько часов, а при воздействии 50° С у этих растений уже через полчаса наблюдаются повреждения. Под действием высокой температуры у растений образуются видимые повреждения, которые обнаруживаются, однако, не сразу, а через определенный промежуток времени, обычно через сутки или даже двое суток после перенесенного перегрева. При менее сильных повреждениях морфологических изменений может не наблюдаться, но все-таки в клетках происходят нарушения, которые сказываются на всей дальнейшей жизнедеятельности растений и на его продуктивности. Влияние высокой температуры приводит к образованию желтых или бурых пятен на растении, которые получили название запала. Явление запала наблюдалось у самых разнообразных растений как дикорастущих, так и культурных (Красносельская-Максимова, 1931; Красносельская-Максимова и Кондо, 1933; Генкель, 1946); в иностранной литературе это явление было описано под названием scorch (запал) для цитрусовых пород Калифорнии (Reed a. Bartholomey, 1930).

Особенно легко запаривается у растений, жароустойчивость которых основывается на высокой интенсивности транспирации. Из дикорастущих ксерофитов высокая интенсивность транспирации, защищающая растения от перегрева, характерна для гемиксерофитов (см. стр. 221), а из культурных растений — к близким по своей природе к гемиксерофитам (например, арбуз). Н. А. Хлебникова (1934) отметила в группе тыквенных растений наличие двух типов жароустойчивости. Растению тыкве свойственна истинная жароустойчивость, связанная с физиолого-биохимическими особенностями ее протоплазмы. Тыква сравнительно легко выдерживает перегрев тканей. Арбуз относится как раз к растениям, не отличающимся высокой протоплазматической жароустойчивостью, и переносит высокую температуру благодаря проникающей глубоко в почву корневой системе, обеспечивающей бесперебойное снабжение растения водой и снижение температуры благодаря интенсивной транспирации. Очень многие культурные растения защищают себя от перегрева именно этим путем. Так, по данным А. Н. Новоселовой (1954), а также П. Д. Бухарина (1958), пшеница имеет обычно температуру листьев на $1-2^{\circ}\text{C}$ ниже окружающего воздуха. В то же время у такого жароустойчивого растения, как кукуруза, температура листьев почти всегда на $1-3^{\circ}\text{C}$ выше температуры окружающего воздуха. У подсолнечника (сорт 8281) температура листьев обычно на $0,8-1,6^{\circ}\text{C}$ ниже температуры воздуха. Снижая интенсивность транспирации заворачиванием листьев в целофановые конверты и подрезанием жилок, Бухарин вызывал образование пятен запаривания на листьях подсолнечника и не мог их вызвать у кукурузы.

П. А. Генкель (1946) легко получал искусственно запаривание у гемиксерофитов и не смог вызвать его образование у эвксерофитов. У гемиксерофитов им наблюдался и естественный запаривание как результат влияния суховея.

По наблюдениям А. Ф. Клешина (1951), листья растений, содержащие большее количество воды, нагреваются сильнее. Данные табл. 15 показывают, что в природной обстановке подобная закономерность в ряде случаев действительно имеет место.

Однако у кукурузы и особенно костяники *Rubus saxatilis* наблюдались значительные перегревы листьев при более низком содержании воды на единицу площади листьев. Таким образом, отмеченная выше корреляция между содержанием воды на единицу площади листа и его температурой, по-видимому, характерна для растений с той или иной степенью суккулентности листьев. Н. Г. Васильева (1957) отметила увеличение жароустойчивости при культивировании растений на почве с меньшей влажностью. Повреждения протоплазмы хорошо выражены в повышении ее проницаемости. Особую категорию повреждений у растений от действия повышенной температуры представляют припочвенные ожоги, встречаемые у проростков. Впервые такие ожоги были описаны Негером (Néger, 1915) у проростков сосны, затем А. А. Кобы-

Содержание воды и температура листьев растений
(по Бухарину, 1958)

Растения	Температура воздуха, °С	Содержание воды, г на 1 дм ²	Интенсивность транспирации, г за 1 ч на 1 дм ²	Разница в температуре листьев и воздуха, °С
Подсолнечник (листья) . . .	29,1—29,6	1,57	1,12	—1,2
Подсолнечник (листья семя- дольные)	29,7—31,2	4,84	0,38	2,1 до 2,8
Молочай	30,7—31,6	3,84	0,95	2,6 до 3,1
Осот	30,9—31,4	3,21	1,24	1,6 до 2,3

линым (1937) у проростков овса сорта Победа на Троицком лесостепном заповеднике Челябинской области. Температура воздуха в это время была 28° С, а температура почвы 46° С. Автор наблюдал полегание проростков, вызванное припочвенными ожогами; такие проростки были им названы «высохшие перекручины».

П. Д. Бухарин (1958) наблюдал припочвенные ожоги на полях колхоза «Заветы Ленина» Шадринского района Курганской области в начале июня 1955 г. у пшеницы Лютесценс 758. Температура почвы в этот период достигала 58,5° С. Характерным признаком припочвенных ожогов являлось образование поперечных перехватов в местах соприкосновения растений с почвой. Ожоги имели вид светло-желтых полос (перехватов); по мере роста растений эти полосы оказывались над поверхностью почвы. Растения в местах ожогов перегибались, как бы переламывались, и создавалось впечатление, что поле повреждено каким-то вредителем. Тщательное изучение этого явления привело П. Д. Бухарина к выводу, что у пшеницы припочвенные ожоги начинают появляться при температурах почвы от 50 до 53° С, а при температуре почвы свыше 54,5° С наблюдаются сильные ожоги. Незначительные припочвенные ожоги вызывают частичное повреждение клеток, глубокие ожоги приводят к их отмиранию.

Рассмотрим физиологические методы определения жароустойчивости у растений. Из прямых лабораторных методов определения жароустойчивости можно указать следующие: 1) метод Ф. Ф. Мацкова (1936); 2) метод температурного порога коагуляции белков протоплазмы (Генкель и Цветкова, 1950); 3) определение жароустойчивости по остановке движения протоплазмы (Александров, 1955); 4) по выходу электролитов после нагревания (Беликов и Кириллова, 1959).

Метод Ф. Ф. Мацкова разработан применительно к пшеницам. Автор отмечает, что он пригоден для культур, обладающих нейтральной реакцией клеточного сока. Этот метод был испытан на пшенице, подсолнечнике и других растениях (Генкель с сотрудниками, 1956). Для определения жароустойчивости клеток и тка-

ней берут лист растения и выдерживают его на водяной бане при определенной температуре в течение 10 мин, затем лист вынимают и опускают на несколько минут в холодную воду, после чего погружают в децинормальный раствор соляной или азотной кислоты. Чем сильнее поврежден лист действием высокой температуры, тем скорее и в большем числе появляются на нем бурые пятна от образовавшегося феофитина вследствие проникновения кислоты внутрь тканей. Время появления пятен и их число за единицу времени служат критерием большей или меньшей жароустойчивости клеток.

Метод определения температурного порога коагуляции протоплазмы дает несколько более объективные величины. Первоначально устанавливают температуру, при которой происходит гибель всех клеток срезов, выдержанных на водяной бане в течение 10 мин, затем срезы растения после нагревания плазмолизируют в молярном растворе сахарозы. Отсутствие плазмолиза в препарате указывает на гибель клеток. Этот метод, однако, дает хорошие результаты лишь в том случае, если у растений имеется резкая разница по жароустойчивости. В большинстве случаев эта разница колеблется от 1 до 3° С.

Как известно, из высших растений наиболее жароустойчивыми являются суккуленты. Причины, обуславливающие такую большую устойчивость суккулентов к действию высокой температуры, следует искать в своеобразии этой группы, особенно стеблевых суккулентов — кактусов. Последние представляют собой одну из групп суккулентных растений, запасующих воду в дождливое время года и медленно ее расходующих в засушливый период. Растущие в пустынях и полупустынях Северной и Центральной Америки кактусы два раза в году (в условиях Аризонской пустыни) запасают воду. В это время их поверхностная широко распространяющаяся корневая система поглощает воду, которая в большом количестве связывается коллоидами протоплазмы и клеточного сока, в частности пентозанами. Гораздо меньшие количества воды связываются осмотическим путем, так как осмотическое давление у кактусов сравнительно невысокое.

Из данных табл. 16 видно, каких высоких величин достигает содержание связанной воды у суккулентов по сравнению с мезофитами.

В связи с малым содержанием свободной воды кактусы отличаются пониженным обменом. Многие исследователи отмечают, что за ночь в результате неполного окисления углеводов у кактусов накапливается значительное количество органических кислот. Этому также способствует и плохая проветриваемость их тканей (погруженные и редко расположенные устьица, толстая кутикула, большая толщина стебля). Таким образом, в засушливый период кактус представляет собой довольно инертный организм с медленно идущим обменом веществ, с большим количеством связанной воды. Термотолерантность кактусов, несомненно, обусловлена

Таблица 16

Содержание связанной воды у мезофитов (*Rudbeckia bicolor*, *Triticum vulgare*) и у суккулентов (по Генкелю и Марголиной, 1948)

Растения	Вода, %		
	связанная	свободная	общая
<i>Rudbeckia bicolor</i>	8,8	75,1	83,9
<i>Triticum vulgare</i>	30,2	53,2	83,4
<i>Opuntia</i> sp.	67,7	26,2	93,9
<i>Mamillaria Wildii</i>	58,6	39,5	98,1
Другие суккуленты:			
<i>Aloe</i> sp.	70,0	25,0	95,0
<i>Sedum acre</i>	56,0	36,0	92,2

еще одним признаком — высокой гидрофильной вязкостью протоплазмы. Повышенная вязкость протоплазмы весьма характерна для суккулентных растений (особенно кактусов) (табл. 17).

Приведенные данные по вязкости протоплазмы и содержанию связанной воды в значительной мере объясняют физико-химическую сторону устойчивости суккулентов к повышенным температурам. На значение повышения содержания связанной воды у других объектов, указывают данные Христоферсена и Прехта (Christophersen u. Precht, 1953).

Таблица 17

Сравнительное определение вязкости протоплазмы у мезофита *Vicia faba* и суккулентов (метод центрифугирования) (по Генкелю и Марголиной, 1948)

Растения	Число оборотов центрифуги, мин	Время смещения хлоропластов, мин
<i>Vicia faba</i>	1500	4
Кактусы :		
<i>Opuntia</i> sp.	3000	15
<i>Cereus peruvianus</i>	3000	15
<i>Epiphyllum truncatum</i>	3000	15
<i>Mamillaria Wildii</i>	3000	20
<i>Mamillaria gracilis</i>	3000	20
Другие суккуленты:		
<i>Aloe</i> sp.	3000	15
<i>Echeveria desmetiana</i>	3000	15
<i>Crassula euphorbioides</i>	3000	15

В отношении температуры суккулентов первые наблюдения были сделаны Аскенази (Askenazy, 1875) в Гейдельбергском ботаническом саду с розетками суккулентного растения *Sempervivum*. По его данным, розетки *Sempervivum* имели, в ясный солнечный день температуру в 52°C , в то время как все остальные растения нагревались лишь до 35°C . Мак-Ги (Mc Gee, 1916) наблюдал в Аризоне у кактуса *Opuntia blakeana* температуру 55°C ; позже у *Opuntia* в природных условиях Аризоны была отмечена температура, достигавшая 65°C . Губер (Huber, 1935) в опытах, проведенных во Фрейбурге с агавами, опунциями и розетками *Sempervivum*, наблюдал максимальную температуру в 63°C ; средняя температура в побегах *Opuntia* колебалась от $40,4$ до $59,0^{\circ}\text{C}$, превышая температуру окружающего воздуха на 24 — 34°C . Мак-Дугл (Mac Dougal, 1922) констатировал у *Opuntia* температуру в $58,3^{\circ}\text{C}$. В другой работе (Mac Dougal a. Working, 1921) он показал, что отдельные части *Opuntia*, искусственно нагретые до $58,0^{\circ}\text{C}$, еще продолжали свой рост.

Таким образом, высокая жароустойчивость суккулентов, их способность переносить без повреждений температуру в 50 , 60°C является твердо установленным фактом.

В то же время ни в одной из приведенных работ не был рассмотрен вопрос о причинах устойчивости суккулентов к высокой температуре. Возвращаясь к причинам устойчивости суккулентов, обратимся к непосредственным доказательствам того, что повышенная вязкость и наличие связанной воды действительно влекут за собой повышение температурного порога коагуляции протоплазмы. Подобное доказательство было дано в работах П. А. Генкеля и И. В. Цветковой (1950, 1955).

Холодный (Cholodny, 1924, 1933) установил влияние солей кальция на повышение вязкости протоплазмы¹. Генкель и Цветкова погружали срезы растений, в том числе и суккулентов, в раствор хлористого кальция на несколько часов. Затем срезы подвергались нагреванию на водяной бане в течение 10 мин. В дальнейшем путем плазмоллиза в растворе сахарозы определялось число живых клеток. Температура, при которой в течение десяти минут погибали все клетки, условно считалась температурным порогом коагуляции белков протоплазмы.

Из данных табл. 18 видно, что чем выше вязкость протоплазмы, тем выше и температура коагуляции белков протоплазмы. В то же время не наблюдается прямой зависимости между концентрацией хлористого кальция и вязкостью протоплазмы. Всего сильнее вязкость протоплазмы повышалась под влиянием наиболее низкой концентрации хлористого кальция ($1/40\text{ M}$).

Установленные для суккулентов закономерности могут быть с успехом отнесены и к другим группам ксерофитов и мезофитным

¹ Влияние солей на жароустойчивость клеток еще раньше изучал Како (Како, 1923, 1924, 1925).

Влияние растворов CaCl_2 на вязкость протоплазмы и коагуляцию белков протоплазмы у кактусов (по Генкелю и Цветковой, 1950)

Растения	Концентрация CaCl_2 , моль	Время плазмолиза	Температура коагуляции, °C
<i>Aloe arborescens</i>	контроль	2 ч 00 мин	70
	1/60	3 ч 00 мин	74
	1/50	3 ч 20 мин	78
	1/40	3 ч 05 мин	76
<i>Mamillaria</i> sp.	контроль	3 ч 00 мин	75
	1/60	4 ч 40 мин	79
	1/50	4 ч 40 мин	79
	1/40	5 ч 10 мин	81
<i>Echinopsis</i> sp.	контроль	3 ч 10 мин	76
	1/60	4 ч 40 мин	79
	1/50	5 ч 00 мин	81
	1/40	5 ч 30 мин	83

растениям. Боген (Bogen, 1948) повышал устойчивость клеток эпидермиса у растений путем их обработки раствором серноокислого магния. Если у мезофитного растения повысить вязкость протоплазмы воздействием солей кальция, то и у него будет также наблюдаться повышение жароустойчивости.

Так, например, под влиянием раствора хлористого кальция (1/40 М) у растений пшеницы повысилась вязкость протоплазмы с 30 до 50 мин (время плазмолиза), а температурный порог коагуляции — с 53 до 55° С. Таким образом, отмеченная для суккулентов закономерность, что повышение вязкости протоплазмы приводит к повышению жароустойчивости растений, оказывается общей для большинства экологических групп растительного мира.

Ранее уже было отмечено, что при повышении температуры окружающей среды в растениях начинают осуществляться защитно-приспособительные реакции, повышающие их устойчивость. Так, по данным П. Д. Бухарина (1958), при выдерживании растений пшеницы (Лютесценс 758) в течение двух часов в светлом термостате при различных температурах 30, 35, 40 и 43° С наблюдалась следующая картина. При 30° С происходило увеличение гидрофильной вязкости и повышение порога коагуляции белков протоплазмы на 1—2°С. При дальнейшем возрастании температуры начиная от 35° С, порог коагуляции начинал снижаться примерно на 2° С. Вязкость протоплазмы продолжала возрастать. Однако в данном случае возрастала, очевидно, не гидрофильная, а структурная вязкость протоплазмы, так как одновременно с возрастанием температуры снижалось количество гидрофильных коллоидов. Таким образом, сравнительно небольшое повышение температуры вызывает повышение жароустойчивости, а дальнейшее

повышение температуры обуславливает уже признаки угнетения и повреждения растения (рис. 14).

К. А. Баданова (1958, 1960) пришла к аналогичным выводам о повышении степени гидратации и гидрофильности протоплазмы, содержания связанной воды и понижении обмена после перенесенного растением сухова. Изучая влияние различных форм азотного питания на жароустойчивость махорки, Баданова (1958) установила повышение гидрофильной вязкости и эластичности протоплазмы при питании растения аммонийным азотом и снижение тех же свойств при нитратном питании.

Соответственно изменениям коллоиднохимических свойств протоплазмы при аммонийном питании жароустойчивость повышалась, а холодоустойчивость снижалась, при нитратном же питании эти признаки менялись в противоположном направлении. При нитратном питании количество органических кислот сильно возрастало, но это не влекло за собой повышения структурной вязкости протоплазмы, так как, очевидно, кислоты накапливались в клеточном соке, а не в протоплазме. При искусственном насыщении листьев органическими кислотами повышалась структурная вязкость протоплазмы и снижалась жароустойчивость. Засоление почвы также влечет за собой повышение структурной вязкости протоплазмы (Генкель и Баданова, 1959).

В исследовании жароустойчивости короткодневного растения *Kalanchoe blossfeldiana* была установлена интересная закономерность (Lange u. Schwemmler, 1960; Schwemmler u. Lange, 1959): короткий день не только способствует цветению, но и повышает жароустойчивость растения. Последняя определялась двумя путями — нагреванием в воде и нагреванием в камере. В том и другом случае получены сходные результаты. Авторы исследования отмечают, что на коротком дне возрастает суккулентность *Kalanchoe*, но в то же время они не ставят ее в прямую связь с жароустойчивостью, так как непосредственные опыты показали более раннее возрастание жароустойчивости по сравнению со степенью суккулентности. Таким образом, у цветущих экземпляров *Kalanchoe* Ланге и Швемлере обнаружили возрастание жароустойчивости. Ими же была установлена закономерность о наибольшей устойчивости самых молодых и выросших листьев; растущие листья оказываются наименее жароустойчивыми.

Однако в этой весьма обстоятельной работе отсутствует анализ причин, обуславливающих наблюдаемые явления. Авторы пола-

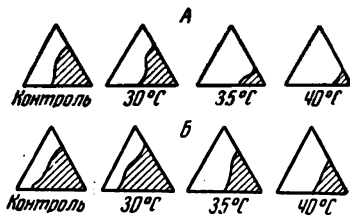


Рис. 14. Величина области полной коагуляции гидрофильных коллоидов листьев пшеницы Лютеценс 758 при высоких температурах. А — фаза всходов; Б — фаза колошения; заштрихованная часть — область полной коагуляции гидрофильных коллоидов

гают, что устойчивость к температуре падает с подъемом фотопериодической восприимчивости листьев. Можно предположить, что под влиянием короткого дня возрастает вязкость протоплазмы, а также количество связанной воды, и в связи с этим жароустойчивость растения повышается. В дальнейшем изменение физиологических свойств сказывается и на степени суккулентности.

Л. Г. Бреgetова (1960), используя метод диагностики жароустойчивости Александра по остановке движения протоплазмы, на примере двух экологически отличающихся друг от друга видов осок установила у них различия в жароустойчивости. Представитель высокогорных болот Таджикистана *Carex pseudofoetida* Kük. обладает большей теплоустойчивостью, чем эдификатор низкотравных полусаванн *Carex pachustilis* Gay. Температура коагуляции белков у первого вида колеблется в пределах от 45,7 до 47,1° С, а у второго — от 43,7 до 45,8° С. У обоих видов растений наблюдались сезонные колебания. Теплоустойчивость их с весны до осени возрастала в связи с повышением температуры воздуха и падением влажности почвы, однако к концу вегетации, очевидно в связи с возрастными особенностями исследованных растений, теплоустойчивость несколько понижалась.

Результаты, полученные Бреgetовой, противоречат утверждению В. Я. Александра (1955) о большей константности теплоустойчивости и ее очень близких величинах у различных видов. Эти данные свидетельствуют о наличии различий в теплоустойчивости растений и о изменении теплоустойчивости в связи с ходом онтогенеза и внешними условиями.

Помимо коллоидно-химических свойств протоплазмы жароустойчивость тесно связана и с обменом веществ. Мало интенсивный ход обмена способствует высокой жароустойчивости клеток. Однако наличие подобной коррелятивной связи еще ничего не говорит о самом механизме процесса.

Ряд исследователей считает основной причиной повреждения и гибели организмов от высокой температуры непосредственное ее влияние на белки протоплазмы, в результате которой происходит денатурация и следующая за ней необратимая коагуляция содержимого клетки (Насонов и Александров, 1940; Александров и др., 1958). В свое время Лепешкин (Lepeschkin, 1937) отмечал четыре этапа гибели клеток водоросли спирогиры от высокой температуры: 1) повышение проницаемости протоплазмы; 2) образование гранул в результате частичной коагуляции поверхностных слоев протоплазмы; 3) коагуляция хлоропластов; 4) коагуляция протоплазмы.

Наличие подобных этапов говорит о весьма сложном характере повреждений и гибели клеток от действия высокой температуры. Естественно, что многие исследователи уже давно пришли к выводу о том, что повреждение и гибель растений от перегрева происходят не в результате непосредственной коагуляции прото-

плазмы под влиянием высокой температуры, а за счет нарушения обмена веществ.

Такая точка зрения нашла наиболее обстоятельное экспериментальное обоснование в работах В. Ф. Альтергота (1936, 1937), который считает основой повреждения и гибели растений от действия высокой температуры происходящий распад белков с образованием аммиака; последний, являясь для растения ядовитым, и производит отравление растения. Точка зрения Альтергота получила дальнейшее развитие в исследованиях Н. С. Петина и Ю. Г. Молотковского (1956, 1957) и работах самого Альтергота (1960).

Альтергот приходит к выводу о глубоком нарушении обмена веществ при действии высоких температур: нарушается микроструктура протоплазмы, разрушается белково-липидный комплекс с выделением веществ липидного характера, разрушаются пластиды, белки распадаются с образованием промежуточных и конечных продуктов; дыхание происходит непродуктивно, освобождающаяся энергия идет не на синтетические процессы, а выделяется в виде тепла; образующийся аммиак не только сам влияет токсически на растение, но и увеличивает выделение тепла растением.

Н. А. Хлебникова (1937) считает, что высокие температуры ведут к гидролизу сложных белковых соединений и к накоплению аминокислот. Затем О. А. Зауралов и А. С. Кружилин (1951; Кружилин с сотрудниками, 1951) показали, что накопление небелкового азота и аммиака сопровождается понижением содержания белкового азота в жаркие часы дня у нежароустойчивых сортов капусты. На основании этих данных авторы связывают повреждение нежароустойчивых растений с нарушением обмена веществ, распадом белков и снижением водоудерживающей способности протоплазмы клеток.

И. Н. Андреевой и Е. Б. Курковой (1964, 1965) исследована сопряженность фосфорилирования и окисления у растений под влиянием высоких температур. Они изучали действие сушевого окислительного и фосфорилирующего активности митохондрий листьев кукурузы (четырёхнедельные растения). Растения подвергались пятичасовому сушею при 44—45° С, относительной влажности 25% и силе ветра 5—6 м/сек. Было изучено также окислительное фосфорилирование у митохондрий корешков проростков кукурузы. Действию повышенных температур (25, 30, 35 и 40° С) подвергались митохондрии, выделенные из корешков трехдневных проростков.

При действии повышенных температур (30—35° С) на митохондрии корней происходит снижение степени сопряженности окисления с фосфорилированием и полное разобщение сопряженности у растений при 40° С. Одновременно наблюдалось резкое возрастание активности аденозинтрифосфатазы митохондрий и

некоторое набухание митохондрий (по изменению оптической плотности).

Параллельно с биохимической активностью митохондрий исследовалась их ультраструктура. Последняя изучалась на срезах фракции митохондрий в электронном микроскопе УЭМВ-100. При 25°C митохондрии имели хорошо выраженную двойную ограничивающую мембрану и электронноплотный матрикс между кристами (рис. 15, А). При воздействии на суспензию митохондрий повышенной температурой ($35\text{--}40^{\circ}\text{C}$) большинство митохондрий имели расширенные интеркристные промежутки. Появляются митохондрии со светлыми полостями, образованны-

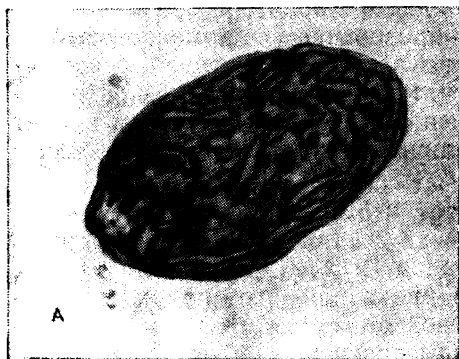


Рис. 15. Электронномикроскопическая картина суспензии митохондрий из корня кукурузы. А — при температуре $+25^{\circ}\text{C}$ (увеличение $\times 109\ 000$); Б — при температуре $+40^{\circ}\text{C}$ (увеличение $\times 95\ 000$)

ми отслоением наружной мембраны ограничивающей оболочки и смещением содержимого митохондрий к противоположной стороне. При воздействии температуры 40°C у всех митохондрий обнаруживалась измененная структура: часть их оказалась сильно вакуолизированной с отслоением наружной мембраны, другие имели резко сниженную электронную плотность матрикса и разрушенные кристы (см. рис. 15, Б). Такие митохондрии, по-видимому, теряют способность осуществлять фосфорилирование.

Приведенные исследования свидетельствуют о коррелятивном характере изменений биохимической активности и электронномикроскопической структуры митохондрий при температурных воздействиях.

Изучение ультраструктуры хлоропластов ряда растений (кукурузы, томатов и подсолнечника) при действии на них засухи показало, что если листья контрольных растений имеют хлоропласты с хорошо выраженными ламеллами и плотными гранами

(рис. 16, А), то при действии суховея в клетке обнаруживаются хлоропласты с разной степенью повреждения. У малоповрежденных хлоропластов наблюдается некоторое расслоение ламелл и резкое уменьшение электронной плотности гран. При большей степени повреждения хлоропласты разбухают, часть ламелл разрушается, часть — расслаивается с образованием вакуолеобразных промежутков. Граны хлоропластов становятся еще более электроннопрозрачными (рис. 16, Б). Так нарушается субмикроскопическое строение органоидов клетки под влиянием высокой температуры.

Н. А. Гусев (1957) также наблюдал понижение содержания общего азота и повышение небелкового азота у пшеницы Лютеценс 62 в жаркие часы дня; содержание органического фосфора также падало. Он приходит к выводу о снижении степени гидратации протоплазмы под влиянием повышенной температуры воздуха и делает заключение о значительном влиянии температуры на водный режим, обмен веществ и коллоиднохимические свойства протоплазмы (Гусев, 1959).

По мнению Н. С. Петина и Ю. Г. Молотковского (1956, 1957, 1961), основным защитным средством против аммиака является процесс дыхания. Под влиянием высоких температур у жароустойчивых растений снижается дыхательный коэффициент и происходит накопление органических кислот. Последние образуют с токсическим для растения аммиаком аммонийные соли. Кроме того, в это время происходит образование амидов (табл. 19).

Таблица 19

Изменение содержания органических кислот (в г яблочной кислоты на 100 г сухого веса) и амидов (в мг аспарагина на 100 г сухого веса) при воздействии высоких температур (по Петину и Молотковскому, 1961)

Растение	Температурное воздействие	Сумма органических кислот	Содержание амидов	Дыхательный коэффициент
Подсолнечник	контроль	6,3	526	1,0
	5 ч при 48°C	6,9	2965	0,9
Кукуруза	контроль	15,0	303	—
	5 ч при 50°C	13,4	946	—
Просо	контроль	5,8	192	1,0
	10 ч при 45°C	7,1	240	0,8
Арбуз	контроль	7,0	118	1,0
	3 ч при 45°C	9,6	109	0,9

Блокируя отдельные ферменты системы дыхания (KCN, арсенитом, NaF и др.), авторам удалось снизить образование органических кислот и этим уменьшить жароустойчивость растения. Для повышения жароустойчивости предложена внекорневая подкормка 0,05%-ным серноокислым цинком, под влиянием которого происходит сдвиг дыхания в сторону увеличения образования органиче-

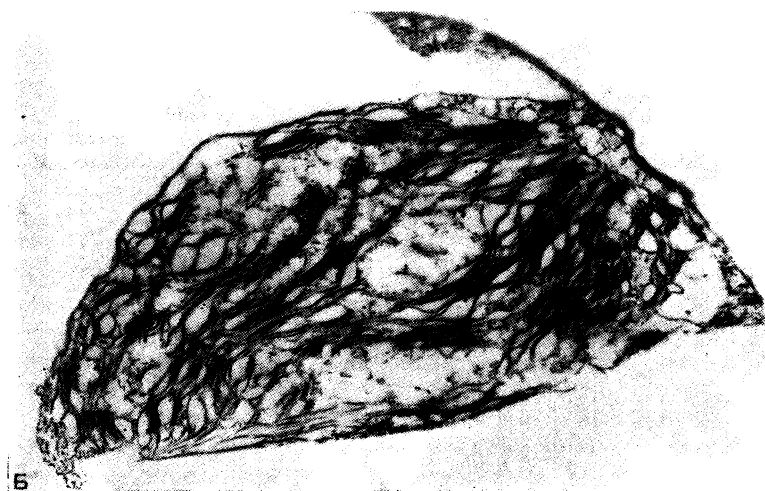
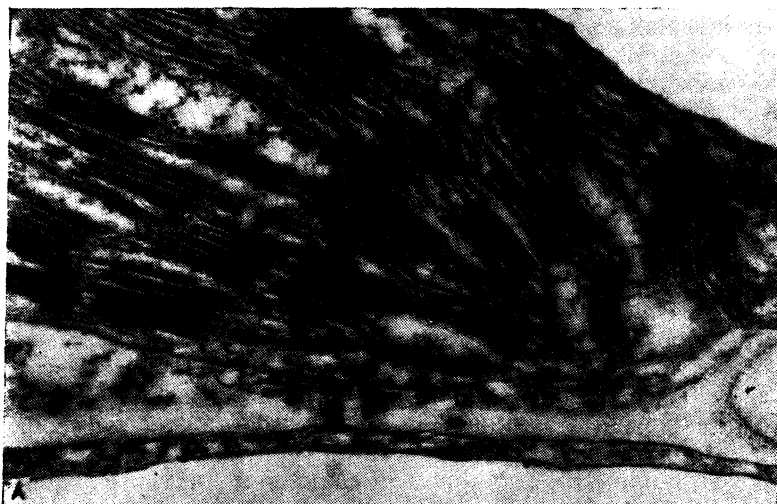


Рис. 16. Электронномикроскопическая картина хлоропластов из листа кукурузы. А — при температуре +25°С (увеличение $\times 49\,000$); Б — при температуре +44°С (увеличение $\times 35\,000$)

ских кислот и повышение жароустойчивости и урожайности. В одном из опытов наблюдалось повышение урожая арбузов; с 250 растений было собрано на контрольном участке 629 кг, а на опытном — 1005 кг плодов.

Следует отметить, что цинк не только влияет на дыхание, но и увеличивает гидрофильную вязкость протоплазмы, которая, как уже указывалось, является одним из факторов, повышающих жароустойчивость растений. Кроме того, установлено (Holden, Pigie, 1955), что активность рибонуклеазы снижается под влиянием ионов цинка, что также способствует синтезу белка. Наиболее существенным заключением авторов исследования можно считать их мнение, что особенно важным является большая репарационная способность жароустойчивых растений. Аналогичное представление было высказано в отношении устойчивости термофильных микроорганизмов (Gaughan, 1947).

Продолжая эту мысль дальше, следует подчеркнуть, что эти репарационные процессы в первую очередь связаны с синтезом белка, а не с синтезом амидов. Отсюда важно, чтобы дыхание шло наиболее продуктивно у растений под воздействием высокой температуры. Наибольшая продуктивность дыхания может достигаться, как на пути его увеличения, так и снижения. Из данных табл. 19 можно сделать вывод, что просо и кукуруза, наиболее жароустойчивые растения, гораздо слабее накапливают амиды, чем менее устойчивый подсолнечник. У арбуза даже снизилось содержание амидов, очевидно, в связи с тем, что это растение не является жароустойчивым, а снижение температуры его тела происходит за счет интенсивной транспирации в результате почти бесперебойного поглощения воды глубоко уходящей в почву корневой системой.

В свете изложенного становится более ясным значение мало интенсивного обмена у суккулентов, приводящего к накоплению промежуточных продуктов дыхания — органических кислот. Здесь именно и может выступить защитная роль органических кислот. По-видимому, снижение интенсивности дыхания может иметь еще одно значение для увеличения устойчивости растения к высокой температуре. При снижении интенсивности процессов метаболизма распад белков благодаря высокой вязкости протоплазмы происходит медленнее и в меньшем количестве образуются те вредные промежуточные и конечные продукты распада, которые отравляют растение.

Интересно в этой связи отметить очень высокую вязкость протоплазмы и пониженную интенсивность дыхания в группе эксерофитов. По всей вероятности, и здесь оба отмеченные выше свойства обуславливают повышенную устойчивость к высоким температурам (Генкель, 1946, 1956). Высокая интенсивность обмена может совпадать с повышенной жароустойчивостью в случае, если организм богат нуклеопротеидами или их производными. Очевидно, бактерии-термофилы как раз и представляют собой:

подобную группу. Высокое содержание РНК способствует более быстрому синтезу белка и, вероятно, препятствует его распаду. Процессы синтеза при этом преобладают над гидролизом, и повреждение наступает значительно позднее.

Значение нуклеиновых кислот для способности бактерий выносить повышенные температуры было отмечено А. И. Опариным и Т. Н. Евреиновой (1947). Они установили, что устойчивость организмов к высоким температурам возрастает в связи с увеличением содержания рибонуклеиновой кислоты. Белок в комплексе с нуклеиновой кислотой оказывается значительно более устойчивым к тепловой коагуляции.

Установлено тормозящее действие ДНК на протеолиз сывороточного альбумина при высоких температурах (Деборин, 1957). Имеются наблюдения (Galston, 1949), что торможение у гороха при 35°C снимается добавлением аденина. Некоторые авторы (Kurtz, 1958) считают, что витамин В устраняет вредное действие высоких температур. Особенно важен аденин, который имеет отношение к образованию хромосом и к утилизации и переносу энергии. Отмечена зависимость между температурой и ростом (Ketellaperg, 1961). Так, например, баклажаны при температуре 16° С достигали лишь 1/4 нормального роста, опрыскивание же смесью рибозидов стимулировало их рост. У люпина торможение наступало при 25° С и рост стимулировался витаминами группы В. Показано (Kessler, 1959) значительное повышение устойчивости растений к высоким температурам под влиянием аденина. Прорастающие семена, проростки и очень молодые листья, которым давался аденин, обнаружили повышение устойчивости к обезвоживанию и высоким температурам; увеличивалось содержание нуклеиновых кислот и других конституционных протоплазматических образований липонуклеопротеидной структуры. На листьях дитрусовых установлено (Kessler, Monselise, 1959), что РНК-аза отличается высокой активностью при 70° С; в присутствии ионов цинка ее активность снижается, а содержание белка возрастает.

В ряде работ (Сатарова и Творус (Чернявская), 1962, 1963, 1964; Сатарова, 1965) показана роль РНК в устойчивости растений к действию высоких температур как фактора, повышающего синтез белка в растениях. Н. А. Сатарова (1965) проводила исследования с закаленным тепловой закалкой картофелем (выдерживание клубней при 35° С в течение пяти дней) и наблюдала, что содержание РНК выше в листьях у закаленных и опрыснутых цинком растений. Опытами с N¹⁵ установлена корреляция между содержанием РНК и синтезом белка. В других опытах Н. А. Сатаровой и Е. К. Творус засухоустойчивость изучалась с позиций значения стимулирующего действия пуринов и пиримидинов на синтез нуклеиновых кислот в растениях, а также на их защитную роль по отношению к РНК, подавляющей активность рибонуклеазы, которая обычно повышается в условиях водного дефицита и высоких температур. Наблюдалась стимуляция синтеза РНК и

роста культуры тканей гладиолусов при внесении в культуральную среду аденина (Сатарова, Чернявская, 1964).

Учитывая значение РНК в регуляции синтеза белка, была сделана попытка повышать засухо- и жароустойчивость путем воздействия на рибонуклеиновый обмен, применением аденина (представитель пуринов) и цитозина (представитель пиримидинов). Результаты сравнивались с данными, полученными при тепловом закаливании растений. Показано, что опрыскивание растений кукурузы сорта Заря аденином (50 мг/л) способствовало более высокому содержанию РНК в точках роста и листьях обработанных растений. Это сопровождалось большей устойчивостью к повышенной температуре (42° С) и атмосферной засухе, о чем судили по интенсивности белкового синтеза по включению в белки N¹⁵. Окончательным критерием служил урожай, который оказался выше в варианте с обработкой аденином.

Таким образом, тепловая закалка, влияя на нуклеиновый обмен и интенсивность синтеза белка, способствует адаптации растения к высоким температурам, что обеспечивает лучший рост и более высокую продуктивность закаленных растений.

Роль нуклеиновых кислот и значение синтеза белка для устойчивости к высоким температурам и к действию засухи подчеркнул П. А. Генкель (1961). Показано (Генкель, 1964) накопление большого количества ДНК и РНК в точках роста и отчасти листьях у предпосевнозакаленных к засухе томатов. Интересны исследования влияния кинетина (6-аминофурфуролпурина) на жароустойчивость листьев махорки (Engelbrecht u. Mothes, 1960). Установлено, что под действием высокой температуры 52° С смерть листьев наступает в течение одной минуты, а при 50° С листья не обнаруживают видимых признаков повреждения. Однако через некоторое время лист, перенесший нагревание до 50° С, начинает быстро стареть и преждевременно желтеет. Нанесение на пластинку листа кинетина увеличивало жароустойчивость растения (нагревание до 49° С 30—60 сек). Нанесение кинетина даже после влияния высокой температуры оказывало благоприятное действие и помогало растению преодолеть вредные последствия нагревания.

Сущность благоприятного действия кинетина авторы видят в том, что он способствует аккумуляции аминокислот. Благодаря этому часть листа, получавшая кинетин, сохраняла после нагревания содержание белка на нормальном уровне или иногда даже превышала его по сравнению с контрольной, необработанной кинетином, частью листа.

А. Л. Курсанов, Н. Н. Крюкова, А. С. Морозов (1939) считают, что гибель растений при высоких температурах является результатом нарушения нормального течения ферментативных процессов, а закаливание рассматривается ими как приспособление ферментативного аппарата к изменившимся температурным условиям.

Рассмотрим кратко роль корневой системы в жароустойчивости растений. В настоящее время известно, что корневая система иг-

рает значительную роль в синтезе ряда органических соединений, в частности аминокислот и амидов. Под влиянием высокой температуры во время суховея синтетическая способность растений значительно падает.

В этом отношении очень показательны данные И. В. Цветковой и И. Н. Ворониной (1960). В их опытах подсолнечник, выращиваемый в гидрокультуре, подвергался действию суховея в течение 8 ч в суховой камере, где поддерживалась температура воздуха 47°С, относительная влажность 25—27%, сила ветра 7—8 м/сек. Под влиянием суховея в пасоке растения резко снижалось содержание аминного и амидного азота и возрастало количество нитратного и аммиачного, что свидетельствовало об ухудшении синтетической способности корневой системы.

Для решения вопроса о том, где образуется аммиак, ставился следующий опыт. В суховой камере помещались параллельно два растения: одно без листьев, другое с листьями. В пасоке растения без листьев аммиака оказалось мало, а в растениях, перенесшем суховея с листьями, его накопилось много. Одновременно в листьях происходил распад белков, так как содержание последних в листьях падало на 13—14%. Опыты показали, что аммиак во время суховея образуется в листьях за счет протеолиза белков и отсюда транспортируется в корневую систему.

Очевидно, образующийся в листьях аммиак оттекает в корневую систему и здесь идет на синтез органического азота. Однако при высокой температуре синтетическая способность корневой системы нарушается, и аммиак, возвращаясь в листья, может произвести отравление растения.

Интересно отметить, что у более жароустойчивого растения кукурузы образования аммиака почти не наблюдалось и синтетическая способность корневой системы падала незначительно. Последний факт свидетельствует, что у более жароустойчивых растений происходит более быстрая репарация белков и не возникает больших количеств аммиака. Аммиак здесь, очевидно, будет образовываться при очень высоком и продолжительном действии высокой температуры.

В опытах И. В. Цветковой и И. Н. Андреевой (1963) выяснено, что далеко не всегда физиологические различия между контрольными и закаленными растениями проявляются во время атмосферной засухи. Однако эти различия весьма рельефно проявляются после засухи.

Помимо изучения синтетической способности корневой системы во время суховея проводилось исследование их поглотительной и выделительной деятельности.

И. Н. Андреева (1961, 1964) ставила опыты в фитотроне с подсолнечником и кукурузой. Растения подвергались в течение 24 ч воздействию суховея в суховой камере (температура 45—46°С, относительная влажность 25%, сила ветра 5—6 м/сек). Во время воздействия суховея очень сильно (в три раза) возрастает погло-

шение воды и основных элементов минерального питания. Повышение поглощения питательных веществ сопровождалось интенсивным повышением (в полтора-два раза) дыхания корневыми системами. Автор считает, что полученные данные свидетельствуют о продуктивном повышении дыхания.

Экзосмос калия, фосфорной кислоты и аммиака сильно возрастает во время суховея. Все отмеченные выше явления наблюдались при воздействии суховея на подземные органы. При повышении температуры в зоне корня происходит дальнейшее увеличение экзосмоса. После прекращения суховея у кукурузы поглощение минеральных веществ снижается до уровня контрольных растений, а у менее жароустойчивого подсолнечника падает значительно ниже этого уровня. Таким образом, и в отношении поглощения минеральных веществ репарационные процессы проходят значительно быстрее у жароустойчивых растений по сравнению с менее жароустойчивыми. При непродолжительном воздействии высокой температурой на пшеницу и кукурузу имеются наблюдения, что после прекращения действия суховея происходит усиленный синтез белка как в корнях, так и листьях; корни являются более устойчивыми к действию высоких температур, чем листья, и в них накапливаются значительные количества сахарозы (Петитов и Размаев, 1961).

* *
*

Подводя итоги изложенному, можно отметить ряд общих положений, позволяющих в какой-то степени понять причины повреждения, гибели и наличие защитных реакций растения на неблагоприятное влияние высокой температуры. У различных растений повреждение и гибель происходят при неодинаково высоких температурах, что связано, очевидно, с организацией клеток, свойственной различным организмам. Основными причинами повреждения под влиянием высоких температур являются распад белков протоплазмы, нарушение белково-липидного комплекса и образование токсических промежуточных и конечных продуктов распада. При распаде белков нарушается субмикроскопическая структура протопласта и соответственно координация происходящих в различных частях протопласта физиолого-биохимических процессов.

Защитные реакции растительного организма при воздействии высокой температуры идут в следующих направлениях. При большом богатстве организма нуклеопротеидами благодаря повышенной интенсивности обмена может происходить синтез белков и при этом значительно задерживаются процессы их распада и быстрее идут процессы репарации. Таков путь, по которому идут термофильные организмы; обмен их характеризуется очень высоким уровнем.

Аналогичная картина наблюдается и у ряда жароустойчивых растений мезофитов или ксеромезофитов (кукуруза, просо и др.). Одновременно у жароустойчивых растений наблюдается повышенная гидратация белков протоплазмы, увеличивается содержание связанной воды и повышается величина гидрофильной вязкости протоплазмы, что резко увеличивает устойчивость растений к высоким температурам.

По несколько иному пути пошли некоторые термотолерантные формы (суккуленты, эксерофиты), имеющие невысокую интенсивность обмена. У этих форм, с одной стороны, процесс распада начинается при более высоких температурах (суккуленты, эксерофиты), а с другой — могут накапливаться органические кислоты, связывающие ядовитые продукты обмена (суккуленты). В то же время при малой интенсивности обмена дыхание при воздействии высоких температур сохраняет свою продуктивность, и репарационные процессы протекают с достаточной степенью интенсивности. Пониженная интенсивность обмена связана также и с коллоиднохимическими свойствами протоплазмы, которые являются важными факторами жароустойчивости. При высокой вязкости протоплазмы, большой ее гидрофильности и значительном содержании связанной воды распад веществ протоплазмы начинается значительно позднее.

Из изложенного ясно, что можно повышать жароустойчивость растений, воздействуя на ту или иную сторону одного из звеньев, от которых зависит жароустойчивость (повышение вязкости протоплазмы, влияние на дыхание, увеличение содержания нуклеопротеидов).

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 4, 10. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Александров В. Я. и Фельдман Н. Л. Бот. ж., 1958, 43, 2. Альтергот В. Ф. Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, 1; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Андреева И. Н. Тезисы докл. конф. 6—10 февраля 1961 г. М., Изд-во АН СССР, 1961; Сб. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964. Андреева И. Н., Куркова Е. Б. Аннотат. докл. II Укр. республ. конф. по физиол. и биохимии раст. Киев, 1964; Сб. «Материалы научн. сессии ОБН АН СССР, 26—30 ноября 1963 г. в Москве». М., «Наука», 1964; Физиол. раст., 1965, 12, 4. Баданова К. А. ДАН СССР, 1957, 116, 6; Физиол. раст., 1958, 5, 4; Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Беликов П. С. и Кириллова Т. В. Тезисы докл. конф. по устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1959; Изв. ТСХА, биол., 1959, 6 (31). Брегетова Л. Г. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Бухарин П. Д. Физиол. раст., 1958, 5, 2 и 4. Васильева Н. Г. Сб. «Биол. осн. орош. землед.». М., Изд-во АН СССР, 1957. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения. М., Изд-во АН СССР, 1956; Вестн. АН СССР, 1961, 10; Сб. «Биол. основы повышения качества семян с.-х. раст.». М.—Л., «Наука», 1964. Генкель П. А. и Баданова К. А. Физиол. раст., 1956, 3, 5; Сб. «Биол. ресурсы Дальнего Востока». М., Изд-во АН СССР, 1959. Генкель П. А. и Марголина К. П. Бот. ж., 1948, 33, 1. Генкель П. А. и Цвет-

кова И. В. ДАН СССР, 1950, 74, 6; 1955; 102, 2. Гусев Н. А. Физиол. раст., 1957, 4, 4; Изв. Казанск. филиала АН СССР, сер. биол., 1959, 7. Деборин Г. А. Сб. «Возникновение жизни на Земле». М., Изд-во АН СССР, 1957. Зауралов О. А. и Кружилин А. С. ДАН СССР, 1951, 77, 4. Клешнин А. Ф. ДАН СССР, 1951, 79, 6. Кобылин А. А. Изв. Пермск. биол. н.-и. ин-та, 1937, 10, 9—10. Красносельская-Максимова Т. А. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1931, 25, 3. Красносельская-Максимова Т. А. и Кондо И. Н. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. III, 1934, 3(5). Красносельская Т. А. и Таги-Заде А. Х. «Сб. в честь В. Л. Комарова». М., Изд-во АН СССР, 1939. Кружилин А. С., Зауралов О. А. и Михалев А. Я. ДАН СССР, 1951, 77, 5. Курсанов А. Л., Крюкова Н. Н. и Морозов А. С. Изв. АН СССР, отд. мат. и естеств. наук, 1938, 1. Мацков Ф. Ф. Сов. бот., 1936, 1, Насонов Д. Н. и Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Новоселова А. Н. Автореф. канд. дисс. М., 1954. Опарин А. И. и Евреинова Т. Н. ДАН СССР, 1947, 58, 2. Петинов Н. С. и Молотковский Ю. Г. Физиол. раст., 1956, 3, 6; 1957, 4, 3; Сб. «Водный режим растений в засушливых районах СССР». М., Изд-во АН СССР, 1961. Петинов Н. С. и Размаев И. И. Физиол. раст., 1961, 8, 2 и 4. Рязанцев А. В. Автореф. докт. дисс. 1950. Сатарова Н. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1965. Сатарова Н. А. и Творус Е. К. Сб. «2-я научн. конф. по нуклеиновым кислотам растений» (реф. докл.). Уфа, 1962; Первый Всесоюзн. биохим. съезд. Тезисы докл., III. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963; Сб. «Биология нуклеинового обмена». М., «Наука», 1964. Сатарова Н. А. и Чернявская Е. К. Вторая конференция физиологов и биохимиков растений Сибири и Дальнего Востока. Тезисы докл. 1964; Сб. «Друга Українська республіканська конференція з фізіології біохімії. Київ, 1964. Туманов И. И. и Красавцев О. А. Физиол. раст., 1959, 6, 6. Хлебников Н. А. ДАН СССР, 1932, 8; Тр. Комиссии по ирригации, 3. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1934; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937. Цветкова И. В. и Андреева И. Н. Сб. «Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью». М., Изд-во АН СССР, 1963. Цветкова И. В. и Воронина И. Н. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Askenasy E. Bot. Ztschr., 1875, 33. Ayres A. H. Bot. Gaz., 1916, 62. Becquerel P. C. R. Ac. Sc. Paris., A, 1925, 131. Beleh-gadek J. Protoplasma, 1935, 8. Biebl K. Protoplasmatische Okologie der Pflanzen. Wien, 1962. Bogen H. J. Planta, 1948, 36. Cholodny N. Biochem. Ztschr., 1924; Protoplasma, 1933, 20, 1. Christophersen J. u. Precht H. Biol. Ztbl., 1953, 72. Collander R. Soc. Sci. Fenn. Comm. Biol., 1924, 1. De Vries H. Sur la mort des cellules vegetales par l'effet d'une temperature elecie. Opera collata, I, 1871. Döhring H. Planta, 1932, 18. Engelbrecht L. u. Mothes K. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1960, 73, 7. Galston A. W. Arch. Biochem. a. Biophys., 1949, 22. Gaughran E. R. L. Bacter. Rev., 1947, 11, 3. Holden M., Pirie N. W. Biochem. J., 1955, 60. Huber B. Ber. Deutsch. Bot. Geselsch., 1932, 50, 8(68); Naturwissenschaft u. Landwirtschaft, 1935, 17. Kaho H. Biochem. Ztschr., 1921, 117; 1921, 120; 1924, 151; 1926, 157. Kessler B. Int. Bot. Congr., Montreal, August 19—29, II, 1959. Kessler B., Monselise. Physiol. Plantarum, 1959, 12. Kettlapey H. J. Science, 1961, 25. Kurtz E. B. Science, 1958, 128. Lange O. L. Flora (Jena), 1959. Lange O. L. u. Schwemmler B. Planta, 1960, 55. Lepeschkin W. W. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 1912, 30; Kolloidchemie des Protoplasmas. Berlin, 1937. Levitt J. Ann. Rev. Plant. Physiol., 1951, 2. Lundegordt H. Biochem. Ztschr., 1924. Mc Dougal D. T. Gar. d. Mag., 1922, 36. Mc Dougal a. Working E. B. Carn. Inst. Wash. Yearb. 1921, 20, 47. Mc Gee J. M. Opun. Carn. Inst. Wash. Yearb., 1916, 15. Neger T. W. Ber., Dtsch. Bot., Geselsch., 1915, 33. Reed H. C. a. Bartholomew E. T. Univ. of California. College of Agr. Büll., 1930. Sachs J. Abh. über Pflanzenphysiol., 1864, 1, III. Sakai A. Nature, 1960, 185. Sapper Isolda. Planta, 1935, 23, 4. Schwemmler B. u. Lange O. L. Planta, 1959, 53.

ВЛИЯНИЕ ПОНИЖЕННЫХ ПОЛОЖИТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА РАСТЕНИЯ (холодостойкость растений)

Холодостойкими называются такие растения, у которых при температурах, близких к нулю (5, 3° С и ниже), не обнаруживается признаков повреждения и не снижается продуктивность. Нехолодостойкими являются растения, повреждающиеся, а иногда и отмирающие при низких положительных температурах.

Если воздействие холода кратковременно, теплолюбивое растение после перенесения в благоприятные условия обычно оправляется; относительно более холодостойкие растения могут при этом совсем не пострадать. При очень длительном охлаждении, губельном для данного теплолюбивого растения, другое, более стойкое, остается живым, хотя и поврежденным. Слабое охлаждение, но в течение длительного срока, может быть более губительным, чем сильное, но менее продолжительное.

Устойчивость растений обычно связана с их географическим происхождением. Наиболее чувствительны к холоду растения тропического происхождения, которые способны повреждаться холодом даже в мягком субтропическом и тропическом климате при кратковременном падении температуры. Примером этому служит заболевание ценного технического растения сизали *Agava sisalana*, наблюдаемое в Южном Китае и связанное, как удалось выяснить, с действием пониженных температур.

Родина сизали — тропическая Мексика. Мясистые листья этого растения содержат грубое волокно, которое почти не гниет в воде и является одним из ценных материалов для изготовления рыбачьих сетей и корабельных снастей.

Заболевание сизали часто наблюдается в районе Кантона и на полуострове Лыйчжоу, где температура воздуха зимой в отдельные дни на несколько часов снижается до -1° С. В 1955 г. температура в Кантоне на несколько часов падала до -5° С. В более южных областях, где нет таких больших колебаний температуры воздуха, заболевание сизали наблюдается в очень слабой форме.

По данным Тропического института Китая, повреждения сизали обнаруживаются после резкого падения температуры с 25—35 до 2—3° С (а иногда на несколько часов и ниже) и последующего быстрого ее повышения. По прошествии нескольких дней после действия низкой положительной температуры на листьях сизали появляются бледно-зеленые пятна, которые хорошо выделяются на фоне темной окраски здорового листа. В дальнейшем, в случае сильного повреждения, ткань пораженных участков буреет и отмирает, а листья завядают. Такие листья уже не годятся для переработки, так как волокно теряет свое качество.

Изменение окраски листьев свидетельствует об уменьшении содержания в них хлорофилла. У агавы хлороз листьев удалось вызвать искусственно, подвергая отдельные части (кусочки) листьев действию резкой смены температур (Генкель, Ин Хун-чан и др., 1959). Этим было доказано, что причиной заболевания сизали является резкое снижение температуры.

Завядание и подсыхание листьев — наиболее общий внешний признак «простуды» теплолюбивых растений. Побледнение листьев вследствие разрушения хлорофилла при действии холода наблюдается у риса, люфы, коровьего гороха и других растений. У подсолнечника же и огурцов одним из признаков повреждения является побурение листьев.

У огурцов признаки повреждения появляются через 1—2 дня после начала охлаждения. Сначала завядают семядоли и более старые листья, затем более молодые. Завядание и подсыхание начинаются всегда с кончиков листьев, т. е. самой старой их части, распространяясь затем по всей листовой пластинке. При одновременном охлаждении всего растения стебли и корни оказываются более устойчивыми к холоду, чем листья и семядоли. Сильно завядшие растения долго могут пробыть при низкой температуре (например, 7° С) без полного высыхания (до 10 суток). Перенос их в тепло (20—26° С) вызывает быстрое засыхание. Многочисленными опытами установлено, что охлаждение в течение 3—6 суток для огурцов смертельно.

Несколько устойчивее к холоду томаты и тыквы, хотя у молодых растений томатов при охлаждении до температуры 8, 10° С может произойти опадение первой цветочной кисти. Еще более устойчива соя, у которой через три часа после начала охлаждения опускаются черешки, но листья не завядают даже в течение недельного охлаждения. Однако действие охлаждения растений сои свыше двух недель оказывается для них смертельным.

Значительной холодостойкостью обладают подсолнечник и конские бобы. У подсолнечника только после двух с половиной недель охлаждения обнаруживаются первые признаки повреждения нижних листьев (незначительное подсыхание краев, появление бурых пятен). Перенесенные в тепло такие растения выживают и нормально развиваются. У холодоустойчивых бобов в течение трех недель охлаждения не замечается никаких внешних призна-

ков повреждения, только сильно задерживается рост; после перенесения растений в тепло нормальная скорость роста быстро восстанавливается.

По данным С. М. Иванова (1935), который испытывал устойчивость ряда теплолюбивых растений в оранжерее, охлажденной до $+3^{\circ}\text{C}$, теплолюбивые культурные растения в порядке возрастающей устойчивости их к холоду можно расположить следующим образом: огурцы, хлопчатник, фасоль, кукуруза, баклажаны, сорго, просо, кунжут, томаты, гречиха.

Наименее холодостойкие огурцы погибают после трех дней охлаждения; наиболее устойчивая гречиха — после 15 суток; соя одного сорта повреждалась через три дня, а другого — без вреда перенесла охлаждение в течение пяти дней. Обнаружили разную устойчивость к холоду образцы гречихи одного и того же сорта, но разного географического происхождения. Гречиха из семян саратовской репродукции была менее устойчива, чем из семян японского происхождения.

Отдельные органы теплолюбивых культур обладают различной устойчивостью к холоду. У кукурузы и гречихи быстрее всего отмирают стебли. У риса и коровьего гороха (вигна), наоборот, листья менее устойчивы к холоду, чем стебли и корни. У сои раньше всего повреждаются черешки листьев, затем уже листовые пластинки. У арахиса наиболее чувствительна к холоду корневая система, а у фасоли повреждение корней наблюдается лишь как вторичное явление, связанное с неблагоприятным влиянием пониженных температур на подземные органы (Туманов, 1940). Томаты при похолодании сбрасывают цветки и бутоны, листья же остаются неповрежденными; особенно часто повреждается первая цветочная кисть, которую как раз бывает важно сохранить для получения ранних плодов. Растения огурцов в теплицах или парниках иногда перестают расти и развиваться, если охлаждается их корневая система, несмотря на то, что надземная часть растения находится в тепле (солнце сквозь стекло нагревает воздух).

У рассады арбузов, дынь, огурцов и других теплолюбивых растений довольно часто наблюдаются повреждения корневой системы и корневой шейки, связанные с длительным похолоданием или сильным снижением температуры ночью или при высокой влажности почвы. Повреждения такого рода объясняются не только охлаждением, но и действием болезнетворных микроорганизмов почвы, так как ослабевшие от холода растения больше подвержены гибели от болезней. В опытах Л. А. Незговорова и А. К. Соловьева (1958) было выяснено, что при предварительном прогревании или обработке почвы химическими препаратами (стерилизация) процент гибели растений как в период охлаждения, так и при последующем переносе в тепло значительно уменьшается. Авторы предлагают различать потенциальную холодостойкость, зависящую от вида, сорта и физиологического состояния растений, и полевую холодостойкость, в основном зависящую от болез-

нетворности холодных почв. Для повышения полевой холодостойкости всходов ранних овощей они предлагают способ стерилизации прикорневого слоя почвы антимикробными препаратами-фунгисидами — меркураном или дустом ТМГД (тетраметил-тиурам-сульфидом). Значение болезнетворности холодной почвы необходимо учитывать как в практической работе, так и при постановке физиологических опытов по определению и изучению холодостойкости растений.

В литературе встречаются иногда противоречивые данные о степени устойчивости растений и их органов к пониженной температуре. Можно предположить, что это является результатом использования различных способов определения устойчивости, а также несравнимости условий опытов. Дело в том, что у одного и того же растения холодостойкость тесно связана с изменениями условий произрастания; она зависит, например, от влажности почвы и воздуха; а также от возраста растения и отдельных его органов. Молодые ткани и органы обычно более устойчивы к холоду; например, верхние листья огурцов устойчивее, чем нижние листья и семядоли, основание листовой пластинки устойчивее ее кончика и т. д.

Ознакомимся с физиологическими причинами устойчивости растений к холоду.

Во второй половине XIX в. немецкий ученый Сакс (Sachs, 1860) установил, что при охлаждении растений табака, тыквы, фасоли до 2,5 или 5° С растения через 8—10 ч завядали, причем завядание наблюдалось и при обильном поливе. После нагрева вазонов с почвой до 13—19° через 2 ч листья оправлялись, хотя надземная часть их оставалась в холоде. Охлаждение только корневой системы также вызывало завядание надземной части, находившейся при комнатной температуре. При тех же условиях охлаждения листья не завядали в течение двух недель, если находились во влажном воздухе, что препятствовало испарению ими воды. Холодостойкие растения рапс, свекла, капуста не обнаруживали никаких признаков повреждения в условиях низких положительных температур.

На основании своих опытов Сакс сделал вывод о повреждении и гибели растений от нарушения водообмена, так как охлажденные корни неспособны возместить воду, потерянную листьями в процессе транспирации. При сильном нарушении водного режима, при низких положительных температурах, растение гибнет от высыхания. Предложенное Саксом объяснение получило в свое время широкое признание. Описанные им факты и сейчас не вызывают сомнений, но последующие исследования показали недостаточную обоснованность сделанных им выводов.

К нескольким иным выводам пришел австрийский ботаник Молиш (Molisch, 1897). Он проводил опыты при температуре 2,5—4,4° С с тропическим растением в насыщенном парами воздухе, используя для этой цели стеклянные колокола, выложенные изнутри

фильтровальной бумагой. Через четыре дня погибали как растения во влажной атмосфере, так и контрольные, охлаждаемые при обычной влажности воздуха. Этим опытом было показано, что теплолюбивое растение гибнет действительно от холода, а не от иссушения. Молиш сделал из своего опыта правильный вывод, что причиной гибели нехолодостойких растений при низких положительных температурах является нарушение обмена веществ.

Позже появились исследования, уточняющие и развивающие выводы и наблюдения Молиша (Sellschop a. Salmon, 1928; Belehradek, 1935; Pantanelli, 1919; Wilhelm, 1935; Иванов, 1935; Генкель и Марголина, 1949; Жолкевич, 1955; Генкель, Сарычева и Ситникова, 1956; Кушниренко, 1958; 1961; Генкель и Кушниренко, 1959; Жолкевич, Холлер, Кушниренко, 1961 и др.).

Сельшоп и Салмон (Sellschop a. Salmon, 1928) испытали в отношении холодоустойчивости целый ряд растений. Особенно чувствительными в их опытах, оказались: рис, хлопчатник, коровий горох и бархатные бобы. Несколько большую устойчивость обнаружили суданская трава, арахис. Еще более устойчивыми были сорго, арбуз, тыква, кукуруза и особенно гречиха, соя, фасоль. В опытах С. М. Иванова (1935) растения фасоли были разделены на три группы. Первая группа растений содержалась при температуре 3° С, у второй группы растений корни находились при температуре 18° С, а стебли и листья при температуре 3° С; у растений третьей группы охлаждению подвергались только корневые системы, почва имела температуру 0° С, а температура воздуха колебалась от 15 до 30° С. На третий день растения двух первых групп завяли, листья их побледнели, края листовых пластинок начали засыхать. Растения третьей группы (у которых охлаждались только корни) сильно завяли в первый день опыта, но на вторые сутки оправились и до конца 15-дневного опыта не обнаруживали никаких повреждений. Перенесенные в нормальные условия, они продолжали нормально развиваться. Этими опытами было убедительно доказано, что у фасоли не повреждение корней является причиной завядания и отмирания растений от холода; повреждение корней здесь явление вторичное, которое только может ускорить гибель растения.

Были выдвинуты различные объяснения причин повреждения нехолодоустойчивых растений. Так, одни авторы связывали это с вязкостью протоплазмы — при снижении температуры происходит застывание маслообразных веществ в протоплазме и снижение хода биохимических процессов (Belehradek, 1935); другие исследователи видели причину гибели нехолодостойких растений в распаде белков (Wilhelm, 1935), а также в распаде белков плазмы, накоплении органических кислот в клеточном соке и увеличении вязкости протоплазмы (Pantanelli, 1919).

П. А. Генкель и К. М. Марголина (1949) также указывают на значение вязкости протоплазмы для нехолодоустойчивых растений. Возрастание вязкости протоплазмы, по данным этих авторов, при-

водит к замедлению обмена, распаду белков, агрегации и коагуляции протоплазмы; под влиянием низкой положительной температуры у растений огурцов происходит ослабление связи белка с хлорофиллом и уменьшается содержание хлорофилла. Этими же авторами установлено повышение холодоустойчивости огурцов в фазы бутонизации и цветения, т. е. как раз в те фазы развития растения, когда вязкость протоплазмы в их листьях сильно снижается (Генкель и Марголина, 1948). В работе В. Н. Сухаревой (1951) также подчеркивается, что изменения вязкости протоплазмы и нарушения обмена веществ являются основной причиной гибели теплолюбивых растений. Косвенным подтверждением этой точки зрения служат опыты, в которых отмечено увеличение устойчивости растений к холоду под влиянием солей калия и снижение под влиянием солей кальция (Sellschop a. Salmon, 1928). Как известно, соли калия снижают вязкость протоплазмы, а соли кальция ее повышают.

Данные, приведенные в табл. 20, указывают на тесную связь между холодоустойчивостью, фазами развития растения и вязкостью протоплазмы.

Таблица 20

Время повреждения и частичной гибели растений (огурцы Муромские) при температуре $+3^{\circ}\text{C}$ в зависимости от вязкости протоплазмы (по Генкелю и Марголиной, 1949)

Возраст	Фаза развития	Время повреждения и частичной гибели	Вязкость протоплазмы (по времени плазмолиза, мин)
24-дневные растения	нецветущие	через 3 суток	20
32-дневные растения	бутонизирующие	через 7 суток	10
40-дневные растения	цветущие	через 9 суток	10

Об отрицательном влиянии повышенной вязкости протоплазмы на устойчивость к пониженным температурам несколько ниже нуля можно судить по результатам следующего опыта (Генкель и Баданова, 1956). Листья *Elodea*, предварительно выдержанные в слабом растворе хлористого кальция (0,05 М) в течение 30 мин и в растворе хлористого калия той же концентрации, подвергались 30-минутному промораживанию в криогидратном растворе при $-1,5^{\circ}\text{C}$. Листья, выдержанные в растворе хлористого кальция, сильно повысили вязкость протоплазмы и снизили свою холодоустойчивость, а листья, выдержанные в растворе хлористого калия, снизили гидрофильную вязкость протоплазмы и повысили холодоустойчивость (табл. 21).

Влияние катионов солей на вязкость протоплазмы и устойчивость клеток *Elodea canadensis* к температуре —1,5° С (по Генкелю и Бадановой, 1956)

Вариант опыта	Вязкость протоплазмы (по смещению хлоропластов в <i>мин</i>)	Холодоустойчивость (% живых клеток)
Контроль	10	90
CaCl ₂	15	60
KCl	8	100

Заслуживает внимания исследование Шпрангера Е. (Spranger, 1941), который работал с тропическими оранжерейными растениями и установил определенную последовательность повреждения и гибели различных тканей. В первую очередь погибает палисадная паренхима, затем губчатая и последний гибнет эпидермис. В эпидермисе сначала отмирают его клетки, затем сопровождающие устьица клетки; наибольшую устойчивость проявляют замыкающие клетки устьиц. Интересно отметить, что автор, имея фактический материал, не смог обнаружить закономерность, установленную позднее П. А. Генкелем и К. П. Марголиной (1949), о роли вязкости протоплазмы.

Шпрангер не придавал значения имевшимся в его руках фактам и, не различая холодоустойчивость растений и морозоустойчивость, отметил, что вопреки мнению Кесслера (Kessler, 1935) большая холодоустойчивость не связана с повышением вязкости протоплазмы. Полученные им данные очень хорошо иллюстрируют существующую закономерность — отрицательное влияние повышенной вязкости протоплазмы на холодоустойчивость растений. Действительно, в его опытах с растением *Psaliota coccinea* в первую очередь гибли клетки эпидермиса с наибольшей вязкостью протоплазмы, затем гибли сопровождающие клетки, имевшие несколько меньшую вязкость протоплазмы. Замыкающие клетки устьиц с наименьшей вязкостью протоплазмы оказались наиболее устойчивы к низкой положительной температуре. Аналогичные данные получил Библ (Biebl, 1939), который у очень нехолодоустойчивой красной водоросли *Griffithia furcellata*, отмирающей в течение 24 ч при температуре 1—2° С, отметил исключительно высокую вязкость протоплазмы.

Рассмотренные работы полностью подтверждают точку зрения об отрицательной роли повышенной вязкости протоплазмы для холодоустойчивости растений. Шпрангер сделал попытку предварительно закалять нехолодоустойчивые растения, выдерживая их при температуре 12° С. После 63-дневного закаливания опытные растения оказались несколько более устойчивыми к действию низких положительных температур, т. е. погибали в течение более

длительного срока и легче оправлялись будучи перенесенными в нормальные для них условия (17° С).

В исследовании Зейбль (Seible, 1939) установлено, что у нехолодоустойчивых растений (опыты велись в темноте) наблюдавшееся повышение осмотического давления связано со значительным обезвоживанием растения. Небольшие изменения осмотического давления могут, однако, происходить и в результате активного процесса накопления веществ. Наибольший интерес представляют данные приведенного исследования по распаду белковых веществ. В противоположность допущению (Wilhelm, 1935), согласно которому основной причиной гибели нехолодоустойчивых растений является распад белковых веществ, Зейбль показала, что у находящихся в темноте, но не охлажденных растений распад белков идет гораздо глубже, чем у охлажденных. В то же время неохлажденные растения находились в нормальном состоянии, а охлажденные были повреждены.

Данные Зейбль подтверждают более ранние исследования (Mothes, 1930) о замедлении распада белков при снижении температуры.

В. Н. Жолкевич (1952, 1955) высказывает несколько иное представление о сущности холодоустойчивости растений. В основном он разделяет точку зрения Молиша и считает, что гибель нехолодоустойчивых растений вызывается нарушением обмена. Несомненный интерес представляет высказанная Жолкевичем мысль о том, что основной причиной гибели растений от пониженных положительных температур является разрыв между получением энергии в процессе дыхания и ее эффективным потреблением. По его мнению, промежуточные системы в протоплазме, передающие энергию к местам ее потребления, нарушаются, и дыхание теряет при этом свое физиологическое значение, приобретая патологический характер.

В опытах С. В. Кушниренко (1960) охлаждение корневых систем растений огурцов при температуре 3—5° С вызывало повреждение надземных органов. При охлаждении корневых систем наблюдалось нарушение процесса фосфорилирования в листьях. Таким образом, дыхание оказывалось физиологически непродуктивным.

В. Н. Жолкевич, В. А. Холлер, С. В. Кушниренко (1961) провели наблюдения за превращением энергии в тканях огурцов после воздействия низкой положительной температурой; одновременно изучалось количество энергии, выделяемой в процессе дыхания и рассеиваемой в окружающем пространстве. Результаты опытов привели авторов к заключению, что повреждение теплолюбивых растений при охлаждении действительно сопровождается нарушением энергетического баланса. Несмотря на повышенную интенсивность процесса дыхания при воздействии низких положительных температур, оно не компенсирует потерю энергии организмом.

В своих исследованиях Жолкевич не придает большого значения изменениям вязкости протоплазмы, так как, по его данным, под влиянием низких положительных температур хотя и наблюдается снижение вязкости протоплазмы, но оно имеет место тогда, когда растение уже находится на краю гибели. Следует, однако, отметить очень большую пестроту полученных Жолкевичем данных по вязкости протоплазмы.

Кроме того, приведенные выше данные П. А. Генкеля с соавторами о значении вязкости протоплазмы для холодоустойчивости растений с несомненностью свидетельствуют о том, что между вязкостью протоплазмы и холодоустойчивостью теплолюбивых растений имеется тесная зависимость. Можно согласиться с тем, что сущность высокой чувствительности нехолодостойких растений нельзя свести к одной вязкости протоплазмы и большую роль здесь играет также нарушение обмена веществ.

Для выяснения последнего П. А. Генкель с соавторами (1959) провел изучение холодоустойчивости сизали. Прежде всего было установлено, что резкие колебания температуры от 30—20° С до 1—3° С вызывают появление у растения светлых (желтоватых) полос. Опыт проводился следующим образом. Отрезки листьев сизали выдерживались сначала при высокой температуре в 25° С, а затем в течение нескольких дней при температурах —1, —3° С. В другом варианте отрезки листьев сначала выдерживались и содержались при температуре 3° С, а затем переносились и содержались при температуре 25° С. В указанных вариантах через 23—54 ч наблюдалось появление хлоротических полос, связанных с разрушением хлоропластов и уменьшением содержания хлорофилла. В контрольных вариантах, находившихся все время при температуре 25° С, хлоротических полос обнаружено не было.

Таким образом, полученные в эксперименте данные подтвердили непосредственные наблюдения в полевой обстановке, где было установлено появление хлоротических полос, а затем и некрозов под влиянием пониженных положительных температур. Исследования изменения вязкости протоплазмы показали более сложную зависимость, чем это было установлено в работе П. А. Генкеля и К. П. Марголиной (1952). В данном случае показано, что в течение нескольких часов имеет место некоторое падение вязкости протоплазмы, а затем начинается ее подъем. Измерения вязкости протоплазмы проводились непосредственно на здоровых и больных растениях, взятых на плантации на острове Хайнань. Как видно из табл. 22, больные растения отличаются значительно более вязкой протоплазмой.

О значении вязкости протоплазмы в холодоустойчивости свидетельствуют и опыты с предварительным выдерживанием срезов листа в 0,2%-ном растворе CaCl_2 при температуре 3° С. Через сутки в срезах, выдержанных в воде, наблюдался судорожный плазмолиз, а в срезах с хлористым кальцием — судорожный плазмолиз с массовой гибелью клеток.

В то же время отмечались и очень большие нарушения в обмене веществ. Активность окислительных ферментов (пероксидаза, аскорбиноксидаза) значительно снижалась, а восстановительных (дегидрогеназа) почти полностью прекратилась.

Наблюдения за состоянием хлоропластов у сизали проводились в фазовоконтрастном микроскопе. Отмечено, что после воздействия пониженной температурой 3°С в течение 20 ч (5 ч при 25°С; 19—20 ч при 3°С) имеют место дегенерация и распад хлоропластов. Круглые или слегка продолговатые хлоропласты сначала принимают неправильную форму, начинают распадаться на от-

Таблица 22

Вязкость протоплазмы у больной и здоровой сизали
(по Генкелю, Ин Хуан-чан, Чжао Тун-фан, Шен Кун-мю, 1959)

Клетки эпидермиса листа	Характер плазмолиза в одномолярном растворе сахарозы
Здоровое растение	через 45 мин в большинстве клеток выпуклый плазмолиз
Больное растение	через 45 мин в большинстве клеток вогнутый плазмолиз

дельные, более крупные части, затем на более мелкие и в конечном итоге образуют мелкозернистую массу. Одновременно происходит и разрушение хлорофилла.

О дегенерации хлоропластов свидетельствует и гистохимическое определение активности фосфорилазы по методу Ина (Jin, 1947). В поврежденных листьях, привезенных с острова Хайнань, активность фосфорилазы была обнаружена непосредственно в протоплазме, в неповрежденных же листьях этого не наблюдалось. Иными словами, фосфорилаза, локализованная у нормальных растений в основном в хлоропластах (Jin, 1948; Сисакян, 1951), в результате дегенерации и распада хлоропластов выходит в протоплазму. Одной из весьма глубоких причин дегенерации и распада хлоропластов является нарушение связи между липоидами и белками, происходящее в их строении и гранах.

Опыты, проведенные Р. С. Морозовой и С. В. Кушниренко (1962), подтверждают правильность этого вывода: у растений огурцов, выдержанных при температуре 3°С в течение десяти дней, при рассматривании изолированных хлоропластов в электронном микроскопе хорошо видно образование крупных липоидных капель (рис. 17).

На основании вышеприведенного материала можно представить следующую картину повреждения и гибели нехолодоустойчивого растения от низких положительных температур.

В результате влияния низких положительных температур нарушается обмен веществ и изменяются коллоиднохимические свой-

ства протоплазмы. Возрастающая интенсивность дыхания не находит себе приложения, так как нарушается перенос энергии. Усиливаются гидролитические процессы. Нарушается связь липидов и белков в хлоропластах. Хлоропласты дегенерируют и распадаются, при этом освобождается ряд ферментов, благодаря чему некоторые ферментативные процессы, идущие обычно в пластидах, начинают осуществляться непосредственно в протоплазме. Вязкость протоплазмы увеличивается. Так как для поддержания субмикроскопической структуры протоплазмы на определенном уровне необходима энергия, а процесс ее переноса нарушается,

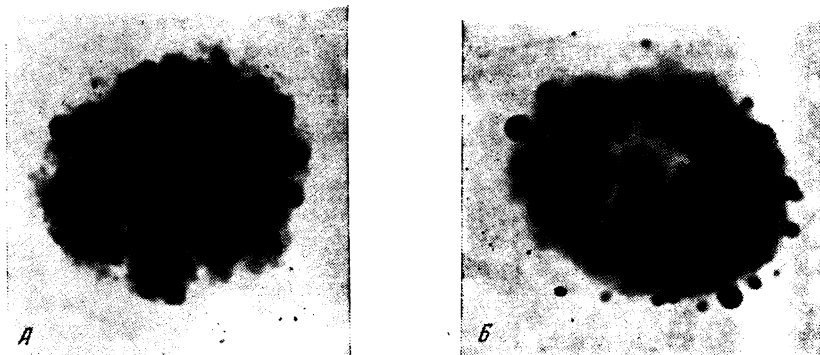


Рис. 17. Электронномикроскопическая картина изолированного хлоропласта из листьев растения огурца. *А* — растение находилось при нормальной температуре (контроль); *Б* — растение находилось при температуре ночью $+10^{\circ}\text{C}$ и днем $+12^{\circ}\text{C}$

то увеличивающаяся вязкость при постоянно идущем обезвоживании клеток приводит к уплотнению протоплазмы и ее коагуляции.

Отсюда понятно, что при всяком снижении вязкости протоплазмы увеличивается устойчивость клеток к низким температурам, так как при этом нарушение обмена веществ происходит позднее. При меньшей субмикроскопической оструктуренности клеток наблюдается меньшая чувствительность их к тому нарушению обмена веществ, который и является основной причиной повреждения и гибели клеток при низкой положительной температуре. Таким образом, гибель теплолюбивых растений от резкого снижения температуры связана с одновременным нарушением тесно взаимообусловленных процессов обмена веществ и субмикроскопической структуры протопласта клеток.

ВЛИЯНИЕ ЗАМОРОЗКОВ НА РАСТЕНИЯ

К области явлений холодоустойчивости можно отнести и влияние заморозков на растение. Сходство с явлениями холодоустойчивости связано здесь с тем, что в обоих случаях в одном — низ-

кая положительная температура, а в другом — небольшая отрицательная температура (заморозок) застает растения неподготовленными.

Весенние и осенние заморозки — частое явление в условиях Западной Сибири, Крайнего Севера и ряда горных районов нашей страны; значительно реже заморозки наблюдаются в центральной части Союза.

Основной повреждения растений заморозками является образование кристаллов льда и повреждение ими протоплазмы клеток растений. Наиболее чувствительны к действию заморозков генеративные части растений. Растения более южного происхождения повреждаются заморозками сильнее, чем растения более северного происхождения. Очень важна также и фаза развития, в которой находится растение. Большую чувствительность к ранним осенним заморозкам проявляют бахчевые культуры, картофель, томаты, а к ранним весенним — хлопчатник, томаты и другие огородные культуры. Сравнительно поздние заморозки в восточных областях европейской части СССР делают невозможным раннюю высадку, например, тех же томатов (в Предуралье высадка томатов в грунт не рекомендуется раньше 13/V, а в Московской области — 8—10/VI).

С. Н. Дроздов, Ю. Е. Новицкая и др. (1960) изучали физиологические изменения в растениях яровой пшеницы, перенесших заморозок. Авторы создавали искусственный заморозок при помощи особой установки. Выяснилось, что под влиянием перенесенного заморозка снижались такие показатели, как содержание хлорофилла и каротиноидов, интенсивность фотосинтеза, а также количество воды. Особенно сильное снижение урожая наблюдалось при действии заморозка в фазу цветения.

Авторами отмечено также и влияние предшествовавшей заморозку температуры. Более низкая температура вегетации растений до заморозка способствовала увеличению устойчивости к заморозку. Неодинаковое влияние заморозков на различные культуры невольно приводит к вопросу о возможных путях повышения устойчивости растений к заморозкам. Такими путями в первую очередь могут быть: 1) возможность переохлаждения тканей и 2) изменения в обмене веществ и субмикроскопической структуре протоплазмы, приводящие к повышению устойчивости.

Ряд исследователей конца прошлого и начала нынешнего столетия благоприятному действию переохлаждения для устойчивости растений к морозу, а фактически к заморозкам, приписывали основную роль. В дальнейшем, однако, выяснилось, что это условие было сильно переоценено и гораздо важнее оказалось второе направление, искавшее объяснение устойчивости в ряде свойств протоплазмы клеток и характере обмена. По-видимому, свойства, играющие большую роль в устойчивости растений к действию пониженных положительных температур, имеет значение и для действия заморозков. В частности, и здесь большая гидрофильная

вязкость протоплазмы клеток является условием, повышающим чувствительность клеток к заморозкам. Выше уже приводились опыты с *Elodea*, где при искусственном повышении вязкости протоплазмы резко снижалась устойчивость к небольшим отрицательным температурам. Повышение гидрофильной вязкости протоплазмы влечет за собой и снижение интенсивности обмена растении. Последнее обстоятельство, по-видимому, имеет большое значение в устойчивости растений к низким отрицательным температурам.

Все изложенное выше позволяет прийти к выводу, что неодинаковая устойчивость растения на различных фазах развития обусловлена неодинаковой вязкостью протоплазмы и отличием в обмене веществ в соответственные фазы развития.

В работе П. А. Генкеля и К. П. Марголиной (1952) описываются наблюдения над последствиями двух последовательных заморозков. Первый заморозок (до -6°C) оказался сильно на яблоках, которые в это время цвели, и прошел почти бесследно для полевых культур, лишь очень слабо повредив местами подсолнечник. Второй заморозок (до -2°C) имел большие последствия. Оказалась уничтоженной значительная часть посевов подсолнечника, вики, цветущей ржи, пшеницы, ячменя, поморожена ботва картофеля. Растения на одном и том же небольшом участке, совершенно однородном по рельефу, обнаруживали неодинаковое повреждение. Одни растения были повреждены почти полностью, другие — очень слабо. Через несколько дней после заморозка все поврежденные растения имели желтые листья, как у пшеницы, и ячменя, или побуревшие, как у подсолнечника и картофеля.

Обследование поврежденных растений (ячменя и яровой пшеницы) позволило установить, что значительно более серьезные повреждения имеют растения, находившиеся в фазе кущения или начала трубки. Менее поврежденными оказались растения, находившиеся в фазе середины и конца трубки (табл. 23). Очевидно, во время заморозка первые кустились, а вторые были в фазе выхода в трубку. Полученные данные позволили авторам сделать вывод о наличии определенной зависимости между степенью вызванного заморозком повреждения растений и фазой его развития.

Установив эту закономерность, авторам представилось необходимым несколько глубже расшифровать данную зависимость.

Результаты подсчета повреждений указывают, что в более позднюю фазу, т. е. в момент трубкования, растение менее чувствительно к заморозку, чем в фазу кущения. В то же время, как это было показано ранее, в фазе цветения вязкость протоплазмы значительно ниже, чем в фазе кущения.

Резким противоречием сказанному, казалось с первого взгляда, служило наблюдение, сделанное над рожью, которая была повреждена заморозком на площади в 40 га так, что около 18 га ее пришлось скосить на сено. Здесь растения в фазу цветения пострадали значительно сильнее, чем пшеница и ячмень в фазе вы-

Повреждения пшеницы Лютесценс 62 и ячменя Нутанс заморозком
со 2 на 3 июня 1950 г. (по Генкелю и Марголиной, 1952)

Культура	Дата подсчета	Фаза развития	Число поврежденных растений и степень повреждения							
			число растений				в %			
			слабое	среднее	сильное	очень сильное	слабое	среднее	сильное	очень сильное
Пшеница Лютесценс 62	11/VI	конец кушения	2	37	36	0	3	50	47	—
		фаза трубки	19	78	2	0	19	79	2	—
Ячмень	12/VI	конец фазы трубки	48	9	0	0	83	17	0	—
		конец кушения	2	11	83	70	1	7	50	42
		фаза трубки	12	95	43	3	8	62	28	2
		конец фазы трубки	30	13	0	0	70	30	0	0

хода в трубку. Однако более внимательный анализ показал полную правильность приведенных выше соображений о роли вязкости протоплазмы в повреждении растения заморозком. У ржи были повреждены колосья и совершенно неповрежденными оказались листья. В более ранней работе этих же авторов (Генкель и Марголина, 1951) показано, что в генеративных органах, особенно у злаков, наблюдается очень высокая вязкость протоплазмы.

Измерения вязкости протоплазмы (определение плазмолитическим методом — по скорости перехода вогнутого плазмолитизма в выпуклый) показали, что в листьях ржи она равнялась всего 10 мин, в колосковых — 3 и 50 мин, а в завязи — 40 мин. С этим распределением вязкости по органам хорошо коррелировали и повреждения. В большинстве случаев сильнее всего пострадали колосковые чешуйки и внутренние чешуйки, в то время как завязь оставалась менее поврежденной. Листья, как уже отмечалось, совершенно не были повреждены. Таким образом, можно считать доказанным, что во время цветения только в листьях значительно падает вязкость плазмы; в генеративных органах она сохраняется на очень высоком уровне.

Проведенные наблюдения за повреждением ржи от заморозка сильно подкрепили вышеизложенную концепцию о причинах высокой чувствительности растений к заморозку.

Ряд других исследований подтвердил ее еще и с другой стороны. Первый заморозок очень мало повлиял на растения, хотя он был и много сильнее второго. Как уже было указано, от первого заморозка пострадали цветки плодовых. Зерновые находились в это время еще в начальных фазах развития и вязкость их плазмы была не особенно велика (вязкость возрастает от прорастания до кушения и падает в фазу трубки). По-видимому, часть кустившихся растений была повреждена и первым заморозком.

У подсолнечника более сильно повреждались растения, продвинувшиеся дальше в своем развитии; до бутонизации подсолнечник в то время еще не дошел.

Остается невыясненным окончательно вопрос, почему высокая вязкость протоплазмы у вегетирующих растений снижает их способность переносить механическое давление льда. Всего вероятнее, что коллоидные мицеллы протоплазмы при высокой вязкости протоплазмы ориентированы более правильно и легче повреждаются механическим давлением льда.

Очевидно, все мероприятия, способствующие снижению вязкости протоплазмы, будут способствовать и большей устойчивости к заморозкам, что может иметь значение для земледелия Крайнего Севера, где летние заморозки обычное явление.

Для селекционера, выводящего сорта северных районов, это может иметь большое значение, так как из группы скороспелых форм он сможет отдать предпочтение тем формам, которые имеют наименьшую вязкость протоплазмы.

Помимо вопроса о влиянии заморозков весьма важной проблемой для нашего Севера является поведение культурных растений на холодных почвах (см. Дадыкин, 1952; Штраусберг, 1965; Коровин, 1961, 1962; Коровин и др., 1964).

Воздействие низких температур почвы на корневую систему холодоустойчивых растений оказывает глубокое влияние на их рост и развитие. У ячменя при таком воздействии увеличивается вязкость протоплазмы, значительно понижается фотосинтез. При низких температурах почвы изменяется скорость оттока (Went, 1957), что особенно сказывается на фотосинтезе в связи с накоплением ассимилятов (Заленский и др., 1955; Комуляйнен и Лавриенко, 1960). Пониженные температуры почвы и воздуха замедляют рост и развитие растений. Установлено отсутствие физиологической сухости для растений при низких температурах почвы.

Работы С. И. Радченко (1961) выдвинули вопрос о температурном градиенте (воздух — почва) как о весьма важном факторе, влияющем на рост и развитие растений.

В большей степени изучено влияние пониженных температур почвы на минеральное питание растений. Показано (Дадыкин, 1952; Коровин, 1961, 1962; Штраусберг, 1965), что при температурах порядка 7—9° С в первую очередь нарушается поглощение растением фосфора, а затем азота. При более низких температурах (3—6° С) в первую очередь нарушается поглощение азота и фосфора, а затем калия. Увеличивая дозы минеральных удобрений (северные дозы), можно значительно повысить урожай на холодных почвах.

ПОВЫШЕНИЕ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

При изучении влияния низких положительных температур на растение, а также и при рассмотрении вопроса о действии заморозков на холодоустойчивые растения уже были отмечены те

физиологические процессы, которые приводит к повышению холодоустойчивости растений. Из этих процессов особенно отчетливо наметились два процесса, изменение которых связано с повышением холодоустойчивости растений: снижение вязкости протоплазмы и повышение интенсивности обмена. Все воздействия, приводящие к снижению вязкости протоплазмы и увеличению интенсивности обменных процессов, заслуживают особого внимания.

Интересно отметить, что выдержанное при более низкой температуре растение постепенно увеличивает свою холодоустойчивость. Таким образом, создается возможность применять закаливание холодом для повышения холодоустойчивости растений.

Возможность закаливания холодом для нехолодостойких растений одним из первых доказал С. М. Иванов (1935). В его опытах огурцы, выращенные в тепле, повреждались после трехдневного охлаждения. У растений, выращенных при более низких температурах, повреждение обнаруживалось значительно позднее. Томаты, выращенные в тепле и прошедшие закаливание, были затем выдержаны днем при 10°C , а ночью при 6°C . В результате закаленные томаты после 11-дневного охлаждения совсем не были повреждены, а среди незакаленных 63% растений погибло. Эти опыты отчетливо показали большую устойчивость закаленных растений к резкой смене тепла и холода.

Из опытов Иванова вытекает также, что устойчивость к холоду не является неизменным признаком, а возникает в результате приспособления растения к неблагоприятным температурным условиям в процессе развития. Огородникам-практикам давно было известно благоприятное влияние пониженных температур на холодоустойчивость рассады. Для этого перед высадкой рассады из парников в открытый грунт растения как бы приучают к более холодному режиму в парниках. Особенную популярность за последние 10 лет приобрел метод предпосевого закаливания¹ растений к холоду, известный как метод А. Е. Вороновой (1953) или как метод воздействия переменной температурой. Многие исследователи и опытники часто сочетают закаливание семян с закаливанием рассады. Однако практическое преимущество предпосевого закаливания заключается в том, что для семян легче создать определенный режим охлаждения.

Уже в 1875 г. петербургский огородник Е. А. Грачев добивался ускорения развития и вызревания кукурузы путем выдерживания проросших семян в течение двух недель на снегу.

При предпосевном закаливании переменными температурами по методу А. Е. Вороновой набухание семян томатов осуществлялось ежедневно 6 ч при температуре 15°C , 20°C , а 18 ч при 0°C , в течение 15—30 дней. И. Л. Макаро и А. В. Кондратьева (1953) за-

¹ Термин «предпосевное закаливание» был впервые предложен П. А. Генкелем и С. С. Колотовой (1934) для закаливания растений против засухи.

каливали набухшие семена томатов в течение 11—15 дней при температуре 18, 20° С и в течение 12 ч при температуре от нуля до —10° С.

Многочисленные указания на особенности техники закаливания различных растений можно найти и в других работах (Кодымский, 1955; Волков, 1958; Воронова, 1953; Андросова, 1940; Лебл, 1954; Шутов и Беляев, 1956, 1959; Шутов, 1959; Есипова, 1963; Елькина, 1960).

Значительно меньшее число работ посвящено физиологии предпосевного закаливания растений. Закаленные растения отличаются рядом физиологических свойств. Так, у закаленных огурцов отмечено более раннее плодоношение (на 3—8 дней), повышение урожая и холодоустойчивости (Владиминова, 1952); у закаленных огурцов, томатов и хлопчатника активизируются процессы роста, особенно корневых систем, увеличивается урожай (Шутов, Беляев, Кандина, 1955).

В работе И. И. Гунара и Е. И. Крастиной (1957) было установлено снижение всхожести семян кукурузы от закаливания и увеличение холодоустойчивости растений. И. Л. Макаро с сотрудниками (1956) отмечает у закаленных растений томатов большее содержание хлорофилла, а у плодов большее содержание витамина С и более высокую активность каталазы и пероксидазы. К близким выводам пришли в своих работах Д. А. Шутов и Н. В. Беляев (1955).

О. А. Зауралов (1957) изучал влияние промораживания семян томатов (по способу Эдельштейна) и закаливания переменными температурами. Автор считает, промораживание и закаливание влияют одинаково и носят характер стимуляции. Под влиянием закаливания возрастает интенсивность окислительных процессов, активность пероксидазы, полифенолоксидазы и количество аскорбиновой кислоты.

Исследованиями П. А. Генкеля, А. П. Сарычевой и О. А. Ситниковой (1955) показано, что закаленные растения кукурузы имеют более высокую вязкость протоплазмы, чем контрольные. Однако при понижении температуры вязкость протоплазмы у закаленных растений падает, а у контрольных возрастает. Снижением вязкости протоплазмы и связанным с ним повышением обмена авторы и объясняют большую холодоустойчивость закаленных растений. Более детальное изучение этого вопроса (на нескольких сортах кукурузы, томатов и огурцов) показало, что вязкость протоплазмы у закаленных растений может быть выше, одинакова или ниже, чем у контрольных (Стрекова, 1960). Однако при охлаждении у закаленных растений вязкость протоплазмы снижается более резко при непродолжительном охлаждении (табл. 24) и медленнее повышается до критического уровня при продолжительном воздействии низких положительных температур.

О некотором повышении вязкости протоплазмы у томатов дают представление кривые, приведенные на рис. 18.

В другой работе В. Ю. Стрековой (1961) показано, что в процессе закаливания зерновой кукурузы идут глубокие превращения запасных веществ (накопление сахаров, жиров; возрастание активности пероксидазы и накопление аспарагиновой кислоты). Об изменениях в обмене веществ у закаленных растений свидетельствуют исследования и других авторов (Кушниренко, 1958; Генкель и Кушниренко, 1959).

Экспериментально установлена большая холодоустойчивость закаленных растений не только к пониженным положительным, но и к небольшим отрицательным температурам (табл. 25).

Довольно сложной оказалась связь между закаливанием и интенсивность дыхания. У закаленных растений томата сорта Талалихин интенсивность дыхания оказывалась почти во всех случаях выше, чем у контрольных. У трех сортов кукурузы интенсивность дыхания у закаленных была выше до фазы цветения. В фазу цветения дыхание у контрольных растений обычно превосходило интенсивность дыхания у закаленных. При резком падении температуры

в фазе вегетации часто наблюдается увеличение интенсивности дыхания как у контрольных, так и у закаленных растений. При этом наблюдаемый скачок дыхания почти всегда менее резок у закаленных растений. Начиная с фазы цветения при падении температуры наблюдается снижение интенсивности дыхания.

Охлаждая корневую систему огурцов (от +3 до 5° С), С. В. Кушниренко (1961) установила, что закаленные растения имеют более продуктивное дыхание, чем контрольные. По мнению

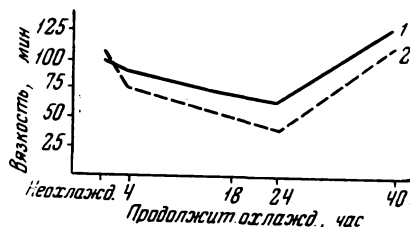


Рис. 18. Вязкость протоплазмы листьев томатов сорта Грунтовой при различной продолжительности охлаждения до -2°C (по Стрековой, 1960):

1 — контроль, 2 — закалка

Таблица 24
Вязкость протоплазмы (в мин) у листьев кукурузы сорта Первомайская (по Стрековой, 1960)

Дата определения	Фенофаза	Лист снизу	Закаливание в днях	Вязкость протоплазмы	
				неохлажденные растения	охлажденные растения
19/VI	вегетация	5-й	контроль 25	270	315
				300	260
30/VII	массовое цветение	10-й	контроль 25	245	235
				215	175

Примечание. Охлаждение для 5-го листа — до 1°C в течение 5 ч., для 10-го листа — до 3°C в течение 3 ч.

Холодостойкость листьев томата *Lycopersium esculentum* (% живых клеток в поле зрения микроскопа после промораживания) (по Кушниренко, 1961)

Схема опыта	Бутонизация	Цветение	Плодоношение
Сорт Грунтовой 1180			
Промораживание . . .	120 мин при -6°C	120 мин при -5°C	150 мин при -5°C
Контроль	мало	38,6	3,0
15 дней закаливания .	—	65,7	29,0
Сорт Талалихин			
Промораживание . . .	25 мин при -2°C	30 мин при -2°C	30 мин при -3°C
Контроль	80,6	84,4	8,9
25 дней закаливания .	96,7	96,2	28,6

автора, это обстоятельство является одной из причин повышенной холодоустойчивости закаленных растений. Кушниренко (1958) отмечает, что закаленные растения характеризуются более высокой интенсивностью фотосинтеза. Особенно резко это проявляется при быстром падении температуры воздуха. Так, например, один из опытов с томатами (сорт Талалихин) был поставлен 11/VI при благоприятных для фотосинтеза освещении и погоде; суммарное накопление углерода (по методу Бородулиной, 1955) с 6 до 18 ч составило 117 мг/дм² у контрольных и 175 мг/дм² у закаленных растений. Перед вторым опытом, 26/VI, температура ночью снижалась до 7° С. Днем при переменной облачности было тепло (22,8° С). С 6 до 18 ч у незакаленных томатов наблюдался отток ассимилятов (38 мг углерода на 1 дм²), в то же время у закаленных растений происходило накопление ассимилятов (85 мг углерода на 1 дм²).

Таким образом, приведенные данные по физиологии закаленных растений подтверждают представление о большом значении сохранения субмикроскопической структуры протопласта и связанного с ним изменения обмена веществ в сторону повышения устойчивости к действию низких температур.

ДРУГИЕ ПУТИ ПОВЫШЕНИЯ ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Помимо влияния пониженными и переменными температурами имеются и другие способы повышения холодоустойчивости.

Так, Н. А. Хлебникова (1937) повышала устойчивость растений к пониженным температурам воздействием на высеваемые семена азотнокислыми солями калия и аммония.

Х. Х. Енилеев (1955) предложил способ закаливания семян хлопчатника слабым (0,25%-ным) раствором аммиачной селитры. При этом повышается энергия прорастания семян, всходы появляются раньше, развитие растений ускоряется. В результате уро-

жай хлопчатника повышается на 4—5 ц/га. Учет повреждения хлопчатника при заморозке обнаруживает ясную картину более высокой холодоустойчивости закаленных растений. Закаленные по способу Енилеева растения также обнаруживают значительное снижение вязкости протоплазмы и повышение обмена.

В. М. Ананьина (1958) изучала закаливающее действие обработки клубней картофеля растворами различных солей, а также растворами, содержащими микроэлементы. Предпосевная обработка клубней 0,25%-ным раствором аммиачной селитры или 0,03%-ным раствором сернокислого марганца, особенно при усилении действия этой обработки путем последующего опрыскивания ботвы, повысила холодоустойчивость картофеля на 1—1,5° С. Например, от заморозка в -4° С ботва погибла у 70% контрольных растений, а у обработанных — 40%.

Имеется много работ, в которых показано благоприятное действие ряда микроэлементов, в частности меди, на холодоустойчивость и морозостойкость растений. Так, предпосевная обработка семян озимой пшеницы и ржи раствором медного купороса приводила к повышению морозоустойчивости молодых растений (Окунцов и Силева, 1950). В условиях северного Зауралья внесение в почву меди на фоне азотного, фосфорного и калийного удобрений вызывало повышение морозоустойчивости и устойчивости к весенним заморозкам у клевера и тимopheевки. Увеличение урожайности и зимостойкости клевера красного наблюдалось после предпосевной обработки семян раствором молибдена и цинка (Боженко, 1956). Повышение холодоустойчивости кукурузы достигалось путем обработки семян микроэлементами (Школьник, Абдурашитов, Боженко, 1956); наилучший результат был получен под влиянием цинка, молибдена и меди.

Таким образом, к настоящему времени уже имеется ряд методов воздействия, позволяющих значительно увеличить стойкость растений к охлаждению. К таким методам относятся: 1) воздействие низких положительных или небольших отрицательных температур на набухшие семена; 2) воздействие переменных температур на набухшие семена; 3) закаливание рассады холодом; 4) воздействие на набухшие семена раствором (0,25%-ным) аммиачной селитры; 5) воздействие на семена микроэлементами.

Все перечисленные выше воздействия влияют на растения примерно в одном и том же направлении. Физиологически повышение устойчивости растений к холоду состоит в значительной перестройке обмена веществ и субмикроскопической структуры протопласта. При воздействии низкой положительной температуры закаленное растение лучше противостоит происходящему нарушению обмена веществ. Фотосинтетический аппарат у него является более прочным и фотосинтез протекает значительно интенсивнее. Дыхание сохраняет большую продуктивность. Вязкость протоплазмы повышается значительно медленнее, что, несомненно, способствует более нормальному течению физиолого-биохимиче-

ских процессов. Таким образом, в настоящее время мы не только можем довольно успешно повышать холодоустойчивость растений, но и представляем себе те защитно-приспособительные реакции, которые способствуют повышению их холодоустойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Ананьина В. М. Физиол. раст., 1958, 5, 1. Андросова М. П. Вестн. с.-х. науки, 1940, 2. Боженко В. П. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве». Рига, 1956. Бородулина Ф. З. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 10. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955; Владимирова В. Л. Реф. докл. ТСХА, 1952, 16. Волков А. П. Советы огородникам-любителям, как выращивать помидоры. М., Профиздат, 1958. Воронова А. Е. Закалка семян и рассады теплолюбивых овощебахчевых культур. М., Изд-во Министерства сельск. хоз-ва СССР, 1953. Гашкова О. А. ДАН СССР, 1939, 24, 5. Генкель П. А. и Баданова К. А. Физиол. раст., 1956, 3, 5. Генкель П. А., Ин Хун-чан, Чжао Тун-фан, Шен Кун-мю. Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, 3. Генкель П. А. и Колотова С. С. Изв. Пермск. биол. н.-и. ин-та, 1934, 9, 1. Генкель П. А. и Кушниренко С. В. Физиол. раст., 1959, 6, 4. Генкель П. А. и Марголина К. П. Бот. ж. СССР, 1948, 32, 1; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949; ДАН СССР, 1951, 76; 1952, 82, 5. Генкель П. А., Сарычева А. П., Ситников О. А. Физиол. раст., 1955, 2, 5. Грачев Е. А. Землед. газета, 1875, 36. Гунар И. И. и Крастина Е. И. Кукуруза, 1957, 1. Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах. М., Изд-во АН СССР, 1952. Дроздов С. Н., Новицкая Ю. Е., Комуляйнен А. А., Курец В. К. Тр. Карельск. филиала АН СССР, 28. Петрозаводск, 1960. Елькина Е. Л. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Енилеев Х. Х. Холодоустойчивость хлопчатника и пути ее повышения. Ташкент, 1955. Есипова И. В. Сб. «Физиологические основы приемов повышения продуктивности и устойчивости растений в Сибири». Новосибирск, 1963. Жолкевич В. Н. Автореф. канд. дисс. М., 1952; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 9. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Жолкевич В. Н., Холлер В. А., Кушниренко С. В. Физиол. раст., 1961, 9, 3. Заленский О. В., Вознесенский В. Л., Пономарева М. П. и Штанько Т. П. Бот. ж., 1955, 40, 3. Зауралов О. А. Физиол. раст., 1957, 4, 6. Иванов С. М. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, сер. 3, 1935. Кодымский И. А. Агробиология, 1955, 5. Комуляйнен А. А., Лавриненко Тр. Карельск. филиала АН СССР, 28. Петрозаводск, 1960. Коровин А. И. Температура почвы и растение на Севере. Петрозаводск, 1961; Сб. «Растение и среда», 4. М., Изд-во АН СССР, 1962. Коровин А. И., Сычева З. Ф., Барская Т. А., Быстрова З. А. Сб. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964. Кушниренко С. В. Физиол. раст., 1958, 5, 3; 1960, 8, 3; 1961, 8, 3. Лебл Д. О. Автореф. канд. дисс. М., 1954. Макаро И. Л. и Кондратьева А. В. Сад и огород, 1953, 2. Макаро И. Л., Слободяник Н. И., Герасимов Б. А. Повышение посевных качеств семян овощных культур. М., Изд-во с.-х. лит., 1956. Морозова Р. С., Кушниренко С. В. Бот. ж., 1962, 5. Незговоров Л. А. и Соловьев А. К. Физиол. раст., 1958, 5, 5. Окунцов М. М. и Силева М. Н. Уч. зап. Томск ун-та, 1950, 13. Радченко С. И. Автореф. докт. дисс. Л., Изд-во АН СССР, 1961. Сисакян Н. М. «Баховские чтения», V. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951. Сторожева М. М. Сб. «Микроэлементы в сельск. хоз-ве». М., Изд-во АН СССР, 1956. Стрекова В. Ю. Физиол. раст., 1960, 7, 4; 1961, 8, 2. Сухарева В. Н. Вестн. Моск. ун-та, 1951, 2. Туманов И. И. Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М., Сельхозгиз, 1940. Хлебникова Н. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1, 2. М., Изд-во АН СССР, 1937. Школьник М. Я., Абдурашитов С. А., Боженко В. П. Тезисы докл. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1959. Штраусберг Д. В. Питание растений при пониженных температурах. М., «Наука», 1965. Шутков Д. А. Тр. объединенной научн. сессии Молдавск. филиа-

ла АН СССР, 1. Кишинев, 1959. Ш у т о в Д. А. и Б е л я е в Н. В. Изв. Молдавск. филиала АН СССР, 1955, 6(26); 1956, 2(29); 1959, 3(57). Ш у т о в Д. А., Б е л я е в Н. В., К а н д и н а Г. В. Изв. Молдавск. филиала АН СССР, 1955, 6(26). Э д е л ь ш т е й н В. И. Овощеводство. М., Сельхозгиз, 1944. B e l e h r a d e k J. Protoplasma, 1935, 8. B i e b l R. Jahrb. Wiss. Bot., 1939, 88, 3. J i n H. C. Science, 1947, 105; Nature, 1948, 162. K e s s l e r W. Planta, 1935, 24, 2. M o l i s c h H. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena, 1897. M o t h e s K. Planta, 1930, 12. P a n t a n e l l i E. Atti della reale Acad. dei Lincei, 1919, 28, 1. S a c h s J. Landwirt. Versuchs. Stat., 1860, 2. S e i b l e D. Beitr. Biol. Pflanz., 1939, 26. S e l l s c h o p P. E. a. S a l m o n S. C. J. Agr. Res., 1928, 37, 6. S p r a n g e r E. Die Gartenwiss., 1941, 16, 1. W e n t F. The experimental Control of plant growth. Publ. by the Chronica Botanica Company U. S. A., 1957. W i l h e l m A. F. Phytopath. Ztschr., 1935, 8, 4.

ВЛИЯНИЕ НИЗКИХ ОТРИЦАТЕЛЬНЫХ ТЕМПЕРАТУР НА РАСТЕНИЯ (морозоустойчивость растений)

Выше был рассмотрен вопрос о действии низких положительных температур на нехолодоустойчивые растения. Перейдем к ознакомлению с влиянием низких отрицательных температур на растение, или иначе к морозоустойчивости растений. Изучение вопросов морозоустойчивости растений имеет большое значение для нашей страны с ее континентальным и в ряде мест весьма суровым климатом. Неблагоприятное влияние низких температур особенно сильно сказывается на озимых и плодовых культурах и почти ежегодно в том или ином районе происходят сильные повреждения этих культур.

Проблеме морозоустойчивости посвящен ряд обстоятельных монографий, в которых подробно изложены как история вопроса, так и многие современные задачи ее изучения (Максимов, 1913, 1952; Васильев, 1953, 1956; Levitt, 1951; Сергеев, 1953; Проценко, 1958; Проценко и Полищук, 1948).

Попытки рассмотреть проблему морозоустойчивости, т. е. вопрос о причинах повреждения и гибели растений от мороза, относятся к тому периоду, когда физиология растений находилась еще в младенческом возрасте. Так, французские ученые Бюффон и Дюамель (Buffon e. Duhamel¹, 1737) приписывали гибель растений разрыву сосудов при замерзании растений и их оттаивании.

В конце XVIII и начале XIX в. представление о гибели растений в результате разрывов сосудов при льдообразовании и оттаивании было широко распространено. В 1830 г. появилась работа Гепперта (Göppert, 1830), который показал, что гибель растений от мороза связана не с разрывами оболочек клеток, а с потерей убитыми клетками воды и тургора. Положив начало экспериментальному микроскопическому изучению признаков морозоустойчивости растений, Гепперт, однако, сформулировал неверное вита-

¹ Цит. по: И. М. Васильев. Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР, 1956.

листическое представление о том, что растения погибают от мороза потому, что «преодолевается присущая им мера жизненной силы». Как ни важно было исследование Гепперта в своей фактической части, оно не стимулировало развития работ по морозоустойчивости; сдвиг в изучении этого вопроса начался лишь с работы Сакса (Sachs, 1860) о причинах вымерзания.

Сакс развил взгляды Тревирануса (Treviranus, 1838) о значении скорости оттаивания в сохранении растений и подтвердил установленные до него факты образования кристаллов льда не в клетках, а в межклетниках. Он не только экспериментально доказал факт образования льда в растениях, но и высказал теоретические представления о том, что гибель растений происходит не при замерзании, а при их оттаивании.

Несмотря на то что это мнение Сакса основывалось на неправильно истолкованных им опытах, как это в дальнейшем показал его ученик Мюллер-Тургау (Müller-Thurgau, 1880, 1886), высказывание Сакса, особенно в среде практиков, дожило до настоящего времени. Оттаивание безусловно играет известную роль в повреждении растений зимой, но все же гибель растения происходит главным образом при замерзании. Начиная с работ Сакса можно датировать второй период в изучении вопросов морозоустойчивости, характеризующийся строго экспериментальным подходом.

Как уже было отмечено, Сакс считал основной причиной повреждения и гибели растений быстроту оттаивания. Однако Мюллер-Тургау (Müller-Thurgau, 1886) доказал, что причиной гибели является не скорость оттаивания, а количество образовавшегося в растении льда. Последнее было подтверждено микроскопическими исследованиями Молиша (Molisch, 1897). К сожалению, дальнейшее изучение вопроса не удержалось в строгих рамках подлинного научного исследования и была введена неправильная точка зрения о специфическом температурном минимуме, при котором происходит гибель растений. По существу, эта концепция, выдвинутая Мецом (Mez, 1905) и его школой, была виталистической и закрывала дорогу к выяснению причин морозоустойчивости растений и их гибели от низких отрицательных температур. Работы этой школы подкупали высокой чувствительностью применявшихся ими методов исследования (применение термопар и гальванометра для определения температуры гибели растений). Мец и его ученики утверждали, что они определяют точку специфического минимума с точностью до одной тысячной градуса. После этих работ, казалось, дело изучения морозоустойчивости обстоит весьма просто, так как основная задача сводилась к установлению точки специфического температурного минимума для различных растений.

Огромной заслугой начинающего тогда ученого Н. А. Максимова явилось экспериментальное опровержение выводов Меца и его школы. Свои исследования Максимов начал с 1908 г. и закончил к 1913 г. Применяя ту же термоэлектрическую методику для

измерения температуры, он показал необоснованность и иллюзорность выводов Меца. Он продолжил и развил представление Мюллер-Тургау об обезвоживании клеток при действии мороза и показал, что истинной причиной повреждения и гибели растений от низких температур является давление кристаллов льда на обезвоженные клетки. Чем больше образуется льда в межклетниках, тем больше гибнет клеток. Вместо таинственного специфического температурного минимума, ничего не объяснявшего и за которым не крылось никакой материальной причины, Максимов тесно связал гибель клеток с количеством образовавшегося льда и тем самым открыл путь для дальнейшего более глубокого исследования процесса повреждения и гибели растений от действия мороза.

Совсем недавно И. М. Васильев (1956) высказал мнение, что все же существуют случаи специфического действия низкой температуры на растение. В качестве примеров подобного действия он приводит опыты ряда исследователей, которые наблюдали гибель растений в переохлажденном состоянии без образования кристаллов льда. Это, во-первых, опыты Бартецко (Bartezko, 1909) с *Aspergillus niger*, опыты Л. К. Лозино-Лозинского (1948) с парameциями, опыты Юарта (Ewart, 1898) с зелеными водорослями (спирогирой, вошерией, нителлой), а также данные Мёбиуса, (1907) с *Begonia metallica*. Последний наблюдал, что выставленная на 1—2 мин на мороз -5°C бегония не замерзла, но в тот же день нижние ее листья покрылись типичными для вымерзания пятнами и в дальнейшем погибли.

Из материала, приводимого Васильевым, можно с нашей точки зрения сделать один вывод. Все перечисленные опыты были поставлены с неморозоустойчивыми растениями и простейшими (парameции). По-видимому, в этих случаях происходила гибель не от мороза, а от нарушения обмена, характерного для нехолодоустойчивых растений. Очевидно, растения и инфузории погибали в данном случае от тех же причин, как и все нехолодоустойчивые растения. П. А. Генкель, Л. В. Баканова, Г. А. Самыгин (1965) проверили данные Мебиуса с нехолодоустойчивым растением *Begonia metallica* и пришли к совершенно иным выводам. Прежде всего было установлено, что при экспозиции в несколько минут при -5°C повреждения и гибели растения не происходит. При коротких экспозициях в течение десяти минут при температурах -7 или -10°C бегония повреждается и гибнет от образования льда в тканях. Чем больше образуется льда, тем серьезнее повреждение. Повреждение и гибель от температур порядка 2°C происходят, как и других нехолодоустойчивых растений, через 7—8 суток.

Таким образом, никакого специфического минимума действия низкой температуры и в этом случае не оказалось.

Появление в свет монографии Н. А. Максимова (1913) можно считать началом нового этапа изучения физиологии морозоустойчивости растений. Большое значение имели и имеют начавшиеся

значительно раньше, но получившие широкую известность лишь в советское время работы И. В. Мичурина по созданию морозоустойчивых сортов плодовых растений на основе общебиологических теоретических представлений, получивших позднее наименование мичуринского учения.

Остановимся несколько подробнее на работах Н. А. Максимова в связи с их большим значением для понимания всей проблемы.

Помимо установления связи между количеством образовавшегося льда в межклетниках и гибелью растений исследования Максимова позволили наметить пути сохранения растений от губительного действия льда. По его данным, огромную роль в предотвращении губительного действия от низких отрицательных температур играет химическая защита клеток. Таким защитным действием обладают растворы сахаров и ряда солей, сильно снижающие эвтектическую точку, т. е. температуру замерзания раствора.

Защитное действие раствора начинает проявляться уже в очень слабой концентрации (0,06 М) и возрастает с ее увеличением. Клетки капусты выдерживают шестичасовое действие температуры -22°C в двухмолярном растворе глюкозы.

Хлористый натрий, имеющий эвтектическую точку при $-23,3^{\circ}\text{C}$, сильно повышает устойчивость клеток, а хлористый калий, у которого эвтектическая точка лежит при $-11,1^{\circ}\text{C}$, оказывает уже меньшее защитное действие. Почти не влияет раствор сернокислого калия, у которого эвтектическая точка лежит при $-1,6^{\circ}\text{C}$. Соответственно сказанному в двухмолярном NaCl клетки красной капусты выживали при температуре -32°C , в таком же растворе хлористого калия при $-17,3^{\circ}\text{C}$ клетки были, как выражался Максимов, «едва живы», а в одномолярном растворе сернокислого калия при $-7,8^{\circ}\text{C}$ все клетки оказались уже мертвыми.

Некоторым возражением против опытов Максимова можно было выставить положение о том, что он фактически имел дело с плазмоллизированными клетками. Впоследствии было показано (Акегман, 1927) наличие защитного действия раствора глицерина, который хорошо проникает внутрь клеток. Данные Максимова по значению защитных веществ расширили и углубили представления шведского ученого Лидфорса (Lidforss, 1907), впервые указавшего на значительное накопление сахаров в вечнозеленых растениях перед их зимовкой.

Кроме того, Максимов показал, что сам по себе плазмолиз и связанное с ним обезвоживание не спасают клетки от вымерзания, если плазмолитик был взят с низкой эвтектической точкой. Он опровергал также существовавшее мнение Горке (Gorke, 1907) о причинах гибели клеток от повышения концентрации клеточного сока, так как в его опытах выжатый из растений сок оказывал не повреждающее, а защитное действие на срезы растений при их замораживании. Не присоединившись ни к одному из существовавших тогда мнений о причинах гибели растений от низких отрица-

тельных температур. Максимов выдвинул положение о том, что образующийся лед оказывает не только водоотнимающее, но механическое коагулирующее действие на коллоидальные вещества протоплазмы.

В дальнейшем опыты Максимова были продолжены американскими учеными (Chendler a. Hildreth, 1936), которые вместо срезов брали для изучения пыльцу и на этом объекте подтвердили его данные.

Затем появились многочисленные работы Шаффнита и его сотрудников (Schaffnit, 1910; Schander u. Schaffnit, 1919; Schaffnit u. Lüttke, 1932; Schaffnit u. Wilhelm, 1933) по химической теории вымерзания растений.

В этих исследованиях было показано, что снижение температуры влияет на ферментные системы и вызывает распад белков на более простые, но стойкие формы. Кроме того, накапливаются сахара и ряд других веществ, которые способствуют защите белков от коагуляции. При действии низкой температуры могут происходить и нарушения в обмене веществ, приводящие растение к повреждениям и гибели. В частности, нарушается координация работы ферментов.

В свете данных современной физиологии основным недостатком упомянутых выше работ является то, что они не учитывали и не могли учесть открытый позднее процесс закаливания растений к действию отрицательных температур.

Для понимания явления закаливания очень важным обстоятельством является факт неодинаковой морозоустойчивости растений в разное время года. Очень устойчивые зимой растения, например сибирская лиственница или ель, выносят зимой под Верхоянском морозы в -60°C , а летом погибают в течение нескольких часов при -4 , -6°C . Уже из этих фактов становится ясным, что морозоустойчивость не есть раз и навсегда данное постоянное свойство, а приобретает растением в процессе подготовки к зиме. Процесс этот получил название закаливания растений к низким температурам и был выяснен лишь в 20-х годах нашего столетия.

В осеннее время начинается процесс закаливания под влиянием изменения окружающих условий (укорочение длины дня и снижение температуры) и растение приобретает ту или иную степень морозоустойчивости соответственно своей наследственной природе. Совершенно ясно, что растения более сурового климата приобретают большую степень устойчивости, чем растения более умеренных широт. Однако условия, складывающиеся в отдельные годы, бывают иногда более, а в ряде случаев менее благоприятными для прохождения процесса закаливания. Поэтому даже очень морозостойкие растения в некоторые годы проявляют значительную чувствительность к действию низких температур, если осень не благоприятствовала их закаливанию.

Впервые термин «закаливание» был, по-видимому, использован американским ученым Гарвеем (Harvey, 1918). В 1921 г. вышла работа Роза (Rosa), который изучал закаливание капусты, кольраби, помидоров. Он обнаружил повышение морозоустойчивости у капусты, выдержанной на холоде; теплолюбивые томаты оказались не способными закаливаться. Проведя определения состава растений, автор пришел к выводу, что причиной закаливания является накопление гидрофильных коллоидов (пентозанов). Он также наблюдал увеличение устойчивости к морозу от снижения влажности почвы, а также повышение устойчивости поливами растений растворами солей. Впоследствии, однако, показано (Туманов, 1951), что с помощью одного обезвоживания достигнуть закаливания растений к морозу нельзя. Большое значение процессу обезвоживания растений для их устойчивости к морозу придавали и другие исследователи (Levitt, 1951; Levitt a. Scarth, 1936; Levitt, Siminowitch, 1940).

Работа Роза получила продолжение в другом исследовании (Newton, 1922, 1924), где были установлены отчетливые различия в водоудерживающей способности коллоидов только у закаленных растений.

Приведенные работы внесли много ценного в изучение морозоустойчивости, но ими далеко не исчерпана возможность познания всех возможных процессов, лежащих в основе явлений закаливания растений.

И. И. Туманову (1931) принадлежит современная теория закаливания, которую он и его сотрудники до настоящего времени продолжают углублять и развивать.

По представлению Туманова (1931, 1940), осенью, когда день укорачивается, а температура воздуха падает, начинается процесс приспособления растения к перезимовыванию. В ясные осенние солнечные дни растение довольно интенсивно фотосинтезирует, дыхание же у них сильно замедляется в связи с падением температуры воздуха и почвы. Естественно, что фотосинтез, как процесс в первую очередь фотохимический, значительно меньше зависит от температуры, чем биохимический процесс дыхания. В результате происходит значительное накопление сахаров, которое является первым важным условием для перезимовки. Сахара нужны растению как необходимый питательный и энергетический запас на зиму и, кроме того, они в какой-то мере предохраняют растение от действия низкой температуры. У озимых культур накапливаются главным образом глюкоза и сахароза. А. А. Рихтер (1927) констатировал у озимых культур распад сахарозы на моносахариды, что, по его мнению, способствует увеличению осмотического актива и повышению морозоустойчивости озимых хлебов.

По данным Туманова, более устойчивые сорта накапливают больше сахаров в своих тканях, чем менее устойчивые. Например, более устойчивый сорт озимой пшеницы Лютесценс 1060/10 имел в одном из опытов (19/X) в узлах кущения 6% глюкозы и

28% сахарозы, а менее устойчивый сорт Московская 02411 содержал 5% глюкозы и 15% сахарозы.

После окончания первой фазы накопления запасных питательных веществ растение становится устойчивее и способно выносить температуры не ниже -10 , -12°C . Значительно бóльшая устойчивость достигается после прохождения растением второй фазы закаливания, которая наступает после понижения температуры воздуха до -2 , -5°C . При этом и происходят те физико-химические процессы, которые связаны со значительным обезвоживанием клетки. После прохождения второй фазы закаливания растения становятся морозоустойчивыми. В частности, озимые зерновые хлеба приобретают способность переносить температуру -20 , -25°C .

По данным И. И. Туманова (1960), у плодовых растений процесс закаливания продолжается в течение всей зимы, и морозоустойчивость в самые холодные месяцы (декабрь — февраль) непрерывно возрастает.

С наступлением потепления (примерно с марта) морозоустойчивость начинает падать и полностью теряется при наступлении нового вегетационного периода. Значение укорочения длины дня для морозоустойчивости древесных растений хорошо показано в опытах с белой акацией (Богданов, 1931; Мошков, 1935): Однолетние растения акации в условиях Ленинграда вымерзают. Сокращая длину дня, Б. С. Мошков добился хорошей их перезимовки. У растений, подвергнутых действию укороченного дня, раньше созрела древесина, образовался более мощный слой пробки и они раньше завершили листопад и впали в состояние покоя. Аналогичные данные получены и другими исследователями.

В этих опытах ясно выявилась и другая сторона процесса закаливания — значение прекращения ростовых процессов для перезимовывания растений. По-видимому, одновременно с протеканием обеих фаз закаливания — накоплением углеводов и изменением свойств протоплазмы — идет процесс, снижающий интенсивность всех физиологических процессов и в первую очередь ростовых. Значение прекращения ростовых процессов было подчеркнуто И. М. Васильевым (1930, 1939, 1946) и И. И. Тумановым (1940).

Сравнительное изучение роста озимых пшениц и их морозоустойчивости, проведенное Васильевым (1956), показало наличие почти прямой зависимости между этими двумя факторами: чем интенсивнее протекал рост растений, тем ниже была их морозоустойчивость. Только одна Крымка оказалась несколько менее морозоустойчивой, чем это следовало бы ожидать по характеру ее роста.

Рост пшеницы (в убывающем порядке) и ее морозоустойчивость (в возрастающем порядке): Лютесценс 62 (яровая), Гордеиформе 10 (яровая), пырейно-пшеничный гибрид 34085, Кооператорка (озимая), Московская 2411, Сандомирка, Гостианум 237, Харьковская 917, Боровичевская, Лютесценс 329.

Показано (Туманов, 1960; Туманов и Красавцев, 1959; Красавцев, 1960), что особенно сильное увеличение морозоустойчивости происходит в самое суровое время зимы; следовательно, процесс закаливания продолжается и при отрицательных температурах. В Подмосковье растения, прошедшие процесс закаливания в природной обстановке, погибают при следующих температурах: яблоня Грушовка московская при -40°C , ель при -50°C , береза при -65°C . Используя холодильные установки фитотрона Института физиологии АН СССР, удалось показать, что тот же сорт яблони при постепенном ступенчатом охлаждении выносит температуру до -60°C , а береза, сосна, черная смородина до -195°C .

Опыты Туманова и его сотрудников расширили и углубили данные японского исследователя Сакаи (Sakai, 1956, 1958, 1960), который впервые доказал возможность получения такой высокой морозоустойчивости у растений путем их предварительного охлаждения до -30°C . Он повышал устойчивость веток шелковицы до -196°C . Сакаи, в отличие от И. И. Туманова и О. А. Красавцева, говорит не о ступенчатом, а о предварительном охлаждении. Выдерживая шелковицу в течение 160 дней в условиях жидкого азота, он наблюдал после этого явление плазмолиза в ветвях, т. е. клетки шелковицы, перенесшие влияние столь низкой температуры, оказались живыми.

В последнее время стали появляться работы, в которых высказывается мысль о том, что повреждения и гибель растений связаны не с образованием кристаллов льда, а с изменением обмена веществ. Этой точки зрения придерживается Л. И. Сергеев (1953), однако он не приводит экспериментального подтверждения. В связи с этими критическими замечаниями Г. А. Самыгин (1955) подверг новой экспериментальной проверке данные Н. А. Максимова на примере листьев лимона и полностью их подтвердил.

Н. М. Сисакян и Б. А. Рубин в совместных работах (Сисакян и Рубин, 1944; Рубин и Сисакян, 1949) показали, что у более морозостойких сортов плодовых культур синтетическая способность растений преобладает над гидролитической. Аналогичные результаты получены для озимой пшеницы, тополя, яблони (Белкин, 1960).

М. М. Окунцов и О. Ф. Аксенова (1960) обнаружили, что у озимой пшеницы при перезимовке происходит глубокая перестройка дыхательных систем. В процессе закаливания наблюдается увеличение активности пероксидазы и значительно инактивируется аскорбиноксидаза и особенно полифенолоксидаза. Одновременно накапливается значительное количество восстановленной формы аскорбиновой кислоты. На основании полученных данных авторы полагают, что пероксидаза является одним из основных ферментов дыхательной системы у зимующих растений.

По данным М. М. Окунцова и М. Н. Силевой (1950), при закаливании процент плазмолизированных клеток возрастает. Авторы склонны считать, что под влиянием низких температур пер-

оксидаза переходит на другой белковый носитель. При этом пероксидаза может изменить свои свойства и стать более активной в условиях пониженных температур. В обосновании своей точки зрения авторы ссылаются на данные Тода (Todd, 1953), который доказал это для пероксидазы картофеля, хранившегося при температуре 2° С, а затем перенесенного в 25° С.

Во всяком случае данные Окунцева и Аксеновой заслуживают внимания и проливают некоторый свет на изменения, происходящие у растений в процессе перезимовки. Они хорошо подтверждают представления Б. А. Рубина (1949, 1960) о приспособительном характере дыхания и об его изменениях в процессе онтогенеза (Рубин и Соколова, 1949).

Отмечено также значительное возрастание активности пероксидазы в зимний период (Маринчик, Курбатова, 1960) у ряда древесных пород во вторую половину зимы и весной (Сергеев и др., 1961). Имеются данные, что в течение годичного цикла происходят значительные изменения в дыхательной системе однолетних побегов у розоцветных: активность полифенолоксидазы к середине зимы понижается, а цитохромоксидаз в это время повышается.

Установлен интересный факт в отношении дыхания. По данным И. К. Богдан (1960), при переходе воды в лед происходит уменьшение содержания свободной воды. Уменьшение содержания свободной воды приводит к расстройству дыхательной системы, уменьшается поглощение кислорода и дыхание переходит в анаэробное. По данным автора, более зимостойкие пшеницы (Лютесценс 329 и Гостианум 237) по мере похолодания отличаются большей интенсивностью поглощения кислорода по сравнению с менее зимостойкими сортами.

А. В. Благовещенский (1938, 1949, 1960) подчеркивает большое значение качества ферментов для морозоустойчивости растений. Под качеством ферментов автор понимает их способность снижать энергетический порог катализируемых ими реакций. Так, по его данным (Благовещенский, 1960), у неморозоустойчивого хинного дерева для каталазы листьев термический коэффициент $Q_{10}=3,73$, а у морозоустойчивого самшита $Q_{10}=1,44$.

Представления Благовещенского о качестве ферментов подверглись экспериментальной критике со стороны Б. А. Рубина (1949), который показал, что величина Q_{10} не является постоянной для различных частей растения и, кроме того, изменяется в зависимости от развития растения и окружающих условий. Во всяком случае это свойство, по-видимому, может иметь значение скорее для холодоустойчивости, чем морозоустойчивости. Поэтому вряд ли случайно, что автор находит существенные различия у теплолюбивых растений. У морозоустойчивых растений различия, по данным самого А. В. Благовещенского, очень невелики. Так, для каталазы зимостойкой пшеницы $Q_{10}=1,35$, а у среднезимостойкой Дюрабль $Q_{10}=1,78$. Несомненный интерес представляют данные о том, что у устойчивых растений, в отличие от неустойчивых, зи-

мой преобладает кислородный тип дыхания, а не анаэробный (Шатилов, 1950).

Новую точку зрения, или даже теорию морозоустойчивости, как ее называет сам автор, выдвигает Левитт (Levitt, 1962; Kohn, Waisel, Levit, 1963). Согласно этой теории, исключительная роль в морозоустойчивости принадлежит сульфгидрильным группам в белках протоплазмы. Отрицательную роль в морозоустойчивости играют, по его мнению, дисульфидные группы. Как известно, сульфгидрильные группы могут легко переходить в дисульфидные. По Левитту, при обезвоживании клетки наблюдается выход воды из межмолекулярных промежутков и происходит сближение молекул белка. В этих условиях обладающие высокой реакционной способностью сульфгидрильные группы реагируют, образуя межмолекулярную дисульфидную связь.

При быстром оттаивании льда, образовавшегося как внутри, так и вне клеток, происходит заполнение водой межмицеллярного пространства, и гидростатическое давление воды оказывает действие на связи между молекулами белка. При этом происходит разрыв образовавшейся водородной связи, обладающей меньшей энергией по сравнению с дисульфидной связью, что и приводит протоплазму к гибели. При медленном оттаивании льда денатурации не наблюдается. Лед, оказывая механическое давление на соответствующие связи, вызывает денатурацию белков и может, таким образом, повреждать содержимое клетки растения. Следовательно, по теории Левитта, для повышения морозоустойчивости растений необходимо предотвратить сближение молекул белка друг с другом при образовании дисульфидных связей. Увеличение осмотического давления и повышение содержания связанной воды должны способствовать возрастанию морозоустойчивости, так как при этом уменьшается опасность сближения молекул. Усиленное образование сульфгидрильных групп во время первой фазы закаливания способствует повышению морозоустойчивости растений (Levitt, Sullivan, Johansson, Pettit, 1961; Levitt, Sullivan, Johanson, 1962). Увеличение содержания сульфгидрильных групп было найдено у разных растений (камнеломка, капуста, сосна, пшеница).

Концепция Левитта интересна как первая серьезная попытка объединить теорию механического повреждения кристаллами льда с биохимическим направлением исследования вопросов морозоустойчивости. Кроме того, Левиттом и его сотрудниками несомненно доказано значение сульфгидрильных групп в морозоустойчивости растений. В то же время нельзя не отметить некоторой односторонности его концепции. Большая устойчивость обезвоженного протопласта, констатированная многими авторами, не вполне укладывается в теоретические представления, выдвинутые Левиттом.

Подводя итоги биохимическому изучению морозоустойчивости, следует отметить крайнюю неполноту и отрывочность имеющихся

по этому вопросу сведений. Все же некоторые выводы можно сделать. Прежде всего биохимические изменения происходят при подготовке растения к покою и при впадении в него — то, что И. И. Туманов (1955) называет зимостойким состоянием. Процесс закаливания или перехода растения в состояние покоя связан в первую очередь с изменением биохимизма растений. При этом, как известно, изменяется направление обмена веществ, а также и качество ферментов. Одни дыхательные системы сменяют другие, а интенсивность обмена резко снижается. В организме при переходе к покою образуются различные комплексные соединения — гликопротеиды, липопротеиды, накапливаются сахара, дубильные вещества и липоиды. Белки становятся более устойчивыми. Очевидно, у более морозоустойчивых групп, у таких, например, как плодовоягодные растения, устойчивость возрастает главным образом за счет комплексобразования, а у травянистых растений (озимые злаки) происходит превращение белков в более простые и устойчивые формы. Количество свободной воды уменьшается, а связанной увеличивается (Соловьева, 1937; Маринчик и Курбатова, 1960; Сулейманов, 1960 и др.). Все это способствует снижению реакций гидролиза и преобладанию синтетических реакций. Гормоны роста блокируются, количество физиологически активных веществ резко снижается. Количество нуклеиновых кислот, по крайней мере в свободном виде, сильно снижается.

Все биохимические процессы, которые будут способствовать образованию кристаллов льда внутри протоплазмы, могут послужить основой для повреждения и гибели растений. Усиление интенсивности дыхания и гидролитических реакций, вызванное оттепелью или другими причинами, естественно поведет к увеличению накопления свободной воды и создаст угрозу для образования в последующем кристаллов льда, являющихся непосредственной причиной вымерзания. Этому же будет способствовать степень закаливания, которая может увеличивать опасность образования кристаллов льда.

И. И. Туманов (1951) отмечает некоторые отклонения, наблюдающиеся от установленных Максимовым закономерностей. Так, по данным самого же Н. А. Максимова (1913), срезы красной капусты выживают в растворе хлористого натрия при -32°C , между тем как эвтектическая точка этой соли -21°C ; хлористый кальций, несмотря на очень низкую эвтектическую точку -55°C , оказывал меньшее защитное действие, чем хлористый натрий. Последнее можно объяснить тем обстоятельством, что Максимов работал с незакаленными объектами и повышенная в результате действия хлористого кальция вязкость протоплазмы способствовала более быстрой гибели клеток; хлористый натрий оказывает на вязкость протоплазмы слабое влияние.

Исследование Т. С. Сулакадзе (1945) позволяет расширить и углубить представление об изменениях в протоплазме клеток при закаливании и льдообразовании. Было выяснено, что особенно ве-

лико защитное действие проникающего раствора сахарозы для льдообразования, и оно связано со значительным количеством незамерзшей воды при сильных морозах. И. И. Туманов (1951) склонен объяснить это явление переохлаждением. Вероятнее же, что это явление скорее может быть объяснено значительным содержанием связанной воды у закаленных растений. Оказалось, что защитное действие двухнормального раствора сахарозы спасло закаленные клетки коры яблоки при воздействии температуры — 37°С; закаленные листья красной капусты в двухнормальном растворе сахарозы выдерживали температуру до —29°С, а незакаленные всего только до —13,5°С.

В опытах Сулакадзе (1945) выяснилась значительно бóльшая устойчивость закаленных клеток к действию кристаллов льда по сравнению с незакаленными. М. Ф. Бугаевский (1940) при изучении замерзания срезов у тканей молодых растений пшеницы установил последовательность в льдообразовании. Сначала лед образовывался на поверхности клеток, а затем уже внутри клеток. По данным Г. А. Самыгина (1960), Г. А. Самыгина и Н. М. Матвеевой (1960), в зависимости от скорости охлаждения получают разные типы льдообразования. При медленном замораживании лед образуется вне клеток, и они по большей части остаются живыми после оттаивания. Однако иногда может происходить гибель растений и от внеклеточного льда благодаря отсасыванию воды льдом и высушиванию клеток. При более быстром охлаждении вода замерзает между стенкой клетки и протопластом, и в этом случае происходит повреждение поверхностных слоев протоплазмы. При очень быстром замораживании вода совершенно не успевает выйти из протопласта, и лед образовывается внутри плазмы клетки. При этом клетка сразу темнеет и отмирает.

Несколько иное представление о причинах повреждения и гибели растительных клеток от мороза было высказано В. С. Ильиным (Ijijin, 1933). Он считал, что смерть клеток при замерзании растений, так же как и в случае влияния засухи (Ijijin, 1930), обусловлена механическим повреждением протоплазмы при потере ею воды и последующем набухании при оттаивании. Набухание протоплазмы, по этому представлению, не успевает следовать за насыщением воды вакуолей и при этом может происходить ее разрыв. В качестве защитных мер у некоторых растений происходит заполнение вакуоли маслом или другими незамерзающими и невысыхающими веществами. В этом же направлении действует и мелкоклетчатость, часто наблюдающаяся у растений с вечнозелеными листьями. По Ильину, мелкоклетчатость и вытянутая форма клеток способствуют меньшему перемещению протоплазмы при изменении объема клетки.

Следует отметить, что соображения В. С. Ильина, несомненно, должны были бы играть значительную роль в морозоустойчивости у клеток, не прошедших закаливание. У закаленных клеток, имеющих обособленную протоплазму (см. стр. 164), эта опасность не

так велика. По данным А. Я. Перка (1953), проницаемость протоплазмы для воды у клеток зимующих растений значительно больше изнутри, чем снаружи. Таким образом, опасность чрезмерного поглощения воды вакуолей вряд ли может иметь место при оттаивании растений.

В настоящее время является установленным, что наиболее сильно повреждаются растения в случае образования кристаллов льда в протоплазме (Бугаевский, 1939, 1940, 1947; Туманов, 1940; Siminovitsh, a. Scarth, 1938; Levitt, 1941). Естественно, что это происходит при гораздо более низких температурах, особенно у закаленных растений, клетки которых сильно обезвожены и, кроме того, часть (до 20%) воды клеток находится в связанном состоянии. Скарт (Scarth, 1944) в своем исследовании приходит к близким Ильину выводам о механическом повреждении протоплазмы клеток. По его данным, эктоплазма при обезвоживании уплотняется и делается хрупкой. При ее оводнении во время оттаивания набухающая мезоплазма разрывает непрочную эктоплазму, что и является причиной непосредственной гибели клеток.

Следует заметить, что Этц (Etz, 1939), подвергнув экспериментальной проверке работы Ильина по сохранению плазмолизированных (обезвоженных) клеток при высыхании, установил, что в опытах последнего сохранялась не протоплазма, а более устойчивые тонопласты. Таким образом, очень интересные данные Ильина не получили должного экспериментального подтверждения. Не соответствуют они и результатам опытов Г. А. Самыгина (1960), производившего непосредственные наблюдения за мороженых клеток под микроскопом, а также при применении флуоресцентной микроскопии. Автор установил гибель клеток при их замерзании и образовании кристаллов льда именно при замораживании, а не при оттаивании. К аналогичным выводам пришел и О. А. Красавцев (1960).

Во всяком случае данные Ильина вызвали интерес к изучению свойств самой протоплазмы в зимний период. Особенно много внимания этому вопросу уделили немецкие физиологи (Kessler, 1935; Kessler u. Ruhland, 1938), которые на основании своих исследований пришли к выводу об отсутствии прямой связи между осмотическим давлением и кислотностью клеточного сока и явлениями морозоустойчивости. В качестве основного изменения, связанного с морозоустойчивостью, авторы выдвинули вязкость протоплазмы; с увеличением вязкости протоплазмы возрастает и морозоустойчивость, с уменьшением ее — морозоустойчивость падает. Очень важным свойством они считают степень гидратации протоплазмы, которая увеличивается во время закаливания растений. При этом происходит уменьшение объема вакуоли и увеличение объема протоплазмы. Авторам удалось показать увеличение ядер почти вдвое. Авторы подчеркивают также наличие тесной связи между повышением морозоустойчивости и состоянием покоя.

Большую роль в проблеме морозоустойчивости играет состояние покоя у растений. Под зимним покоем мы понимаем значительное снижение интенсивности обмена веществ и его направленности, а также остановку видимого роста, связанную с глубокими изменениями протопласта и запасных веществ клеток в зимнее время. Не рассматривая всей литературы, относящейся к вопросу покоя растений (Molisch, 1909; Johannsen, 1900, 1902; Vegis, 1955, 1964; Генкель и Окнина, 1948, 1964; Нестеров, 1962), остановимся лишь на представлениях о природе состояния покоя. Под покоем понимается определенный период в жизни растений, связанный с ежегодными сезонными изменениями климата, приводящими к определенному ритму ростовых процессов. Покой характеризуется значительным снижением интенсивности физиолого-биохимических процессов, изменением их направления, глубокими структурными изменениями протопласта растительной клетки и почти полным прекращением видимого роста.

Большинство авторов различают: органический, или глубокий покой и покой вынужденный. При органическом покое растение не удается вывести из этого состояния. При вынужденном покое растение сравнительно легко выходит из состояния покоя при перенесении его в благоприятные условия.

Условность предложенного деления видна из того, что путем воздействия различными сильными средствами (эфиризация, теплые ванны, этиленхлоргидрин, ранения и др.) все же удается вывести растение из состояния покоя, хотя при переносе в благоприятные условия оно из этого состояния и не выходит. Очевидно, у многих растений есть определенный, иногда небольшой, период органического покоя, из которого растение нельзя вывести; затем растение переходит в глубокий покой, из этого состояния его уже можно вывести путем применения сильных воздействий. Из фазы вынужденного покоя растение выходит легко, если его поставить в благоприятные условия.

Глубина покоя не остается постоянной — возрастает до января, февраля, а затем начинает падать. Некоторые растения отличаются очень глубоким, но коротким периодом покоя, другие имеют очень глубокий и длительный покой, третьи обладают не очень глубоким, но длительным покоем.

На основании вышеизложенного можно говорить о наличии трех этапов в состоянии покоя: 1) органический покой (растение нельзя вывести из этого состояния искусственным путем); 2) глубокий покой (для выведения из состояния покоя необходимо сильное воздействие); 3) вынужденный покой (растение легко из него выходит при перенесении его в благоприятные для роста условия).

Естественно, что между этими тремя этапами покоя имеются постепенные переходы. Особенно нерезки разграничения между

концом глубокого и началом вынужденного покоя, почему многие исследователи и не отличают этапа глубокого покоя.

Л. И. Сергеев с сотрудниками (1961) различает четыре этапа годичной периодичности у древесных растений: 1) период роста побегов, 2) период «скрытого роста», 3) период «глубокого покоя» и 4) период вынужденного покоя.

В предложенной авторами схеме не очень ясен период «скрытого роста». Поскольку отмечается, что в это время идут процессы дифференциации, то назвать его периодом «скрытого роста» вряд ли возможно, так как дифференциация есть третий этап видимого роста. Очевидно, лучше всего разделить годичный цикл растений на период вегетации и период покоя. В течение вегетации ростовые процессы протекают не непрерывно. Более того, вегетация может быть прервана летним покоем, но во время вегетации все физиологические процессы идут со значительной интенсивностью, а в состоянии покоя (летнего или зимнего) интенсивность физиологических процессов сильно замедляется. Следует отметить, что органический и глубокий покой могут проходить или одновременно, или органический покой может предшествовать глубокому.

Большинство авторов, занимающихся изучением морозоустойчивости, отмечают важное значение покоя для перезимовавших растений. И. М. Васильев в труде «Зимостойкость растений» (1953) отводит большое место вопросу о значении состояния покоя для морозоустойчивости. В то же время он считает осенне-зимний покой косвенным приспособлением, в значительной мере определяющим зимостойкость растений.

И. М. Васильев (1953) рассматривает состояние покоя для трех групп растений: 1) древесных и кустарниковых пород северной переменной зоны; 2) травянистых растений; 3) субтропических растений.

Основываясь на литературных данных, он приходит к выводу, что для первой группы характерно наличие наиболее глубокого покоя. Он подчеркивает относительность покоя, так как обмен веществ в состоянии покоя у них полностью не прекращается. Наиболее глубоким покоем обладают, по его мнению, однолетние почки; многолетние почки часто совсем не имеют покоя и идут в рост сразу же, как только создаются для этого благоприятные условия. Автор отмечает наличие хорошо выраженного покоя в камбии, а также необходимость охлаждения различной длительности для прохождения покоя. Ссылаясь на данные Е. С. Мороза (1948), он подчеркивает большую длительность покоя у растений более южных районов по сравнению с более северными.

Ко второй группе Васильев относит травянистые растения и рассматривает покой в основном для озимых злаков. Он правильно трактует вопрос о том, что для этих растений покой является способом остановить рост. Последнему свойству автор склонен придавать едва ли не основное значение в явлениях морозоустойчивости. Однако он не учел наличие группы многолетних травя-

нистых растений, для которых органический покой, так же как и для древесных и кустарниковых пород, является обязательной фазой, обуславливающей нормальный рост.

Наконец, зимующие растения субтропической зоны имеют слабо выраженный покой. Ссылаясь на данные В. Н. Покровского и С. Г. Меграбяна (1937), автор отмечает отсутствие покоя у индийских (асамских) форм чая в условиях Аджарии, в то время как ряд китайских форм чая имеют покой и приостанавливаются в росте до наступления зимних холодов.

Необходимо подчеркнуть, что, по данным Г. В. Надарая (1938) и М. М. Гочолашвили (1940), морозостойкость субтропических растений определяется в зависимости от вхождения их в состояние покоя.

Перейдем к более глубокому знакомству с процессами, происходящими в клетках растений, находящихся в состоянии покоя.

Прежде всего в осенне-зимний период происходят глубокие превращения запасных питательных веществ. Эти превращения питательных веществ известны еще с работ А. С. Фаминцына и И. П. Бородина (Famintzin u. Borodin, 1867), Ф. Руссова (Russov, 1882), А. С. Гребницкого (1884), И. Сурожа (1890), К. Перетолчина (1904) и др.

Вопросу об изменении содержания питательных веществ и их форм посвящено достаточное число работ (Проценко и Полищук, 1948; Мининберг, 1948; Поплавокий, 1950, 1953, 1956; Генкель и Окнина, 1964; Петровская, 1955; Проценко, 1958; Сергеев, Сергеева и Мельников, 1961 и др.).

Не останавливаясь подробно на изложении всех этих работ, можно отметить, что у древесных пород в осенне-зимний период происходит распад крахмала и накопление жиров и сахаров. У наиболее морозоустойчивых древесных растений накапливается больше жиров, а у менее устойчивых — сахаров.

К. Перетолчин (1904) на примере дуба и липы показал тесную связь между глубиной покоя и превращением запасных веществ. У дуба, имеющего неглубокий покой, только небольшая часть крахмала переходит в жиры, а у липы, имеющей очень глубокий покой, большая часть крахмала переходит в жиры. Большое накопление жиров в наиболее устойчивых в отношении перезимовки тканях винограда отметили И. А. Муромцев и В. И. Локонова (1960).

Большинство авторов описывают наличие у растений двух крахмальных максимумов — осенью и ранней весной. Весенний максимум наблюдается перед выходом растения из покоя; он как бы необходим для разгрузки клеток от высокой концентрации растворимых веществ (сахаров), для усиления их физиологической активности. В форме крахмала имеется очень удобный, осмотически неактивный, резерв углеводов, который всегда легко мобилизовать по мере необходимости. В то же время при низких температурах образование крахмала, в процессе фотосинтеза, затруд-

нено и вследствие этого идет накопление сахаров (Заленский, 1955).

Е. З. Окнина и Е. И. Барская (1956) по появлению отложений крахмала в корешках стратифицированных семян плодовых деревьев предложили диагностировать окончание процесса стратификации, т. е. окончание прохождения состояния покоя.

В работах с пшеницей (Гунар и Силева, 1954) и плодовыми культурами (Сергеев с сотрудниками, 1961) выяснено, что у более морозоустойчивых пород появляются олигосахара, в частности рафиноза. А. А. Христо (1961) также констатировал наличие корреля-

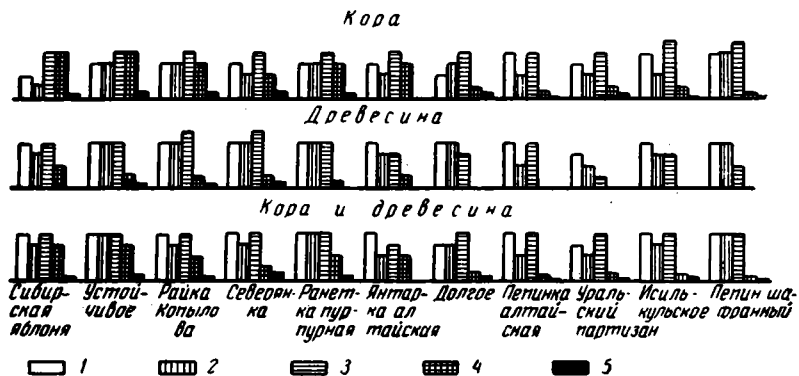


Рис. 19. Содержание сахаров в однолетних побегах яблони (по Христо):

1 — глюкоза, 2 — фруктоза, 3 — сахароза, 4 — рафиноза, 5 — неизвестный сахар

ции между накоплением рафинозы и какого-то неизвестного сахара, по-видимому стахиозы, у наиболее морозоустойчивых яблонь в условиях Сибири (рис. 19 и 20). Имеются наблюдения (Parker, 1957), свидетельствующие об увеличении содержания глюкозы, фруктозы и рафинозы в листьях, корнях и ветвях сосны в зимний период.

Обнаружена зависимость между содержанием сахарозы в шелковице и морозоустойчивостью этого растения и отсутствие подобной связи с содержанием многоатомных спиртов (Sakai, 1960, 1961). Отмечено увеличение содержания моносахаридов зимой у более устойчивых растений (Проценко и Полищук, 1948). Такая же закономерность наблюдалась в цветочных почках яблони и вишни; в почках вишни обнаружено присутствие еще одного сахара из группы пентоз (Окнина и Пустовойтова, 1960).

И. И. Туманов и Т. Н. Трунова (1957) считают, что защитную роль выполняют в основном моносахара. Противоречие между данными вышеупомянутых авторов легко устраняется, если допустить, что в более суровых условиях Урала и Сибири действительно происходит интенсивное накопление олигосахаров, а в менее суро-

вых условиях Москвы, Мичуринска и Украины этого обычно не происходит. Нам кажется это вероятным потому, что накопление олигосахаров можно связать не только с приобретением высокой морозоустойчивости, но и с их переводом в менее доступную форму. Весьма вероятно, что накопление сахарозы связано с ее защитным действием и непосредственным влиянием на уменьшение чувствительности протоплазмы к воздействию неблагоприятных условий.

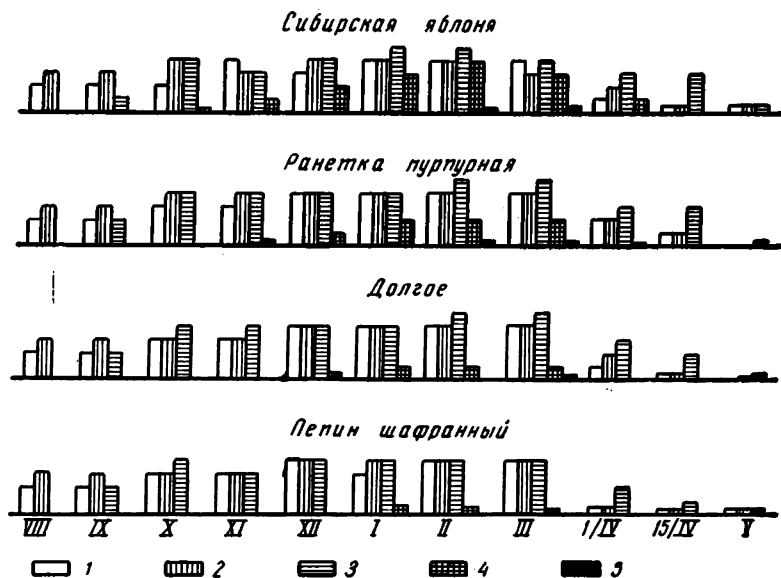


Рис. 20. Содержание сахаров в однолетних побегах яблони разных сортов (по Христо):

1 — глюкоза, 2 — фруктоза, 3 — сахароза, 4 — рафиноза, 5 — неизвестный сахар

Следует обратить внимание на образование запасных питательных веществ комплексного характера в состоянии зимнего покоя, отмеченное Е. З. Окниной и Е. И. Барской (1954, 1957).

В осенне-зимний период у древесных растений идет образование липоидно-белковых соединений. В некоторых случаях они обнаруживают реакцию на дубильные вещества, которые, возможно, ими адсорбированы. А. И. Бобрышева и Е. З. Окнина (1960) установили обильное образование веществ комплексной природы у очень морозоустойчивого растения черной смородины.

Из всего изложенного следует одно новое, недостаточно подчеркнутое в литературе положение, что глубокое прекращение запасных веществ имеет только частично защитное, в отношении действия низких температур, значение. Возможно, что главное значение этих изменений заключается в переводе ряда веществ в

малодоступную форму, что способствует снижению интенсивности обмена. Последнее обстоятельство подчеркивалось ранее Иогансеном (Johannsen, 1902). Такое же значение имеет и образование веществ комплексного характера (Бобрышева и Окнина, 1960).

О значительном снижении интенсивности обмена веществ в зимнее время в растительном организме свидетельствуют экспериментальные данные Н. А. Максимова (1908), который установил снижение дыхания у ряда древесных растений в зимнее время. По его определениям, дыхание зимой составляет $\frac{1}{200}$, $\frac{1}{400}$ нормального дыхания, характерного для периода вегетации. Это же явление отмечают П. А. Генкель и Л. С. Литвинов (1930); они показали отсутствие фотосинтеза у перезимовавших под снегом листьев вечнозеленого растения копытня. Установлено отсутствие зимнего фотосинтеза у хвои сосны (Иванов и Орлова, 1931). У растения маргаритки отмечено отсутствие фотосинтеза зимой даже при перенесении растения в благоприятные условия и его наличие весной у перезимовавших листьев (Генкель и Морозова, 1957, 1959). Весной фотосинтез, хотя и слабый (3—4 мг в час на 1 дц²), все же происходит (Морозова, 1961). Не обнаружен фотосинтез у вишни в январе и феврале (Zeller, 1951).

В течение зимы у вечнозеленых растений наблюдаются весьма значительные изменения в расположении хлоропластов. Происходит их скучивание (Рязанцев, 1930; Генкель и Барская, 1960, Барская, 1961), у некоторых растений грани располагаются в несколько слоев, сами размеры хлоропластов почти в два раза уменьшаются, липофильные гранулы скопляются ближе к поверхности хлоропласта (Генкель и Морозова, 1957, 1959; Морозова, 1959); оболочка в это время становится хорошо заметна (Морозова и Белавцева, 1960; Морозова, 1961). Снижение дыхания и прекращение процесса фотосинтеза, очевидно, тесно связаны с глубокими структурными изменениями в протоплазме и органоидах клетки.

Наиболее значительные изменения при переходе растения в покой происходят в протоплазме клеток. П. А. Генкелем и Е. З. Окниной (1945, 1948, 1964) было открыто весьма своеобразное явление, получившее название процесса обособления протоплазмы, которое происходит осенью, после фазы накопления запасных питательных веществ, при снижении температуры до —3—5° С. Плазмодесмы клеток, соединяющие протопласты соседних клеток, разобщаются и втягиваются внутрь клеток, протоплазма выходит из стенок и обособляется. При этом, наблюдая в микроскоп, часто можно видеть картину, внешне напоминающую плазмолиз — отхождение протоплазмы от стенок клеток. Однако такое отхождение протоплазмы от стенок наблюдается далеко не всегда и не у всех клеток, а только в случае значительного их обезвоживания. Число клеток с обособленной протоплазмой обычно возрастает с ноября до конца января или даже до начала февраля, а затем начинает убывать.

Самым важным в этом процессе является не морфологическая сторона процесса обособления — отхождения протоплазмы от стенок клеток, а физиологическое разобщение клеток, т. е. нарушение связи между клетками путем втягивания плазмодесм и выхода протоплазмы из оболочки клетки (рис. 21—23). Всего вероятнее, что поры, через которые ранее проходили плазмодесмы, заполняются фосфатидами, которыми, как известно (Hansteen-Cranpeг, 1922), весьма богаты целлюлозные оболочки растений. У древесных растений обособленная протоплазма клетки покрывается липоидным слоем, часто содержащим примесь дубильных веществ; у большинства травянистых растений сплошной липоидный слой не образуется. Запасные питательные вещества образуют сложные белково-липидные комплексы (Окнина и Барская, 1957). Изменения в клетке идут в сторону увеличения ее гидрофобности (увеличение содержания липоидов) и уменьшения содержания свободной воды. Количество связанной воды в зимний период возрастает (Соловьева, 1937).

Переходя к более подробному описанию процесса обособления протоплазмы, следует заметить, что еще в начале века Булерт (Buhlert, 1906) описывал его как зимний плазмолиз, а Гарвей (Harvey, 1918) — как своеобразное инцистирование, причем у клеток с обособленной протоплазмой неправильно отмечал образование целлюлозной оболочки. Кетер (Kater, 1927), а затем Миддендорф (Middendorf, 1939) описали этот процесс в семенах под названием плазмолиза.

Из изложенного видно, что до работ П. А. Генкеля и Е. З. Окниной (1945, 1948) это явление наблюдалось, но не было понято его настоящее значение; авторы описывали этот процесс обособления протоплазмы как плазмолиз, хотя в его основе лежат отнюдь не осмотические явления, а глубокие изменения обмена. Само понятие «обособление протоплазмы» и его значение были выяснены в упомянутых выше работах П. А. Генкеля и Окниной (1945, 1948) и ряде других (Генкель, 1948; Генкель и Ситникова, 1950, 1954; Сатарова, 1948, 1950; Окнина, 1948, 1953; Ситникова, 1950, 1956; Петровская, 1954, 1955; Пененжек и Висьневская, 1954; Коломиец, 1955; Кыдрев и Салчева, 1955; Христов, Георгиев, Москов, 1956; Окнина и Барская, 1957; Лупарева, 1958; Родченко,

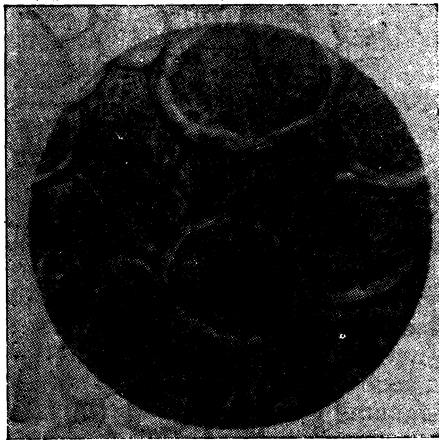


Рис. 21. Обособление протоплазмы в корнеклубнях гладиолуса (по Сатаровой)

1959; Москов, 1959; Суркова, 1962; Chirilei, 1953; Chirilei, Stoian, 1957 и др.).

Какое же значение в морозоустойчивости растений имеет процесс обособления протоплазмы?

Феномен обособления протоплазмы, несомненно, подтверждает теоретические представления Н. А. Максимова (1913) о повреждающем действии кристаллов льда, образующихся в межклетни-

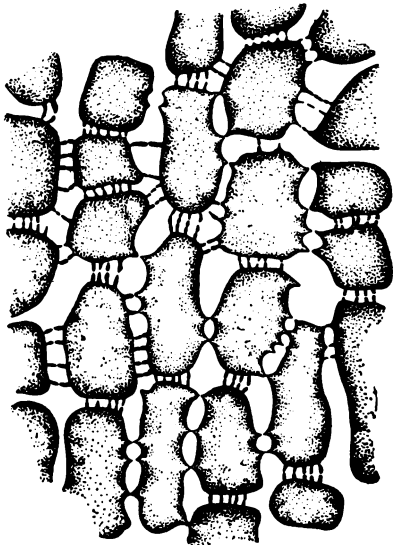


Рис. 22. Плазмодесмы в клетках вегетирующих растений ясеня *Fraxinus excelsior* (по Ситниковой)

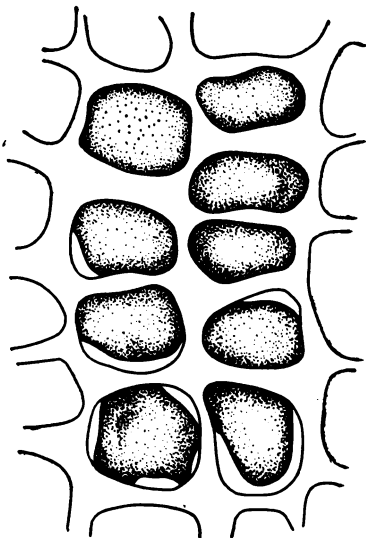


Рис. 23. Обособление протоплазмы в клетках коры в состоянии покоя у растений ясеня *Fraxinus excelsior* (по Ситниковой)

ках, на обезвоживающуюся протоплазму клеток и, в частности, на ее поверхностный слой.

Легко понять, что наличие обособления протоплазмы полностью сводит на нет отрицательное действие кристаллов льда, давящих на оболочку клетки, так как протоплазма уже вышла из оболочки. Однако защитная функция процесса обособления протоплазмы сводится, очевидно, не только к устранению механического давления льда на протоплазму. Вторым ее значением является перерыв путей кристаллизации. Отсутствие протоплазматической связи между клетками препятствует процессу кристаллизации воды, который может быстро распространяться по тканям при наличии плазмодесм. Наконец, при обезвоживании не наблюдается отрицательного тургора, и протоплазма не испытывает тех больших натяжений, которые возникают при сильном обезвоживании во время вегетации, когда процесса обособления протоплазмы не

происходит. Таковы, по нашему мнению, основные значения процесса обособления протоплазмы в морозоустойчивости растений.

Явление обособления протоплазмы свидетельствует о большой сложности процесса подготовки растения к зимнему периоду. Для того чтобы происходил процесс обособления протоплазмы, необходимо глубокое изменение направленности обмена веществ в сторону образования липоидов и малоподвижных комплексов запасных веществ, что и приводит к снижению интенсивности физиолого-биохимических процессов и к прекращению роста.

Следует отметить особенно интенсивное накопление липоидов в образовательных тканях и в первую очередь в точках роста и камбиальной ткани. О том, как возник процесс обособления протоплазмы, можно составить представление из знакомства с работами, посвященными изучению ростовых процессов в растениях. По данным Тимана и его сотрудников (Thimann a. oth. 1948, 1951; Thimann, 1949), влияние ауксинов на рост тесно связано с дыханием и превращением веществ. Боннер (Bonner, 1936) установил на колеоптилях овса непосредственную зависимость роста от дыхания; при обработке цианидом рост подавлялся одинаково с дыханием. В дальнейших опытах Тимана в качестве ингибитора дыхания брался не цианид, который влияет на любой вид дыхания, а более специфические ингибиторы (монойодуксусная кислота и др.), тормозящие различные дегидразы. При этом выяснилось, что ингибиторы, вызывающие полную приостановку роста, оказывают лишь небольшое влияние на общее дыхание. Отсюда был сделан вывод, что только небольшая часть энергии дыхания используется на рост. Следующим этапом этих работ было установление ускоряющего действия кислот, входящих в цикл Кребса, на рост растений. На этом основании и было сделано заключение, что дыхание связано с ростом — дыхание роста.

По данным Тимана и его сотрудников, по мере роста накапливаются вещества, влияющие на ход цикла Кребса и таким путем тормозящие рост. Гетероауксин рассматривается ими как вещество, защищающее превращение кислот, происходящее в цикле Кребса, от образующихся в растениях веществ, тормозящих рост. Действие ингибиторов (йодацетат, арсенит и Na-флюорид) противоположно действию гетероауксина (Christensen a. Thimann, 1950). В то время как гетероауксин способствует превращению жиров в сахара, ингибиторы тормозят этот процесс. Таким образом, в растениях при помощи образующихся в них естественных тормозящих рост веществ создаются условия, при которых обмен веществ идет в сторону образования жиров и остановки ростовых процессов. Очевидно, изменение работы КоА в этом направлении характерно для состояния покоя.

Вегис (Vegis, 1955, 1964) считает, что, исходя из этих работ, можно понять и образование сплошных липоидных слоев у ряда древесных растений. Очевидно, всякая остановка роста связана с изменением обмена в сторону образования жиров и жироподоб-

ных веществ. Отсюда понятно и значительное увеличение жиров у всех растений в состоянии покоя. С нашей точки зрения в процессе эволюции у древесных растений и выработалось свойство образовывать сплошной липоидный слой на поверхности протоплазмы, что способствует увеличению морозоустойчивости и перезимовке растений.

Из особенностей протоплазмы закаленных (покоящихся) растений следует отметить большую структуризацию (зернистость) плазмы и скопление хлоропластов около ядра. По данным Т. С. Сулакадзе (1949) рН клеточного сока у закаленных растений лежит в более кислой области, гН сдвинуто в сторону окисления, наблюдается высокая дисперсность коллоидов, вязкость и эластичность протоплазмы. Показано, что даже после первой фазы закаливания наблюдается дифференциация плазмы. Поверхностный слой приобретает щелочную реакцию, высокую дисперсность и малую вязкость. После прохождения первой фазы закаливания кислотность уменьшалась, а проницаемость падала (Сулакадзе и Элленгорн, 1946).

Т. С. Сулакадзе (1960), пользуясь той же методикой, изучала внутриклеточные изменения в эпидермисе листьев у citrusовых (лимон, апельсин, грейпфрут, трифолиат), а также у персика. Так же как и при изучении предыдущих объектов, наблюдалось усиление кислых и окислительных свойств у клеток в зимний период. Протоплазма характеризовалась высокой вязкостью и эластичностью и пониженной дисперсностью. Об эластичности протоплазмы автор судила по повреждению клеток от деплазмолиза. В то время как незакаленные повреждались после второго плазмолиза, закаленные растения переносили трехкратный плазмолиз и деплазмолиз без повреждения.

При изложении вопроса об изменениях протоплазмы у растений в состоянии покоя невольно возникает мысль о возможности тождества между второй фазой закаливания и процессом обособления протоплазмы. Доказательства этого положения имеются в работах Г. М. Живухиной (1960), П. А. Генкеля и Г. М. Живухиной (1959), проведенных с сортами озимой пшеницы. Румынский ученый Кирилей (Chiriley, 1953; Chiriley, Stoian, 1957) наблюдал процесс обособления протоплазмы в листьях озимой пшеницы, а Живухина только в узлах кушения и в точках роста. Очевидно, в более суровом климате Москвы, под большим снеговым покровом, обособления протоплазмы в листьях у пшеницы не происходит.

Состояние покоя у пшеницы, по данным Живухиной, оказалось неглубоким, так как взятые в поле монолиты с пшеницей, перенесенные в лабораторные условия без всяких воздействий, выходили из покоя через 7—9 дней, что полностью совпадает с данными Ф. М. Куперман (1949). В работе Живухиной была прослежена последовательность процессов, определяющих переход растений в состояние покоя. Для этого в течение осенних месяцев определялось содержание углеводов в узлах кушения у озимых пше-

ниц. Одновременно устанавливался срок наступления обособления протоплазмы. Сахара определялись хроматографически, по видоизмененному А. Н. Бояркиным (1955) методу. В сентябре — октябре отмечалось наличие следов глюкозы и фруктозы. Одновременно обнаружено значительное количество крахмала в клетках паренхимы коры и сердцевинной паренхимы узла кущения. Быстрое возрастание количества глюкозы и фруктозы и полное исчезновение крахмала в тканях узла кущения наблюдались с 1/XI по 13/XI, когда температура упала до 2, 3° С. Из этого наблюдения можно сделать заключение об увеличении содержания сахаров у озимых не только в результате значительной интенсивности фотосинтеза, но и за счет перехода крахмала в сахара. Начало обособления протоплазмы в клетках узла кущения озимых пшениц отмечено после интенсивного накопления сахаров и падения температуры воздуха от —2 до —8° С.

Таким образом, обособление протоплазмы, так же как и вторая фаза закалывания, происходит при небольших отрицательных температурах. Это позволяет считать, что обособление протоплазмы осуществляется на второй фазе, вернее, составляет часть второй фазы закалывания.

Наиболее глубокий покой у пшениц наблюдается в декабре, январе и начале февраля. В это время обособление протоплазмы исчезает после пребывания растений при комнатной температуре через 10 дней. К концу февраля глубина покоя резко снижается. В пробе, взятой 24/II и поставленной в условия комнатной температуры, уже 26/II обособления протоплазмы не наблюдалось. Глубина покоя у разных сортов неодинакова. Так, например, у маломорозостойкого в условиях Подмосковья сорта Гостианум 237, поставленного на отрастание, обособление протоплазмы в первой декаде декабря закончилось на четвертые сутки, а у более морозостойких сортов Ульяновка и Петровская 7 оно прекращалось на восьмые сутки. В специально поставленном опыте с искусственным удлинением дня удалось выяснить, что обособление протоплазмы не происходит у растений, которые находятся в конце световой стадии; такие растения вымерзают. Окончание стадии яровизации не препятствует переходу растения в состояние покоя. Полученные данные полностью подтверждают результаты работы А. К. Федорова (1959), показавшего потерю озимыми зерновыми культурами морозоустойчивости лишь в конце световой стадии, а не на стадии яровизации, как считали до этого времени.

Результаты экспериментальных работ Живухиной отчетливо показали сходство второй фазы закалывания и процесса обособления протоплазмы. Здесь следует еще раз подчеркнуть, что под процессом обособления протоплазмы нами понимаются все те сложные физико-химические и биохимические изменения в протоплазме, которые и приводят в конечном итоге к разобщению плазмодесм, потере части свободной воды растением, переходу значительного количества воды в связанное состояние, увеличению вязкости

протоплазмы и количества белково-липидных соединений, уменьшению интенсивности обмена веществ. У травянистых растений, как уже было отмечено, липидный слой не образуется.

В некоторых наблюдениях обнаружено наличие многослойной плазмалеммы у покоящихся растений, которая, так же как и сплошной липидный слой, предохраняет клетки от избыточного поглощения и потери воды в зимнее время: очевидно, для зимующих под снегом травянистых растений потери воды от высыхания менее опасны, чем для кустарников и деревьев, и у них, соответственно, имеются менее совершенные способы защиты клетки от потери воды.

Прямая связь между морозоустойчивостью растений и обособлением протоплазмы была установлена П. А. Генкелем и О. А. Ситниковой (1954) на 13 видах древесных растений. В опытах сравнивались растения, выведенные из покоя, и растения, находящиеся в состоянии покоя. Срезы веток подвергали замораживанию в течение 20 мин, а затем срезы оттаивали, плазмолизировали и в них подсчитывали число оставшихся живыми (плазмолизированных) клеток. Все опыты дали очень четкие и принципиально одинаковые результаты. Срезы вегетирующих растений погибали, а находившиеся в состоянии покоя выживали. Приведем описание одного из опытов.

Сирень обыкновенная *Syringa vulgaris*, покоящиеся ветки (срезы 7/II): плазмолиз в 1,5 М растворе сахарозы в большинстве клеток выпуклый, что свидетельствует о наличии покоя; плазмодесмы не окрашивались. Вегетирующие ветки: плазмолиз в 1,5 М растворе сахарозы только вогнутый; плазмодесмы пронизывают оболочки густой сетью. Число неповрежденных после замораживания клеток: в покоящихся ветках — 94,7%, в вегетирующих — 0,8%.

Из приведенного примера совершенно ясно, что растения в состоянии покоя, имеющие хорошо выраженное обособление протоплазмы (выпуклый плазмолиз, отсутствие плазмодесм), действительно отличаются более высокой морозоустойчивостью.

Из косвенных методов, подтверждающих наличие процесса обособления протоплазмы, можно назвать установленный О. А. Ситниковой (1950) факт возможности определять осмотическое давление в покоящихся клетках при помощи плазмометрического метода, предложенного Гофлером (Höfler, 1918).

Как известно, метод этот может применяться только к тем клеткам, которые сразу образуют выпуклый плазмолиз. Поскольку у покоящихся клеток выпуклый плазмолиз наступает моментально (время плазмолиза, т. е. переход вогнутого плазмолиза в выпуклый, равно нулю), то естественно было предположить возможность применения плазмометрического метода для определения у них осмотического давления.

В работе Ситниковой сравнивались три метода: метод плазмолитический, метод Барджера и плазмометрический. В период вегетации плазмометрический метод дал совершенно несравнимые

данные с обоими упомянутыми выше методами, а в период состояния покоя они оказались очень близкими.

Наиболее общим косвенным доказательством наличия обособления протоплазмы является время плазмолиза, равное нулю, т. е. образование выпуклого плазмолиза в растворе сахарозы без фазы вогнутого плазмолиза. Отсутствие зимой вогнутого плазмолиза и наличие выпуклого было открыто Левиттом и Скартом (Levitt a. Scarth, 1936) у яблонь. Однако сами авторы дали ему

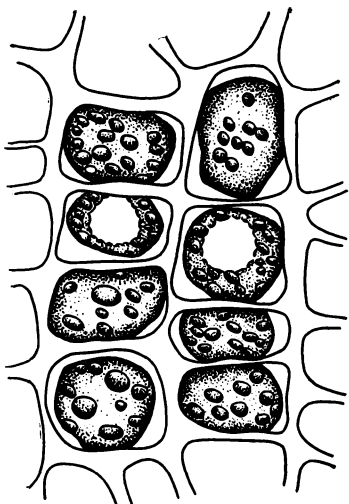


Рис. 24. Выпуклый плазмолиз в молярном растворе сахарозы в клетках коры в состоянии покоя у растений ясеня *Fraxinus excelsior* (по Ситниковой)

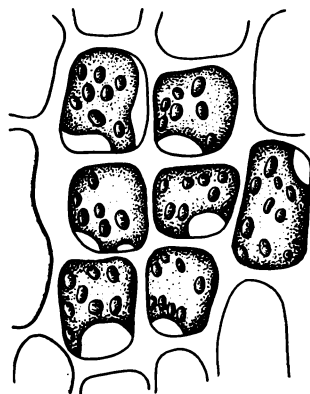


Рис. 25. Вогнутый плазмолиз в молярном растворе сахарозы в клетках коры вегетирующих растений ясеня *Fraxinus excelsior* (по Ситниковой)

неверное объяснение. По их мнению, наличие выпуклого плазмолиза свидетельствует о малой вязкости протоплазмы. Позднее было показано (Генкель и Окнина, 1948), что сразу возникающий выпуклый плазмолиз свидетельствует о наличии процесса обособления протоплазмы и может служить критерием для установления состояния покоя и его глубины (рис. 24). Клетки, находящиеся в покое, дают выпуклый плазмолиз; клетки, дающие вогнутый плазмолиз, находятся в состоянии вегетации; если в срезах наблюдается смешанная картина, т. е. часть клеток образует выпуклый, а другая — вогнутый плазмолиз, то это свидетельствует о том, что ткань растения или входит, или уже выходит из состояния покоя (рис. 25).

Клетки любой ткани не входят в состояние покоя и не выходят из него одновременно. Процесс этот начинается в одних тканях раньше, в других — позднее. Так, например, у листовых почек пер-

выми в покой впадают клетки кроющих чешуй и они же последними и выходят из него. Наличие выпуклого плазмодиса в растворе сахарозы подтверждено рядом авторов, в частности в работе Круль (Kull, 1960).

В последней работе факт разобщения плазмодесм у ряда древесных пород подтвержден не был. Круль применяла ту же методику окрашивания, что и Е. З. Окнина (1948). Чем же объяснить такое резкое расхождение между данными вышеназванных исследователей? Наиболее вероятным предположением можно считать, что оно вызвано разницей климатических условий (Бонн и Москва). Минимальная температура, наблюдавшаяся Круль, была $-7,1^{\circ}\text{C}$ в 1956 г.; $-8,9^{\circ}\text{C}$ в 1957 г.; -4°C в 1958 г. и $-6,3^{\circ}\text{C}$ в 1959 г. Таким образом, минимальные температуры, наблюдавшиеся этим автором, совпадают с условиями, при которых растение только начинает переходить в глубокий покой, при котором и происходит процесс обособления протоплазмы. Во всяком случае непосредственные наблюдения за зимним состоянием плазмодесм, проведенные Я. Пененжек и Я. Висьневской (1954) в Польше и О. А. Ситниковой (1950) в условиях Москвы, полностью подтвердили данные Окниной.

Ссылку Круль на то, что в зерновках пшеницы плазмодесмы наблюдались рядом исследователей, вряд ли можно считать доказательной, так как во всех случаях наличие плазмодесм изучалось в семенах после их набухания в воде. Оставшееся для этого автора неизвестным исследование О. А. Ситниковой (1950) показало, что в семенах при их намачивании восстановление плазмодесм происходит не сразу, а в течение нескольких часов.

В. Я. Александров, М. И. Лютова и Н. А. Фельдман (1959) отмечают, что у исследованных ими объектов (ряд злаков, копытень и др.) визуально они не наблюдали явлений обособления протоплазмы. К сожалению, авторы не обратили внимания на то, что в ряде работ неоднократно отмечалось отсутствие визуальной картины обособления протоплазмы. В частности, у пшениц обособление протоплазмы в листьях в условиях Москвы обычно не наблюдается, это можно видеть лишь в узлах кущения и точках роста (Живухина, 1960).

Следует отметить, что обособление протоплазмы важно не в морфологическом смысле, как отход протоплазмы от стенок клеток, а как ее выход из оболочек (разобщение плазмодесм).

В последнее время (Генкель и Пронина, 1963) была показана возможность выделения плазмодизированного протопласта из покоящихся клеток эпидермиса чешуи обыкновенного лука, в то время как из эпидермиса лука, вышедшего из покоя, удавалось только выделение тонопластов; протоплазма выделялась в дезорганизованном виде. Данные наблюдения показывают, что действительно в состоянии покоя благодаря наличию процесса обособления протоплазмы ее возможно выделить в неповрежденном виде.

И. А. Генкелем и Е. З. Окниной (1964) проведены опыты по выделению протопластов из клеток семян с помощью фильтрагола (ферментов, полученных из культуры гриба *Aspergillus niger*), выращенного на стерильных ломтиках картофеля, моркови и на семенах овса по методике Кокинга (Cocking, 1960). Фильтрагол растворял целлюлозные оболочки клеток и при этом наблюдалась следующая картина. Клетки покоящихся семян (точки роста, корешок семени) тыквы, вишни лежали изолированно друг от друга, в то время как клетки семян, вышедших из покоя, оставались соединенными плазмодесмами. Эти опыты нельзя не признать решающими в отношении доказательства наличия обособления про-

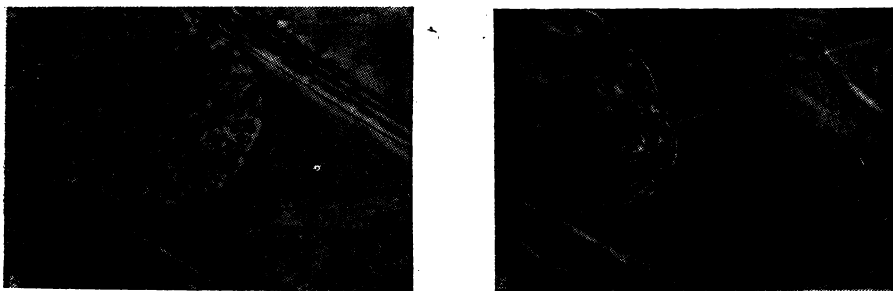


Рис. 26. Выпуклый плазмолиз эпидермиса чешуи лука. А — в состоянии покоя; хехтовские нити отсутствуют; Б — наличие хехтовских нитей у вышедших из состояния покоя клеток (через 30 мин после начала плазмолиза). (Фазовый контраст; увеличение $\times 1500$) (по Генкелю и Бакановой, 1965)

топлазмы в покоящихся клетках. Все приведенные выше доказательства наличия обособления протоплазмы опровергают утверждения В. Я. Александрова и Г. Г. Шухминой (1964) о том, что явления обособления протоплазмы не существует, так как они не наблюдали его визуально. Наблюдений за состоянием плазмодесм и проверки других данных, полученных Генкелем с сотрудниками, они не проводили. В своих же работах Генкель и Окнина (1964) неоднократно подчеркивали, что обособление протоплазмы визуально очень часто не обнаруживается.

О различии поверхности протопласта в состоянии покоя и во время вегетации свидетельствуют данные П. А. Генкеля и Л. В. Бакановой (1965), которые на эпидермисе чешуи лука обыкновенного, почках сирени и тополя бальзамического наблюдали наличие хехтовских нитей и их полное отсутствие при плазмолизе в растворах сахарозы, хлористого и азотнокислого калия (рис. 26, А). Оказалось, что хехтовские нити являются хорошим диагностическим признаком для определения состояния клеток — состояния глубокого или вынужденного покоя и вегетации. В глубоком покое при плазмолизе хехтовских нитей не образуется, в вынужденном они появляются в небольшом числе и, на-

конец, при выходе из покоя хехтовских нитей много (см. рис. 26, Б). Весьма вероятно, что хехтовские нити являются не чем иным, как плазмодесмами, вытянутыми из оболочек клетки при плазмолизе. Наконец, было показано, что клетки эпидермиса чешуи лука обыкновенного в состоянии покоя лучше выносят обезвоживание, чем клетки вегетирующего лука (Генкель и Пронина, 1964) (рис. 27).

Несомненно, очень интересным обстоятельством является обособление протоплазмы и отсутствие плазмодесм у покоящихся семян и их наличие у вышедших из покоя (Ситникова, 1950; Окнина, 1953). У семян (тополь, ивы) плазмодесмы не разобщаются и семена при хранении быстро теряют свою всхожесть (Ситникова, 1950). В работе Генкеля и Чжао Ши-суй (1958) показано, что в се-

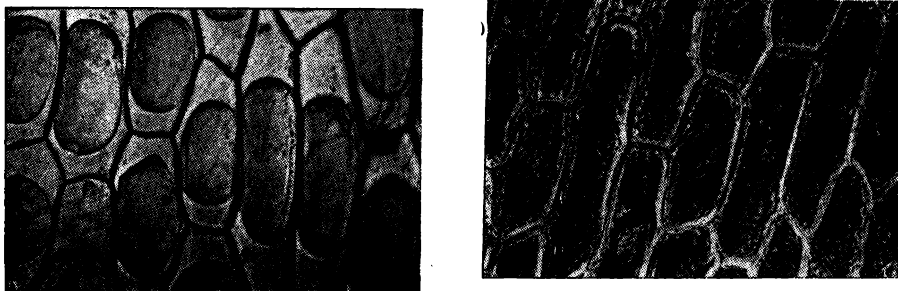


Рис. 27. Клетки эпидермиса чешуи лука, выдержанные в течение полутора часов в эксикаторе над серной кислотой (1 : 1). А — клетки растения в состоянии покоя; после опыта клетки живы (плазмолизируются); Б — клетки вегетирующего растения мертвы (плазмолиза нет) (по Генкелю и Прониной)

менах кофе обособление протоплазмы отсутствует и при действии подсушивания или высокой температуры происходит разрыв плазмодесм, гибель клеток и, естественно, потеря всхожести.

Итак, следует отметить следующие доказательства процесса обособления протоплазмы в состоянии покоя: 1) непосредственные визуальные микроскопические наблюдения живых препаратов; 2) наблюдение фиксированных (смесью Флемминга, Рего и др.) препаратов; 3) наблюдение над разобщением плазмодесм (окрашенные препараты); 4) наблюдение над плазмодесмами живых препаратов в фазовом контрасте; 5) моментальное образование выпуклого плазмолиза без фазы вогнутого в растворе сахарозы; 6) возможность определения осмотического давления клеток плазмометрическим путем в зимнее время; 7) возможность выделения протопластов из перерезанных покоящихся клеток; 8) наличие плазмодесм у вышедших из покоя клеток семян, обработанных фильтраголом, и их отсутствие у семян в состоянии покоя; 9) способность лучше переносить обезвоживание у растений в состоянии покоя; 10) отсутствие хехтовских нитей при плазмолизе в глубоком покое и их наличие в период вегетации; 11) отсутствие

плазмодесм в семенах растений в состоянии покоя и их наличие у семян, быстро теряющих всхожесть (ива, тополь, кофе).

Интересные закономерности изменений химического состава протоплазмы в состоянии покоя на примере красного клевера и озимой пшеницы установил И. Г. Сулейманов (1960, 1961, 1964). В зимнее время увеличивается количество липопротеидов, связанных липондов, общего азота и уменьшается содержание нуклеопротеидов, свободных липондов и общего фосфора. Уменьшается соотношение между альбуминами и глобулинами. Количество альбуминов, по сравнению с глобулинами в зимующих органах возрастает. Кроме того, автор констатирует наличие изменений в самих глобулинах. Зимой в состав глобулинов входят аминокислоты ароматического ряда (фенилаланин, тирозин и триптофан) и их нет совсем или очень мало летом. Эти факты свидетельствуют об иной структуре глобулинов в зимнее время.

Помимо изменений высокополимерных соединений, оказывающих влияние на структуру протоплазмы, изменяются и низкополимерные вещества — сахара, аминокислоты и другие соединения. Увеличение содержания сахаров зимой способствуют стабилизации протоплазмы. Уменьшается количество дикарбоновых кислот и их амидов (глутамин). Обладая длинной молекулой, эти вещества вызывают некоторое разрыхление протоплазмы; уменьшение их количества приводит к уплотнению протоплазмы. Смещение кислотности зимой в щелочную сторону вызывает увеличение отрицательно заряженных ионов, что меняет окислительно-восстановительные условия, отражаясь на строении молекул амфолитов. В протоплазме возрастает упорядоченность липопротеидов, а также количество связанной воды. Перечисленные свойства обуславливают большую стабилизацию, уплотненность и упорядоченность структур протоплазмы и вызывают повышенную устойчивость растений к низким температурам.

Многие из установленных Сулеймановым особенностей хорошо согласуются с данными, полученными при изучении обособления протоплазмы. Более тесная связь с липоидами и упорядоченность (образование сплошных липоидных слоев) отмечалась многими авторами, изучавшими процесс обособления протоплазмы. Если в работах П. А. Генкеля и Е. З. Окниной (1954) липопротеиды оказались более устойчивы к высокой температуре у покоящихся растений, то, по данным Сулейманова (1960, 1961), они более устойчивы и к действию ультрафиолетовых лучей, ультразвуку, а также к ферментативному гидролизу. В заключение Сулейманов приводит данные о благоприятной роли фосфорно-калийных удобрений, внесенных летом, для образования более прочной структуры протоплазмы зимой.

Установленные Генкелем и Окниной признаки, а также некоторые другие свойства (наличие липоидных слоев) и соответствующие наблюдения за динамикой содержания запасных питательных веществ могут быть использованы для диагностики покоя и

морозоустойчивости древесных растений. Последнее было предложено Генкелем и Окниной (1954) и изложено в специальных методических указаниях. Авторы в течение ряда лет сравнивали данные своего метода с данными многолетних наблюдений пловодов в г. Мичуринске.

В основу диагностики морозоустойчивости плодовых культур были положены следующие признаки: 1) наличие выпуклого плазмолиза в растворе сахарозы или хлористого натрия (если известно, что в состоянии вегетации хлористый натрий не дает выпуклого плазмолиза); 2) наличие липоидных слоев на поверхности протоплазмы (реакция с суданом III или шарлахом); 3) реакция с осмиевой кислотой на редуцирующие вещества (характерна для многих морозоустойчивых растений); 4) скорость наступления колпачкового плазмолиза в роданистых солях.

У морозоустойчивых сортов в связи с образованием липоидного слоя очень замедлено проникновение роданистых солей в мезоплазму и ее набухание. Если плазмолиз в роданистых солях наступает через 1—2 мин в клетках вегетирующего растения, то в клетках растения, находящегося в состоянии покоя, этот процесс длится от 10 до 30—40 мин. Чем устойчивее сорт к морозу, тем он имеет более мощные липоидные слои, тем дольше не наступает колпачковый плазмолиз. В некоторые неблагоприятные для перезимовывания зимы даже у морозоустойчивых сортов колпачковый плазмолиз наступает очень быстро. Помимо свойств самой протоплазмы при диагностике морозоустойчивости большую роль может оказать изучение динамики содержания питательных веществ (крахмала, жиров, сахаров, белков и аминокислот).

Проведенное этим путем диагностирование у плодовых полностью совпало с многолетними наблюдениями пловодов. В совместных работах Е. З. Окниной и А. Я. Кузьмина (1955) показана возможность диагностирования морозоустойчивости у винограда. В настоящее время методика используется рядом пловодов при выведении новых сортов слив (Еремин, 1958) и других плодовых культур (Ряднова, 1957, 1958).

Очень важен для диагностики морозоустойчивости и процесс вызревания древесины. Е. И. Барская (1961) установила, что для вызревшей древесины характерны полная дифференциация и прекращение деятельности камбия. Лигнификация не всегда сопровождается повышением морозоустойчивости, и морозоустойчивость не всегда коррелирует со степенью лигнификации. Одревеснение зависит от двух форм лигнина, поэтому Барская предлагает для определения степени одревеснения применять одновременно две реакции: флороглюциновую и перманганатную (реакция Мейле). Компонент лигнина, определяемый по реакции с флороглюцином (компонент Ф), придает ломкость и хрупкость клеточным оболочкам; компонент лигнина, устанавливаемый по реакции с перманганатом (компонент М), наоборот, сохраняет эластичность оболочки. Эти два вида лигнина образуются часто одновременно, но в

различных тканях побега. Таким образом, морозоустойчивость зависит не только от вызревания древесины, но и от окончания деятельности камбия и полной дифференциации клеток древесины.

Изучение состояния покоя показало наличие обособления протоплазмы как в клетках постоянных, закончивших свой рост тканей, так и в растущих меристемах (точки роста, камбий) и это вполне понятно, так как противостоят морозу все клетки и ткани организма. Однако покой, как уже отмечалось, представляет собой более сложное состояние организма, в котором принимают участие и процессы, связанные с ростом, а через них и с развитием растительного организма. Для прохождения этих процессов, подготавливающих нормальное возобновление ростовых процессов, в большинстве случаев необходимо влияние пониженных температур.

О необходимости влияния пониженных температур для возобновления нормального роста свидетельствует ряд работ. Е. С. Мороз (1940, 1948) отметил необходимость пониженных температур для прохождения покоя у большинства изученных им древесных пород. Н. Ф. Соколова (1939, 1940) указывает, что для прохождения покоя и возобновления роста у персика и миндаля необходима температура несколько выше нуля. При 18—20° С растения не проходят покоя и не трогаются в рост. Переноса растения после окончания роста в помещение с температурой 1—6° С на срок в два или два с половиной месяца, можно вызвать прохождение трех вегетаций за один год. И. П. Щербаков (1960), изучавший в условиях Якутии период покоя у березы и сосны, отметил, что без периода охлаждения осенью почки при переносе ветвей и растений в сосуды в благоприятные условия неспособны к нормальному росту. М. А. Ионова (1958), работавшая в Тамбовской области, полагает, что низкие температуры необходимы для роста абрикосов. Ю. Л. Гужев (1959) указывает на необходимость холода для растений умеренного климата, у которых покой проходит при температурах от 0 до 10° С. Более южные итальянские сорта винограда могут проходить покой не только при пониженных температурах.

Особенно большое значение влиянию пониженных температур для древесных пород отводят Л. И. Сергеев и его сотрудники (Сергеев, 1951, 1953; Сергеева, 1952; Сергеев, Байков и Сергеева, 1957). Вышеупомянутые авторы считают, что для нормального развития цветочных почек персика, маслины, сливы, вишни, яблони необходим период пониженных температур от 0 до 10° С. Кадочные растения в теплице при температуре выше 10° С оказались неспособными образовывать цветки, за исключением инжира, который зацветал при температуре в 12° С и выше. Л. И. Сергеев и О. А. Забранская (1955) считают доказанным наличие двух стадий в онтогенезе цветочных почек. Прохождение первой стадии связано с пониженными температурами, второй — с повышен-

ными. По их данным, различные породы косточковых отличаются друг от друга продолжительностью первой и второй стадий.

В зарубежной литературе также неоднократно отмечалась роль пониженных температур для нормального завершения периода покоя. Так, например, Штехелин и Вурглер (Stachelin u. Wurgler, 1953) изучали действие холода, паров синильной кислоты и этиленхлоргидрина на развитие почек сливы, вишни, персика, груши и яблони. Авторы пришли к выводу, что для нормального распускания почек необходимо влияние пониженных температур в течение определенного периода. Обработка груши парами синильной кислоты ускоряет развитие почек, но не может заменить действие пониженной температуры. Другие авторы (Weinberger, 1956; Brown, 1957), работавшие с персиками и абрикосами в условиях Калифорнии, считают необходимым влияние пониженной температуры для нормального распускания почек. В теплые годы персика иногда не зацветают. Л. И. Сергеев с сотрудниками (1961) полагает, что процессы, обуславливающие развитие почек (с нашей точки зрения — рост), не проходят без периода предварительного охлаждения почек. Я. С. Нестеров (1962) и ряд других авторов отмечают, что имеется ряд случаев, когда нормальный рост почек осуществляется без предварительного охлаждения.

Обратимся к работам, в которых сделаны попытки подойти к пониманию явлений, которые происходят в растении, находящемся в состоянии покоя. В ряде работ (Генкель, 1948; Генкель и Окнина, 1948) были отмечены процессы, связанные с дальнейшим осуществлением процессов роста по выходе растения из покоя. Установлен так же тесный контакт ядра с протоплазмой в клетках растения, находящегося в состоянии покоя. Прослежено и состояние нуклеиновых кислот в растении (Сатарова, 1950; Петровская, 1954; Окнина и Барская, 1957; Барская и Окнина, 1959). Нуклеиновый обмен претерпевает значительные изменения в состоянии покоя. Реакции на рибонуклеиновую и дезоксирибонуклеиновую кислоты почти полностью отсутствуют в состоянии покоя, лишь перед выходом из покоя наблюдается интенсивное накопление РНК, а затем и ДНК. Однако между выходом из покоя и размножением клеток путем митоза проходит еще значительный период времени. Для красного клевера этот период составляет около двух недель (Коломиец, 1955).

Невольно напрашивается вывод о том, что в состоянии органического покоя происходят весьма глубокие изменения в белково-нуклеиновом обмене, которые приводят к известному обновлению клеток. Аналогичные явления наблюдаются и в покое у семян. Можно считать, что этот процесс очень важен, так как без него семена плохо прорастают, большая часть их гибнет, а оставшиеся приносят ненормальные, обычно карликовые, растения.

Происходящие в это время изменения в эмбриональных клетках были названы, суммарно, эмбриогенным процессом, прохождение которого обязательно для растения и является фазой, необ-

ходимой для дальнейшего видимого роста. Процесс этот представляет, по существу, период скрытого, подготовительного роста и протекает у большинства растений только при пониженных температурах или по крайней мере в условиях приостановки видимого роста у тропических растений. В это время проходит активный процесс перестройки белковых структур и нуклеопротеидов клеток, обуславливающий значительное обновление клеточных структур, что и позволяет растению продолжать усиленный рост в весеннее время. Очевидно, у тропических растений этот процесс также происходит при частичном или полном сбрасывании листьев (период покоя). В семенах многолетних растений он протекает в процессе стратификации. В некоторых случаях влияние пониженных температур ускоряет и зацветание — например, у персика, иногда у яблони. Здесь, очевидно, не происходит прохождения стадии яровизации, а сильно ускоряется рост, приводящий к более быстрому зацветанию, подобно тому как гиббереллин по опытам Ланга (Lang, 1956) и М. Х. Чайлахяна (1958) вызывает зацветание растений короткого дня на длинном дне. В последнее время показано (Разумов, 1960, 1961), что и растения короткого дня ускоряют цветение на непрерывном освещении под влиянием гиббереллинов. Выяснено, что ускоряющее развитие действия гиббереллинов связано с их влиянием на ростовые процессы.

Эмбриогенный процесс и составляет то, что обычно в литературе называется органическим покоем. Во время прохождения органического покоя растения неспособны прорасти; протекает он в меристематических тканях. Глубокий покой наступает или одновременно с органическим или несколько позднее, захватывает почти все ткани и в основном связан с процессом обособления протоплазмы.

У тропических и субтропических растений наблюдается органический покой. Очень часто у тропических растений он носит локальный характер, т. е. в состоянии покоя впадает отдельная ветвь или часть растения. Для чая давно было известно прекращение роста его отдельных побегов. М. А. Али-Заде (1958) показал необходимость накопления нуклеиновых кислот для продолжения нормального роста соответственных побегов. У тропических растений равномерного влажного климата, очевидно, процесс обособления протоплазмы полностью отсутствует, но органический покой в меристемах имеет место и этим объясняется у них временное прекращение роста. У растений неравномерного тропического климата можно предположить возможность наличия процесса обособления протоплазмы, но здесь уже как защиты от неблагоприятных условий лета. Особенно хорошо это выражено у растений сухих степей, полупустынь и пустынь. Летний покой (обособление протоплазмы) наблюдается у корневых каучуконосов (Сатарова, 1948, 1950), у растений хлопчатника при выращивании его в крайне неблагоприятных условиях сильного засоления (Строгонов, Окнина, 1961).

Как нам представляется, во время органического покоя протекают сложные процессы в нуклеиновом и белковом обмене. У тропических растений они идут при высоких температурах. Растения нашего климата эти процессы проходят преимущественно при охлаждении; не исключена возможность, что при известных условиях они могут протекать и при более высоких температурах. Однако правильность этих заключений может быть доказана лишь после соответственной экспериментальной проверки.

Таким образом, подводя итоги, можно отметить многообразную роль покоя у растений. В покое проходит эмбриогенный процесс (органический покой), приводящий к процессам обновления и осуществлению нормального роста весной. Обособление протоплазмы, возникающее в результате процесса закаливания, и прекращение роста в значительной мере обуславливают морозоустойчивость и зимостойкость растений.

ПРОЦЕСС ВИТРИФИКАЦИИ ПРОТОПЛАЗМЫ

Процесс витрификации, или переход протоплазмы в стекловидное состояние, был открыт Лайетом (Luyet, 1937) и изучался им и его сотрудниками (1938, 1940). Некоторые организмы способны переносить температуру жидкого воздуха (-190°C). При витрификации имеющаяся в протоплазме вода застывает в аморфном виде, не образуя кристаллов льда, которые резко отрицательно влияют на организм.

Многие из организмов, погибающие при температурах порядка -20 или -30°C , при быстром замораживании витрифицируются и переносят температуры в -150 , -200°C . По развиваемому Лайетом представлению, к трем состояниям вещества (твердое, жидкое, газообразное) можно прибавить еще и четвертое — стекловидное. При понижении температуры жидкость, проходя точку плавления, переходит в твердое состояние и при этом кристаллизуется. В случае если точку плавления вещество проходит с очень большой быстротой, то кристаллы не успевают образоваться, и оно переходит в стекловидное состояние.

Обратный процесс перехода в жидкое состояние называется девитрификацией. Для того чтобы в организме прошел процесс витрификации, необходимо наличие небольших количеств воды в организме. Это условие очень важно, так как большое количество воды способствует образованию кристаллов льда, особенно при девитрификации. Так же как и витрификация, девитрификация должна проходить быстро, иначе кристаллы льда могут образовываться в процессе девитрификации и организм погибнет. Об этом свидетельствуют, например, работы с девитрификацией листьев мха (Luyet a. Gehenio, 1938) (табл. 26).

Явления витрификации протоплазмы в какой-то мере объясняют высокую морозоустойчивость, которая достигается предварительным (Sakai, 1956, 1960) и ступенчатым охлаждением

(Туманов и Красавцев, 1959). Согласно Туманову, при ступенчатом снижении температуры количество незамерзающей воды все уменьшается и при -115° остается только гигроскопическая вода, которая при еще более глубоком охлаждении до -195° должна вся перейти в лед. На этом основании он делает вывод, что морозоустойчивость северных древесных пород покоится не на изменении водоудерживающей способности коллоидов.

Таблица 26

Выносливость листа мха *Mnium* в зависимости от содержания воды и скорости девитрификации (по Luyet a. Gehenio, 1938)

Содержание воды, %	Способ обработки	Выживаемость организма
Более 65	медленная девитрификация	погиб
	быстрое нагревание	выжил
От 65 до 30	медленная девитрификация	часть погибла
	быстрое нагревание	выжил
Менее 30	медленная девитрификация	выжил
	быстрое нагревание	выжил

Исходя из вышеизложенного, можно сделать по крайней мере два вывода: 1) витрификация протоплазмы может быть достигнута двумя путями: или путем быстрого охлаждения очень низкими температурами, или за счет медленного ступенчатого охлаждения; 2) витрификация при медленном ступенчатом охлаждении возможна лишь при наличии процесса обособления протоплазмы, который позволяет растению предохраняться от механического повреждения кристаллами льда, образующимися в межклетниках, а также, очевидно, между протопластом и стенками клеток.

Процесс витрификации очень интересен в общебиологическом аспекте, так как обнаруживается возможность переживания организмов при почти полной, или даже полной, приостановке жизненных процессов.

П. Ю. Шмидт (1955), автор интересной и содержательной книги по анабиозу, указывает, что при подобных низких температурах жизнь полностью останавливается или прекращается, а затем восстанавливается заново. Мы отмечали, что протоплазма при витрификации сохраняет свою структуру. А. И. Опарин (1960) очень удачно отметил разницу между остановкой жизни или смертью и анабиозом: «Состояние анабиоза широко распространено в живой природе. Оно принципиально отличается от смерти тем, что при гибели организма многие реакции обмена сохраняют или даже увеличивают свою скорость, но их согласованность нарушается.

Напротив, при анабиозе, например, при обезвоживании клеток или при глубоком охлаждении, взаимосогласованность реакций

обмена сохраняется, но все они постепенно и равномерно снижают свою скорость практически до нуля.

Поэтому при увлажнении или осторожном нагревании находящихся в состоянии анабиоза клеток, а также при прорастании спор имеется возможность возвращения указанных объектов к активной жизнедеятельности, но только в том случае, если первоначальный порядок обмена сохраняется при этом качественно неизменным»¹.

ПОВЫШЕНИЕ МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПУТЕМ СЕЛЕКЦИИ И АГРОТЕХНИЧЕСКИХ МЕРОПРИЯТИЙ

В познании явления морозоустойчивости растений и разработке способов повышения морозоустойчивости огромную роль сыграли работы И. В. Мичурина², который, как известно, основной целью своей жизни считал создание высокоморозоустойчивых, урожайных и высококачественных сортов плодовых культур для средней полосы Советского Союза. Поставив перед собой частную задачу и решая ее с общебиологических позиций, он пришел к установлению ряда важных закономерностей в области индивидуального развития и селекции растений. Мичурин показал, что, меняя окружающие условия, можно расшатать наследственность организма и вызвать значительные изменения, наследуемые следующими поколениями.

На основании многолетних работ с древесными растениями Мичурин отметил, что они проходят ряд качественных возрастных этапов развития: эмбриональный, молодой возраст, юношеский возраст, период возмужалости и старости. В молодом возрасте растение отличается особой пластичностью и при перемене условий может сравнительно легко изменять формообразовательные процессы. Исключительную пластичность проявляют гибридные растения с расшатанной наследственностью, полученные в результате половой или вегетативной гибридизации. У гибридных растений формирование организма происходит сравнительно долго, до первых лет плодоношения дерева.

Мичурин показал, что при создании нового сорта необходим различный подход к этим разнокачественным периодам развития растений. В молодом возрасте для развития высокой морозоустойчивости он предлагал давать растению спартанское воспитание, т. е. ограничивать его в отношении питания и количества воды. В период первых плодоношений, по его мнению, необходимо предоставлять растению обильное питание для того, чтобы сформировать у нового сорта плоды высокого качества. Таким образом, подчеркивая роль внешних условий, Мичурин установил, что их

¹ А. И. Опарин. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960, стр. 162.

² И. В. Мичурин. Собр. соч., т. I—IV. М., Сельхозгиз, 1939—1940.

формообразующее влияние играет роль на определенных этапах развития и что для этого лучше всего иметь организм с расшатанной наследственностью, т. е. полученный в результате межсортовой, межвидовой и даже межродовой гибридизации. Для преодоления нескрещиваемости он предложил ряд методов (вегетативного сближения, посредника, смеси пыльцы), а для дальнейшего формирования плодового растения — специальные приемы культуры, получившие у него название воспитания. При этом особую роль он придавал методу ментора (воспитателя) путем его прививки на данное растение или, наоборот, используя его в качестве подвоя. Применяя скрещивание для расшатывания наследственности и метод ментора, Мичурин создал морозоустойчивые сорта — Бельфлер китайку и Кандиль китайку, размноженные вегетативно на соответственных подвоях.

Понимание влияния окружающих условий на формирование гибридных растений привело его к подбору таких систематически или географически различающихся пар при скрещивании, которые позволили ему предвидеть появление форм одновременно сочетающих морозоустойчивость и высокое качество плодов. Таким путем был создан сорт груши Бере зимняя Мичурина, которая соединяла устойчивость дикой уссурийской груши (мать) с высоким качеством плодов груши Бере рояль (отец). Из пяти полученных семян только один стал родоначальником нового сорта. Однако важно отметить то, что Мичурин предвидел его возникновение.

Работы Мичурина имеют исключительную ценность для познания морозоустойчивости растений, так как дают в руки практика-оригинатора руководство для создания новых форм клонов плодовых растений.

Для повышения морозоустойчивости растений издавна применяются разнообразные агротехнические приемы. Приемы повышения морозоустойчивости и зимостойкости неодинаковы для различных культур, в частности для травянистых озимых растений и плодово-ягодных культур.

Основными мероприятиями, способствующими перезимовке озимых, являются снегозадержание и структурность почвы. Снеговой покров отличается слабой теплопроводностью. И. М. Васильев (1956) отмечает, что в окрестностях Москвы температура на поверхности почвы под естественным снежным покровом составляет обычно около -4°C . Снегозадержание лучше всего осуществляется лесозащитными полосами, затем кулисными парами, вспашкой снега и другими способами.

Посев озимых следует проводить в осевшую после вспашки почву. Для этой цели необходимо проводить посев примерно через три недели после вспашки и прикапывать почву катком. Посев в осевшую почву предупреждает выпирание озими. Структурность почвы препятствует застою воды, создает лучшие условия аэрации, улучшает водный режим и корневое питание растений, и всем этим, естественно, способствует лучшей перезимовке.

В то же время агротехнические мероприятия должны быть сочетаемы с селекционными. Особенно отзывчивы на хорошую агротехнику морозостойкие сорта. Например, пшеница Московская 329, рожь Вятка, являются весьма морозостойкими. Однако при неправильной агротехнике нельзя от них ждать тех результатов, которые они могут дать при соблюдении надлежащих агротехнических мероприятий.

Для более морозоустойчивых плодово-ягодных культур также необходимо сочетание использования высокоморозоустойчивых сортов и правильного ухода. Более чувствительные к морозу культуры, например виноград, у нас в СССР почти повсеместно прикапывают на зиму, после того как побеги созреют, т. е. прекратят рост, одревеснеют и вступят в состояние покоя. В северном и особенно сибирском плодоводстве для крупноплодных сортов яблони применяют стелющиеся культуры. При этом деревья в значительной мере укрываются снегом и не только хорошо перезимовывают, но и плодоносят. Способ этот был предложен сибирским плодоводом Крутовским, а затем подробно изучен А. Д. Кизюриным (1937). Большое значение для перезимовки плодовых культур имеет их обрезка и формовка. Однако она должна производиться правильно, т. е. не вызывать усиленного роста, что, естественно, поведет не к увеличению, а к снижению морозоустойчивости.

Очень часто, особенно в географических районах с солнечными зимами (Дальний Восток, Киргизия и др.), растения повреждаются солнечными ожогами. Рядом исследований показано (Тырина, 1952; Краевой и Окнина, 1954; Краевой, Окнина и Ипекджиан, 1954), что под влиянием солнечных лучей происходит сильное нагревание коры стволов с южной стороны. Клетки растений, обращенные на южную сторону, выходят из состояния покоя, т. е. у них заканчивается процесс обособления протоплазмы, и в вегетирующем состоянии они повреждаются даже небольшими морозами. В. А. Тырина установила этот факт на примере яблонь на Дальнем Востоке, а С. Я. Краевой, Е. З. Окнина и В. М. Ипекджиан — для молодых дубков в лесополосах Волгоградской области.

Для предупреждения от ожогов И. М. Васильев (1950, 1951) предложил применение массовой побелки штаммов плодовых известью. Аналогичное мероприятие для абрикосов предложил К. Г. Никитин (1949) на Краснодарской плодово-ягодной станции.

МОРОЗОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ В ПЕРИОД ВЕГЕТАЦИИ

В предыдущих разделах было рассмотрено значение состояния покоя (закаливания) для морозоустойчивости растений. В природе, однако, имеются случаи, когда растения в период вегетации могут выдерживать значительные снижения температуры. Такие условия встречаются в высокогорье. Наиболее хорошо это явление было исследовано М. М. Тюриной (1957) в горах Памира.

Автор изучала влияние низких температур (порядка от -10° до -22° C) на некоторые дикорастущие и культурные растения Памира. Своеобразие климата этого высокогорного района заключается в том, что в течение всего вегетационного периода наблюдаются заморозки. В мае и июне они происходят практически ежедневно, а в июле и августе имеется наибольшее число безморозных дней. Безморозные дни составляют в это время примерно 70%. В сентябре число дней без заморозков колеблется от нуля до трех дней (по разным годам). Таким образом, сильные заморозки влияют на растения в течение всего вегетационного периода.

Часть растений высокогорий Памира очень быстро проходит свой цикл развития (*Primula Moorkrofti* Wall, *Rhodiola pamirolaica* A. Bor.). Иными словами, эти растения развиваются по типу эфемероидов. Большинство же изученных Тюриной растений способны переносить заморозки до -10 , -12° C, а некоторые повышают свою морозоустойчивость до -15 , -20° C и даже несколько выше. Листья этих растений замерзают и становятся ломкими, а затем с восходом солнца оттаивают и проявляют активную жизнедеятельность, т. е. у них происходит рост, осуществляются фотосинтез и другие физиологические процессы. Высокая морозоустойчивость характерна для таких растений высокогорных пустынь, как некоторые из видов полыни *Artemisia skorniakowii* C. Winkl и терескен *Eurotia ceratoides* C. A. M.

Тюрина считает, что физиологические свойства, обуславливающие высокую морозоустойчивость, неодинаковы у разных видов также и на протяжении вегетационного периода. Молодые листья, не окончившие роста, способны выдерживать значительно большее количество льда и обезвоживание клеток. Более старые листья повышают морозоустойчивость за счет увеличения содержания связанной (незамерзающей воды), что и возмещает их возросшую чувствительность к замерзанию. Наиболее низкая морозоустойчивость наблюдается в самое теплое время вегетационного периода. Автор отмечает различные пути, при помощи которых растения уменьшают содержание воды. *Artemisia pamirica* C. Winkl сильно снижает содержание воды и увеличивает количество незамерзающей воды за счет накопления растворимых углеводов, а у менее морозоустойчивого вида *Zygophyllum obliquum* M. Рор значительно повышается водоудерживающая способность листьев. Наибольшая морозоустойчивость достигается у растений Памира в зимнее время в состоянии покоя.

Отмечая высокую и быструю способность растений Памира приспосабливаться к изменению температурных условий, Тюрина указывает на изменения обмена веществ, приводящие к изменениям в биохимическом составе и физиологических свойствах растений. Это мнение является, конечно, правильным, но носит очень общий характер и показывает, что многие стороны приспособительной способности растений остались еще не вскрытыми.

ЗИМОСТОЙКОСТЬ РАСТЕНИЙ

Зимостойкость растений — гораздо более широкое понятие, чем морозоустойчивость. Морозоустойчивость входит в это понятие как важнейшая причина устойчивости растений в зимний период. Помимо низкой температуры растения могут повреждаться и погибать зимой от целого ряда других неблагоприятных условий. К ним относятся гибель озимых зерновых культур от ледяной корки, выпревания, вымокания и выпирания, а у кустарниковых и древесных пород от иссушения.

Рассмотрим более подробно перечисленные выше случаи повреждения и гибели растений в течение зимы. Прежде всего остановимся на озимых культурах, имеющих особо важное значение для сельского хозяйства.

Своеобразной формой усиления неблагоприятного действия льда на растения является влияние ледяной корки. Ледяная корка образуется в тех местностях, где наблюдается частое чередование мороза и оттепели. Различают висячую и притертую ледяные корки. Из всех авторов, изучавших данный вопрос, один И. М. Васильев (1956) не считает ледяную корку опасной для зимующих растений, однако остальные исследователи, равно как и практики, не согласны с этим мнением. Конечно, не исключено, что в ряде случаев ледяная корка может и не принести значительного ущерба, но чаще всего она влияет на растения неблагоприятно.

А. А. Рихтер и А. И. Гречушников (1932) получали экспериментально ледяную корку и в этих условиях обнаружили образование спирта в клетках растений из-за недостатка кислорода. Однако опыты И. И. Туманова (1940) показали, что содержание кислорода под ледяной коркой составляет около 20%, т. е. растения не испытывают недостатка кислорода. Отрицательное явление недостатка кислорода сказывается на растении при падении его содержания до 8—10%. Переход растений от аэробного дыхания к анаэробному происходит примерно при содержании кислорода в воздухе, равном 9,2%.

Согласно современным данным, ледяная корка вызывает вымерзание растений. Образовавшаяся ледяная корка усиливает давление льда на растение, и гибель под ледяной коркой наступает обычно при более высокой температуре, чем при обычном вымерзании растений. В специально поставленном опыте (Туманов, 1940) озимая рожь Вятка при замораживании в воде, т. е. в условиях, аналогичных ледяной корке, погибла при -13°C , а при той же температуре на воздухе осталась неповрежденной. Выпревание растений наблюдается у озимых культур в тех районах, где бывает большой снеговой покров. Причину выпревания, так же как и гибели от ледяной корки приписывали недостатку кислорода под снеговым покровом. Однако Туманов (1940) показал несостоятельность этого представления; содержание кислорода даже под уплотненным снеговым покровом толщиной от 50 до 100 см

составляло 20%, т. е. на 1—1,5% ниже по сравнению с атмосферным воздухом.

Дальнейшее изучение вопроса показало опасность глубокого снегового покрова только в том случае, если он лежит не меньше 2—3 месяцев. Под глубоким снеговым покровом от 50 до 100 см температура на поверхности почвы держится от 0 до —3°С. При этом может произойти оттаивание растения, вызывающее повышение интенсивности дыхания. При выпревании происходит уменьшение содержания сахаров с 20—25 до 4% или даже 2%. Все эти моменты приводят к истощению растения, и весной такое растение легко делается жертвой снежной плесени *Fusarium nivale*.

Таким образом, повреждение и гибель растений от выпревания происходят от углеводного истощения и последующего заражения снежной плесенью. Лучше всего противостоят выпреванию хорошо закаленные растения, т. е. растения, находящиеся в глубоком покое. Из сказанного ясно, что чем более глубоким покоем обладает соответственный сорт озими, тем он будет устойчивее к выпреванию. В этом направлении и следует вести селекцию на выпревание.

Из агротехнических методов борьбы рекомендуют весеннее боронование, вызывающее быстрое подсыхание поверхностного слоя почвы, что создает неблагоприятные условия для развития снежной плесени, а также весеннюю подкормку озимых минеральными или органическими удобрениями.

Вымокание растений вызывается застоем воды на поверхности почвы и может происходить в весеннее или осеннее время года. Осенью оно менее опасно, так как растения очень чувствительны к вымоканию только в период прорастания, до образования зеленых листьев. В период вегетации зеленое растение сравнительно мало чувствительно к вымоканию. Опыты болгарского ученого К. Попова (1956) показали, что наземные зеленые растения хорошо фотосинтезируют под водой и этим улучшают аэрацию за счет выделенного в процессе фотосинтеза кислорода; если же растения выдерживать под водой в темноте, то гибель их происходит значительно быстрее. Нужно отметить, что приведенная ссылка на опыты К. Попова может служить лишь косвенным свидетельством о значении процесса фотосинтеза в устойчивости растения к вымоканию.

Весной озимь гораздо быстрее гибнет под водой, очевидно от истощения. Основными мероприятиями по предупреждению вымокания являются создание структурной почвы, а также борьба с застоем воды путем дренажа. Для удаления застойной воды можно использовать вертикальный дренаж (скважины, колодцы), а также образование посевов для спуска воды по бороздам.

Выпирание растений связано с разрывами корневой системы. Происходит оно в том случае, когда при сильных заморозках замерзает верхний слой почвы глубиной 2,5—5 см. Если дальнейшего падения температуры не происходит, то этот слой почвы начи-

нает сосать воду по капиллярам из незамерзших нижних слоев. В результате внутри почвы получается ледяная прослойка, поднимающая замерзший слой почвы, отрывая его от незамерзшего. Выпирание было отмечено и описано в ряде работ (Лебедев и Талалаев, 1928; Клунный, 1935; Kokkonen, 1926, 1929; Mc Cool a. Vouyoucos, 1929).

Особенно часто гибель озимых от выпирания отмечается в Западной Сибири. По этой причине озимые культуры в этом районе почти не возделываются. Более устойчивыми к выпиранию являются растения с более растяжимой корневой системой. Так, например, у неустойчивой к вымерзанию озимой ржи растяжимость корней равнялась 40%, а у устойчивой — 50%.

Мероприятия по борьбе с выпиранием следующие: выведение сортов с сильно растягивающейся корневой системой, уменьшение содержания воды на поверхности почвы и снегозадержание.

И. М. Васильев (1956) отличает два вида выпирания — активное и пассивное. Первое происходит при описанном выше процессе вспучивания почвы, а второе — при посеве в неосевшую после обработки почву. После оседания такой почвы от атмосферных осадков узлы кушения обнажаются и легко могут погибнуть зимой от мороза. Пассивное выпирание растений он считает особенно распространенным явлением. Пассивное выпирание наблюдается или в результате посева на неосевшую почву, или от отсутствия дождей во вторую половину лета. В 1946 г. пассивное выпирание наблюдалось на Украине, особенно в Корсунь-Шевченковском районе (Васильев, 1947).

Для древесных и кустарниковых пород очень опасны возвраты холодов весной. В это время древесные растения уже вышли из покоя и потеряли свою закалку к низким температурам. Они становятся чувствительными к небольшим морозам и могут легко повреждаться и даже погибать. Особенную чувствительность растения проявляют после возобновления у них ростовых процессов. Для предохранения от повреждения морозом весной, при резком падении температуры, проводят дымление. Для ценных (цитрусовых) культур применяются дымление, обогревание деревьев кострами и специальными грелками (Туманов, 1954).

Резким колебаниям температуры в зимнее время подвергаются цитрусовые культуры в наших субтропиках на Черноморском побережье. Наименее морозоустойчив из цитрусовых — лимон, гораздо более устойчивы — мандарины, особенно сорт Уншиу. Для предохранения лимонов от воздействия колеблющихся температур, при которых они могут выйти из состояния покоя, применяют способ укрытия марлей (Г. В. Надарая, 1938); укрытие производят несколькими, чаще всего тремя, слоями марли. Опыты показали, что температура под марлевым укрытием часто бывает не выше, а ниже. В то же время она равномернее, так как под марлей не происходит нагрева солнечными лучами и лимоны не выходят из состояния покоя.

Очень важно отсрочить раннее цветение деревьев весной, чтобы их не захватил заморозок. Для этого замедляют таяние снега под деревом весной, прикрывая его навозом. Снег дольше не тает, и дерево распускает почки на 5—7 дней позднее. По-видимому, более эффективно для этой цели применение физиологически активных веществ, тормозящих, в соответственных концентрациях, распускание почек.

В своей монографии И. М. Васильев (1956) отмечает вредное действие выдувания растений. Он считает выдувание нередко встречающимся явлением, которое наблюдается на бесструктурных почвах, в безлесных местах в сухую осень. Выдувание наблюдается в степной части Украины, на Северном Кавказе и в степной части Сибири. При выдувании ветер оголяет надземные части, несущиеся с большой скоростью песчинки могут механически повредить листья. Выдувание опасно для озимых культур. В бесснежные зимы оголенные и механически поврежденные растения более легко повреждаются низкими зимними температурами.

ПОВРЕЖДЕНИЕ И ГИБЕЛЬ РАСТЕНИЙ ОТ ЗИМНЕЙ ЗАСУХИ

Интерес к вопросу о повреждениях растений от избыточной потери воды в зимнее время вырос в связи с ботанико-географическими исследованиями. Кильман (Kihlman, 1890), работавший на Кольском полуострове, высказал предположение о том, что границу леса на севере определяет зимнее высыхание молодых побегов. Значение зимнего иссушения подчеркивал для распространения растений еще раньше А. Миддендорф (1860).

А. Я. Гордягин (1916) высказал предположение о физиологической сухости Сибири для дуба в связи с сильным испарением у этой породы воды в зимнее время. В это время, несомненно, имеет место несоответствие между испарением воды и ее поглощением, так как, по данным А. В. Рязанцева (1937, 1949) и Майера (Meuer, 1928, 1932), передвижение воды у древесных растений прекращается при температуре от -3 до -6° C. Частичное передвижение воды может иметь место зимой в связи с тем, что отдельные части растения во время оттепелей и в результате солнечного обогрева способны разморзаться и при этом вода локально перемещается. Большое значение, по данным Рязанцева (1937, 1950), для водного баланса растений зимой имеет поглощение гигроскопической воды растением.

Л. А. Иванов (1941) установил определенную связь между интенсивностью зимней транспирации и продвижением данной породы на север и высоко в горы. К подобным же выводам пришли А. Я. Гордягин (1925, 1931) и А. В. Рязанцев (1934).

В пределах одного рода, по данным Иванова, южные формы транспирируют сильнее, чем северные (за единицу принята транспирация у лиственницы):

Salix caprea — 0,95
S. lapponum — 1,29
S. purpurea — 1,93

Salix viminalis — 2,32
S. repens — 2,47
S. alba — 2,97

П. И. Васильев (1930) установил разницу в зимней транспирации (срезанные в феврале ветки) в пределах различных видов и сортов яблонь; меньше всего транспирировала китайка *Malus prunifolia*:

Китайка — 1,00
Антоновка — 1,11
Анис белый — 1,46

Скрижапель — 1,53
Коричное
полосатое — 1,82

Менее сильно транспирирующая китайка простирается значительно дальше на север, чем более сильно транспирирующие сорта Скрижапель и Коричное полосатое.

С. Д. Михин (1928) на основании интенсивности зимней транспирации расположил растения в ряд, который совпал с рядом морозоустойчивости этих пород, полученных методом прямого замораживания; наиболее морозоустойчивой оказалась береза и наименее морозоустойчивым — клен.

Работа П. Б. Раскатова (1939) показала несоответствие между потерей воды, при которой может происходить гибель растения, и фактически наблюдаемой при их гибели. По его данным, на широте Воронежа смертельный для растения минимум воды остается при потере 60—75% воды. Фактически же потери воды достигают 10—12% (у конского каштана — 11%, у березы — 12%). Подобные же данные были получены для хвойных (Meuser, 1928, 1932). Такая малая потеря воды связана с очень пониженной транспирацией древесных растений зимой. По Л. А. Иванову (1941), хвоя сосны транспирирует зимой в 300—400 раз слабее, чем летом. Для ряда видов хвойных зимняя транспирация составляет от $\frac{1}{55}$ до $\frac{1}{25}$ осенней транспирации (Weaver a. Mogensen, 1919).

По существу, вряд ли вообще можно говорить о зимней транспирации растений, скорее здесь речь может идти о зимнем испарении воды. В физиологии растений под транспирацией понимается активный процесс отдачи воды, регулируемый растением. Здесь же отдача воды происходит, как пассивное явление, через плохо защищенные места, т. е. через листовые следы, перидерму, почки. Нельзя не согласиться с мнением А. Я. Гордягина, считающего листовой след раной, которая в дальнейшем залечивается. Особенно много воды теряют свежие листовые следы; эти потери воды постепенно падают и остаются константными (минимальными) в течение всей зимы.

У яблони максимальные потери воды наблюдаются через перидерму (59%), а у липы — через листовые следы. По данным Гордягина (1931), у липы через перидерму теряется 0,8—3,1% воды, через почки — 1,5—6,5%, а через листовые следы — 80%.

Л. А. Иванов (1941), основываясь на упомянутых выше рабо-

тах П. Б. Раскатова, пересмотрел свою точку зрения и пришел к выводу, что зимняя гибель древесных растений происходит не за счет интенсивного испарения воды, т. е. за счет иссушения, а за счет замерзания. Это представление было экспериментально подтверждено Д. В. Гирником (1953). Он отмечает также наличие липоидных слоев у древесных растений в зимнее время (описанных ранее Генкелем и Окниной, 1948), предохраняющих растения от излишних потерь воды.

Не исключена, однако, вероятность, что на границе ареалов и в случае очень сильно испаряющих пород (дуб) зимнее испарение препятствует распространению древесных пород на север. Для некоторых кустарниковых и древесных пород зимнее испарение воды все же представляет собой значительную угрозу. В частности, это доказано для малины работой Брейерли (Brierley, 1934). Автор изучал в штате Миннесота высыхание малины. В 1934 г. от зимнего высыхания погибло от 50 до 90% побегов малины. Сильных морозов в эту зиму не было и вымерзание, таким образом, было исключено. Гибель побегов малины наблюдалась при падении содержания воды с 120—125 до 50% при расчете на сухой вес.

Согласно Н. Ф. Соколовой (1935), зимнее иссушение влияет на перезимовку маслины в Никитском ботаническом саду. Причиной зимнего иссушения маслины является разрыв между поступлением воды и ее тратами при зимних морозах. Маслина транспирирует зимой в 5,5 раза сильнее, чем хвоя у хвойных.

Таким образом, считая довольно убедительной точку зрения Л. А. Иванова (1946) и Д. В. Гирника (1953), можно отметить значение зимнего иссушения для некоторых культур и районов нашей страны.

Многие растения сравнительно хорошо приспособляются к зимнему иссушению или путем образования ксероморфной структуры (вечнозеленые), или путем сбрасывания листьев. У хвойных происходит закупорка устьиц в хвое, а толстая кутикула и ксероморфизм структуры способствуют малому расходу воды в зимнее время. По данным М. Ф. Остапович (1948), водный дефицит в молодых побегах древесных растений на Памире достигает 70%, что и вызывает ежегодное подсыхание кроны. И. М. Васильев (1956) подчеркивает значение зимнего иссушения в Приморье в связи с очень солнечной зимой и замерзшей почвой, что создает неблагоприятные условия для сохранения водного баланса растений; по его мнению, в климатических условиях Приморья зимнее иссушение деревьев очень частое явление. И. И. Туманов (1940) приводит примеры отрицательного влияния потери воды на озимые культуры и отмечает неизученность этого вопроса. И. М. Васильев (1956) уделяет специальное внимание изучению этого вопроса; по его данным, травянистые растения также очень чувствительны к зимнему иссушению. В районах с малоснежной зимой (Дальний Восток, Восточная Сибирь) высыхание травянистых растений играет определенную роль.

Подводя итоги работам по влиянию низких положительных и отрицательных температур на растение, необходимо остановиться на самых основных моментах, определяющих устойчивость растений к действию этих неблагоприятных условий. Прежде всего следует отметить наличие определенной градации в отношении влияния низких температур на растительные организмы. На теплолюбивые растения отрицательно влияют низкие положительные температуры, а на холодоустойчивые растения небольшие отрицательные температуры (заморозки), когда растения находятся в состоянии вегетации. В то же время многие из них, особенно наши древесные растения, в состоянии покоя очень морозоустойчивы.

Теплолюбивые растения относятся к представителям тропической флоры и повреждаются, а иногда и гибнут под влиянием низких положительных температур (ниже -10°C) в течение нескольких дней. Повреждение и гибель теплолюбивых растений происходят в результате расстройств обмена веществ, изменения коллоиднохимических свойств протоплазмы и нарушения субмикроскопической структуры клеток.

Под влиянием низких положительных температур происходит повреждение хлоропластов (их распад) и нарушение работы ферментов, ведущие к несогласованности их действия. В частности, расстраивается перенос энергии, снижается активность оксидаз и дегидрогеназ и согласованности их действия. В то же время под влиянием низкой положительной температуры увеличивается вязкость протоплазмы, что ведет к увеличению оструктуренности протопласта, т. е. к изменению субмикроскопической организации клетки.

Для поддержания высокой оструктуренности клетки необходим приток энергии, передача которой как раз и нарушается. В результате происходит повреждение, разрушение хлоропластов, а затем денатурация белков и их коагуляция. Снижая вязкость протоплазмы и повышая интенсивность обмена путем воздействия на набухшие семена переменными температурами, холодом или 0,2%-ным раствором азотнокислого аммония, удается значительно повысить холодостойкость теплолюбивых растений. Быстрая гибель теплолюбивых растений (в течение нескольких минут) от действия небольших отрицательных температур происходит под влиянием образующегося льда. Чем интенсивнее льдообразование, тем сильнее повреждение.

При действии небольших отрицательных температур (заморозки) на вегетирующие холодостойкие растения их повреждение и гибель также связаны с отрицательным влиянием образовавшегося в межклетниках льда. Под влиянием небольших низких отрицательных температур (от -1 до -5°C) резко возрастает вязкость протоплазмы (оструктуренность протопласта) и увеличивается чувствительность растений к действию кристаллов льда.

В случае влияния низкой отрицательной температуры на покоящееся (закаленное) растение, т. е. прошедшее процесс закаливания (накопление углеводов, снижение интенсивности физиолого-биохимических процессов, прекращение роста, обособление протоплазмы), повреждения и гибели в результате образования льда в межклетниках не происходит. Для повреждения растения с обособленной протоплазмой необходимо уже образование кристаллов льда внутри клетки. Образовавшиеся внутри клеток кристаллы льда сильно повреждают оструктуренную протоплазму, в которой могут при этом идти процессы повреждения под влиянием льдообразования, а также возникают нарушения обмена веществ.

При замерзании под влиянием быстрого действия очень низкой температуры кристаллообразования льда не наступает, а происходит витрификация протоплазмы, при которой организмы приобретают почти безграничную устойчивость к низким температурам.

По-видимому, витрификация может легко происходить у растений с хорошо выраженным процессом обособления протоплазмы (многие древесные породы). Таким образом, имеется непрерывный ряд растений с возрастающей устойчивостью к действию низких температур. Начинается этот ряд теплолюбивыми растениями, невыносящими низких положительных температур и погибающими быстро под влиянием небольших отрицательных температур, затем следуют растения с высокой чувствительностью к небольшим отрицательным температурам (заморозкам) у холодостойких, но вегетирующих растений, и заканчивается ряд морозоустойчивыми растениями, выработавшими в процессе эволюции способность переносить морозы в закаленном состоянии или состоянии покоя.

Степень морозоустойчивости различных растений неодинакова. Сравнительно маломорозостойки озимые растения, более зимостойки плодовые культуры и самыми устойчивыми являются многие древесные, хвойные и лиственные породы.

Помимо морозоустойчивости большое значение для перезимовки растений имеет их зимостойкость. Озимые культуры могут погибнуть от выпревания, вымокания, выпирания и ледяной корки, а древесно-кустарниковые породы — от избыточной потери воды зимой, а также от сильного обогрева стволов, в результате чего они выходят из покоя и способны повреждаться уже небольшими морозами. Зимостойкость растений изучена менее глубоко, чем морозоустойчивость, и ждет еще детального физиологического анализа.

Повышение морозоустойчивости и зимостойкости растений должно одновременно идти как по линии селекции (создания высокоморозоустойчивых и зимостойких сортов), так и в направлении улучшения агротехники (полив, удобрения, формирование кроны, обрезки и т. д.).

Для установления степени морозоустойчивости и состояния растения во время перезимовки в настоящее время разработан помимо прямых и ряд косвенных методов диагностики: 1) обособление протоплазмы и динамика запасных питательных веществ в осенне-

зимний период; 2) диагностика по увеличению десорбции электролитов; 3) морфолого-биологический метод состояния почек и ритм их роста и развития; 4) биологический контроль и др.

Основными задачами дальнейших исследований в области морозоустойчивости являются более глубокое изучение взаимосвязи физиолого-биохимических процессов с субмикроскопической организацией клетки и льдообразованием, а также разработка методов повышения морозоустойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Я., Лютова М. И. и Фельдман Н. А. Цитология, 1959, 1, 6. Александров В. Я. и Шухмина Г. Г. Сб. «Цитол. основы приспособления растений к факторам среды». М., «Наука», 1964. А ли - З а д е М. А. Общед. научн. сессия по нуклеиновым кислотам раст. (реф. докл.). Уфа, 1958. Барская Е. И. Бот. ж., 1961, 6. Барская Е. И. и Окнина Е. З. Физиол. раст., 1959, 6, 1 и 4. Белкин Н. И. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Благовещенский А. В. Сов. субтропики, 1938, 1; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Бобрышева А. И. и Окнина Е. З. Физиол. раст., 1960, 7, 5. Богдан И. К. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Богданов П. П. Тр. и иссл. по лесному хоз-ву и лесной пром-сти, 1931, 10. Бояркин А. Н. Физиол. раст., 1955, 2, 3. Бригинец Н. Л. Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940. Бугаевский М. Ф. ДАН СССР, 1939, 22, 3; Научн. зап. Укр. ин-та соц. земледелия, 1, 2. Киев, 1940; ДАН СССР, 1947, 58, 6. Васильев И. М. Научно-агрономич. ж., 1930, 2; ДАН СССР, 1939, 24, 1 и 2; Докл. Всесоюз. совещ. по физиол. раст., вып. 1, М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; Соц. землед., 1947, 167; Сад и огород, 1950, 1; Прием сплошной осенне-зимней побелки плодовых деревьев и субтропических культур. М., Изд-во АН СССР, 1951; Зимостойкость растений. М., Изд-во АН СССР, 1953; Зимовка растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Васильев П. И. Научно-агрономич. ж., 1930, 2. Генкель П. А. Вестн. АН СССР, 1948, 8; Генкель П. А., Баданова Л. В. Физиол. раст., 1965, 12, 4. Генкель П. А., Баданова Л. В., Самыгин Г. А. Физиол. раст., 1965, 12, 1. Генкель П. А., Барская Е. И. Физиол. раст., 1960, 7, 6. Генкель П. А. и Живухина Г. М. ДАН СССР, 1959, 127, 1. Генкель П. А. и Литвинов Л. С. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1930, 7, 3. Генкель П. А. и Морозова Р. С. Физиол. раст., 1957, 4, 6; 1959, 6, 5. Генкель П. А. и Окнина Е. З. Реф. н.-и. работ за 1944 г., ОБН АН СССР. М., Изд-во АН СССР, 1945; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948; ДАН СССР, 1948а, 62, 3; Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых деревьев. М., «Наука», 1964. Генкель П. А. и Пронина Н. Д. Физиол. раст., 1963, 10, 2; 1964, 11, 4. Генкель П. А. и Ситникова О. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950; Диагностика морозоустойчивости растений по глубине покоя их тканей и клеток. Методические указания. М., Изд-во АН СССР, 1964. Гирник Д. В. Автореф. канд. дисс. М., 1953; Тр. Ин-та леса АН СССР, 27. М., Изд-во АН СССР, 1955. Гордягин А. Я. Ежегодн. Тобольск. гос. музея, 1916, 27; Тр. Об-ва естествоиспыт. при Казанск. ун-те, 5. Казань, 1925; «Юб. сб. в честь акад. Б. А. Келлера». Воронеж, 1931. Гочолашвили М. М. Изв. АН СССР, 1940, 4. Гребницкий А. С. Тр. Петерб. об-ва естествоиспыт., 1884, 15. Гриф В. Ф. О. ДАН СССР, 1955, 108, 4. Гужев Ю. Л. Автореф. канд. дисс. М., 1959. Гунар И. И., Силева М. Н. Физиол. раст., 1954, 1, 2. Еремин Г. В. Автореф. канд. дисс. Крымск, 1958. Живухина Г. М. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960; Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, 1960а, 79, 2. Заленский О. В. Фотосинтез и морозоустойчивость сель-

скохозяйственных растений в условиях высокогорного Памира. Эксперимент. бот., 10. М., Изд-во АН СССР, 1955. Иванов Л. А. Бот. ж. СССР, 1941, 26, 2—3; Свет и влага в жизни многих древесных пород. «Тимирязевские чтения», 6. М., Изд-во АН СССР, 1946. Иванов Л. А. и Орлова Л. М. Журн. русск. бот. об-ва, 1931, 16, 2—3. Ионова М. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1958, 12. Калмыков К. Ф. Тр. Пермск. с.-х. ин-та, 1948, 12. Кизюрин А. Д. Стелющийся сад. М., Сельхозгиз, 1937. Клунный Г. М. Химизация соц. землед., 1935, 2. Коломиец П. Т. Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, 4; Физиол. раст., 1955а, 2, 2. Кокинг Э. С. V Междунар. биохим., конгр. М., 1961. Краевой С. Я. и Окнина Е. З. ДАН СССР, 1954, 95, 3. Краевой С. Я., Окнина Е. З. и Ипекджиян В. М. ДАН СССР, 1954, 96, 4. Красавцев О. А. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Кузьмин А. Я. и Окнина Е. З. Винодел. и виноград., 1956, 7. Куперман Ф. М. Вести. Моск. ун-та, 1949, 8. Кыдрев Т. Г. и Салчева Г. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 9. М., Изд-во АН СССР, 1955. Лебедев А. Ф. и Талалаев Е. В. Донская селекц. станция, 1928, 2. Лозино-Лозинский Л. К. Журн. общ. биол., 1948, 9, 6. Лупарева Т. Ф. Физиол. раст., 1958, 5, 1. Максимов Н. А. Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., отд. бот., 1908, 37; Журн. опытно. агрономии, 1912, 13; О вымерзании и холодостойкости растений. СПб., 1913; то же, М., Изд-во АН СССР, 1952. Маринчик А. Ф. и Курбатова А. Т. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири, ч. 1. СПб., 1860. Мининберг С. Я. Морозостойкость некоторых сортов винограда. Киев, 1948. Михин С. Д. Тр. Сиб. ин-та сельск. хоз-ва и лесоводства, 1928, 10, 1—6. Мороз Е. С. Сов. бот., 1940, 5—6; Экспериментально-экологические исследования периода покоя у древесных растений. Эксперимент. бот., 6. М., Изд-во АН СССР, 1948. Морозова Р. С. Тезисы докл. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1959; Автореф. канд. дисс. Минск, 1961. Морозова Р. С. и Белавцева Е. М. Биофизика, 1960, 3, 3. Морозова Р. С. и Кушниренко С. В. Бот. ж., 1962, 5. Москов И. В. Высш. сельскохозопански ин-та им. Г. Димитрова. Агр. фак. Научни трудов, VI. София, 1959. Мошков Б. С. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1935, 6. Муромцев И. А. и Локонова В. И. Тр. Плодоовощн. ин-та им. И. В. Мичурина, 11. Мичуринск, 1960. Надарая Г. В. Сов. субтропики, 1938, 2(41). Нестеров Я. С. ДАН СССР, 1957, 177, 3; Период покоя плодовых культур. М., Сельхозгиз, 1962. Никитин К. Г. Сад и огород, 1949, III. Окнина Е. З. ДАН СССР, 1948, 62, 5; Тр. Ин-та физиол. АН СССР, 8, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953. Окнина Е. З. и Барская Е. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1954, 5; Практическое руководство по определению готовности семян основных плодовых культур к посеву при стратификации. М., Изд-во АН СССР, 1956; Сб. «Памяти акад. Н. А. Максимова». М., Изд-во АН СССР, 1957. Окнина Е. З. и Кузьмин А. Я. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 9. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Окнина Е. З. и Пустовойтова Т. Н. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Окунцов М. М. и Аксенова О. Ф. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Окунцов М. М. и Силева М. Н. Уч. зап. Томск. ун-та, 1950, 13. Опарин А. И. Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М., Изд-во АН СССР, 1960. Остапович М. Ф. Изв. Таджик. филиала АН СССР, 1948, 7. Пененжек Я. и Висьневская Я. Бюлл. Польск. АН, 1954, 2, 4. Петролович К. Изв. Лесного ин-та, 1904, 11. Перк А. Я. Автореф. канд. дисс. Тарту, 1953; Научн. зап. Тартуск. ун-та, 1960, 82. Петровская Т. П. ДАН СССР, 1954, 96, 1; 99, 3; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Покровский В. Н. и Меграбян С. Г. Сов. субтропики, 1937, 12 (40). Поплавский К. М. Тр. Плодоовощн. ин-та им. И. В. Мичурина, 1950, 6; 1953, 7; 1956, 9. Попов К. Физиология на растенията. София, 1955. Проценко Д. Ф. Морозоустойчивость плодовых культур СССР. Киев, 1958. Проценко Д. Ф., Полищук Л. К. О физиологических и биохимических особенностях морозостойкости плодовых культур. Киев, 1948. Разумов В. И. Физиол. раст., 1960, 7, 3; Бот. ж., 1960а, 45, 12; Среда и развитие растений. М.—Л., Изд-во с.-х. лит., 1961. Ракитина З. Г. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Раскатов П. Б. Сов. бот.,

1939, 3. Рихтер А. А. Журн. опыты агрономии Юго-Востока, 1927, 4, 2. Рихтер А. А. и Гречушников А. И. К вопросу о физиологических процессах, лежащих в основе гибели озимых хлебов от «выпревания» или «задушения» под ледяной коркой. М., Изд-во АН СССР, 1932. Родченко О. П. Автореф. канд. дисс. М., 1959. Рубин Б. А. Сб. «Пробл. биохимии в мичуринской биологии». М., Изд-во АН СССР, 1949; Дыхание и его роль в иммунитете растений. «Тимирязевские чтения», 12. М., Изд-во АН СССР, 1960. Рубин Б. А. и Сисакян Н. М. Сб. «Пробл. биохимии в мичуринской биологии». М., Изд-во АН СССР, 1949. Рубин Б. А. и Соколова В. Е. ДАН СССР, 1949, 64, 3. Рязанцев А. В. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Пермск. ун-те, 1930, 7, 3; 1934, 9, 1—3; Сб. н.-и. работ Пермск. с.-х. ин-та, 1937, 6; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949; Автореф. докт. дисс. Пермь, 1960. Самыгин Г. А. Журн. общей биол., 1955, 16; Физиол. раст., 1960, 7, 3. Самыгин Г. А. и Матвеева Н. М. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Сатарова Н. А. ДАН СССР, 1948, 62, 5; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Сергеева К. А. Агробиология, 1952, 4. Сергеев Л. И. Агробиология, 1951, 2; Природа, 1951а, 6; Выносливость растений. М., «Советская наука», 1953. Сергеев Л. И., Байков Г. К. и Сергеева К. А. ДАН СССР, 1957, 116, 3. Сергеев Л. И. и Забранская О. А. Физиол. раст., 1955, 11, 2. Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Мельников В. К. «Сб. работ Ин-та биол. Башкирск. филиала АН СССР». Уфа, 1961. Сисакян Н. М. и Рубин Б. А. Биохимия, 1944, 9, 6. Ситникова О. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950; ДАН СССР, 1950а, 70, 4; Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, 1956, 22, 1. Соколова Н. Ф. Тр. гос. Никитск. бот. сада, 1935, 21, 1; Сб. «Биохим. и физиол. древесных и кустарниковых южных пород», 1939, 21; Тезисы докл. совещ. по физиол. раст. М., Изд-во АН СССР, 1940. Соловьева М. А. Плодоовощн. хоз-во, 1937, 7. Строгонов Б. П., Окнина Е. З. Физиол. раст., 1961, 8, 1. Сулакадзе Т. С. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 4, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945; Тр. Тбилисск. бот. ин-та, 1949, 13; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Сулакадзе Т. С. и Элленгорн Я. Е. Сообщ. АН Груз. ССР, 1945, 6, 10; 1946, 7, 1. Сулейманов И. Г. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960; Физиология покоя и роста красного клевера. Казань, 1961; Автореф. докт. дисс. Казань, 1964. Суркова Л. И. Физиол. раст., 1962, 9, 5. Сурож И. Ежегодн. Лесного ин-та, 1890, 5; Тр. 8-го съезда русск. естествоиспыт. и врачей в СПб., 1890, 5. Туманов И. И. Тр. по прикладн. бот., генет. и селекции, 1931, 25; Физиологические основы зимостойкости культурных растений. М., Сельхозгиз, 1940; Основные достижения советской науки в изучении морозостойкости растений. «Тимирязевские чтения», 11. М., Изд-во АН СССР, 1951; Защита цитрусовых от морозов. М., Изд-во АН СССР, 1954; Физиол. раст., 1955, 2, 3; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Туманов И. И. и Гареев Э. З. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1951. Туманов И. И. и Красавцев О. А. Физиол. раст., 1955, 2, 4; 1959, 6, 5. Туманов И. И. и Трунова Т. Н. Физиол. раст., 1957, 4, 5; 1958, 5, 2. Тырина В. А. Автореф. канд. дисс. Владивосток, 1952. Тюрин М. М. Исследование морозостойкости в условиях высокогорного Памира. Сталинабад, 1957. Федоров А. К. Особенности развития зимующих растений. М., Изд-во АН СССР, 1959. Христо А. А. Физиол. раст., 1961, 8, 1. Христов М., Георгиев Г. Н. и Москов И. В. ВССИ «Г. Димитров». Научн. тр., 1956, 3. Чайлахян М. Х. Бот. ж., 1958, 43, 7. Шатилов Ф. В. Автореф. докт. дисс. Саратов, 1950; Тр. Саратовск. с.-х. ин-та, 1957, 10. Шмидт П. Ю. Анабоз, изд. 4. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Щербakov И. П. Изв. АН СССР, 1960, 4.

A k e r m a n A. Studien über den Kältetod und die Kälteresistenz der Pflanzen nebst Untersuchungen über die Winterfestigkeit des Weizens. Berlinka Boktryckeriet, Lund, 1927. Bartecko H. Jahrb. Wiss. Bot., 1909, 47. Bonner J. Gen. Physiol., 1936, 20, 1. Brierley W. G. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 1934, 31. Brown Dillon S. Plant Physiol., 1957, 32, 2. Buhlert. Landwirtschaft. Jahrb., 1906, 35. Cocking G. C. Nature, 1960, 187. Chendler W. H. a. Hildreth A. C. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci., 1936, 33. Chirilei H. Bull.

stiint. Acad. R. P. R. Sec. biol., agron., geol. si geogr., 1953, 5, 3. Chirilei H., Stoian M. Bul. stiint. Acad. R. P. R. Sec. biol. sistinte agr., ser. bot., 1957, 9, 4. Christiansen S. G. a. Thimann K. V. Biochem., 1950, 26. Etz K. H. Protoplasma, 1939, 33, 4. Ewart A. J. Ann. Bot., 1898, 12. Famintzin A. u. Borodin I. Bot. Ztg., 1867, 49. Göppert H. R. Über die Wärme — Entwicklung in den Pflanzen, deren Gefrieren und die Schutzmittel gegen dasselbe. Breslau, 1830. Gorke H. Landwirt. Versuchst., 1907, 65. Hansteen-Craner B. Meld. Norges Landbrucks Hoiskole, 1922, 2 (1—2). Harvey R. B. J. Agr. Res., 1918, 15, 2; Proc. World's Grain Exhibit. a. Conf. 2, Regina-Canada, 1933. Höfler K. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss., Kl. 95, 1918. Iljin W. S. Protoplasma, 1930, 10, 1933; 20. Johannsen W. Das Aeterverfahren beim Frühreiben. Jena, 1900; Naturwiss. Wochenschr., 1902, 9. Kater J. M. Ann. Bot., 1927, 41, 164. Kihlman N. Soc. pro fauna et flora Fennica, 1890, 6, 3. Kessler W. Planta, 1935, 24, 2. Kessler W. u. Ruhland W. Planta, 1938, 28. Kohn H., Waisel V., Levitt J. Protoplasma, 1963, 57, 1—4. Kokkonen P. Acta. Forest. Fenn., 1926, 30; 1929, 33. 33. Krull R. Planta, 1960, 55. Lang A. Naturwiss., 1956, 43, 12. Lidforss B. Lunds. Univ. Arskr. N. F. Afd. 2, 1907, 2, 13. Levitt J. Frost killing and hardiness of plants. A critical review. Minneapolis Minn., 1941; Ann. Rev. Plant Physiol., 1951, 2; Protoplasmatologia. Wien, 1958, VIII/6; J. theoret. biol., 1961, 1962, 3. Kohn H., Waisel V., Levitt J., Levitt J. a. Scarth G. W. Canad. J. Res., sec. C., 1936, 14. Levitt J. a. Siminovitch D. Canad. J. Res., sec. C., 1940, 18. Levitt J., Sullivan C. V., Johansson N. O. Plant Physiol., 1962, 37, 3. Levitt J., Sullivan V. V., Johansson N. O., Pettit R. M. Plant Physiol. 1961, 36, 5. Luyet B. J. Biodynam., 1937, 29. Luyet B. J. a. Gehenio P. M. Biodynam., 1938, 2, 42; Publ. by «Biodynamica», Normandy, Missouri, 1940. Mc Col M. M. a. Boujucos G. I. Michig. Agr. Expt. St. Spec. Bull., 1929, 192. Meyer B. S. Amer. J. Bot., 1928, 15; Bot. Gaz., 1932, 94. Mez C. Flora, 1905, 94. Middendorf F. G. Bot. Gez., 1939, 100, 3. Möbius M. Ber. Dtsch. Bot. Gess., 1907, 25. Molisch H. Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena, 1897, Das Warmbad als Mittel zum Treiben der Pflanzen. Jena, 1909. Müller-Thürgau H. M. Landwirt. Jahrb., 1880, 9; 1886, 15. Newton R. A. J. Agr. Sci., 1922, 12; 1924, 14. Parker J. Protoplasma, 1957, 48, 11. Rosa T. T. Miss. Agr. Expt. Sta. Res., 1921, Bull. 48. Russow F. Sitz. Naturf. Gesellsch. Univ. Dorpat, 1882, 5. Sachs J. Landwirt. Versuchst., 1860, 2. Sakai A. Low Temp. Sci. Ser. B., 1956, 14; 1958, 16; Nature, 1960, 185; 1961, 189. Samish R. M. Ann. Rev. Plant Physiol., 1954, 5. Scarth G. W. New Phytolog., 1944, 43, 1. Scarth G. M., Levitt J., Canad. J. Res., sec. C., 1936, 14, 8; Plant Physiol., 1937; 12; 1941, 16, 1. Schaffnit E. Mitt. d. K. W. Inst. Landwirt. in Bromberg., 1910, 3. Schaffnit E. u. Lüdtke N. Phytopath. Ztschr., 1932, 4. Schaffnit E. u. Wilhelm A. Phytopath. Ztschr., 1933, 5, 6. Schander R. u. Schaffnit E. Landwirt. Jahrb., 1919, 52. Siminovitch D. a. Scarth G. W. Stachelin M., Wurgler W. Landwirt. Canad. J. Res., ser. C, 1938, 16. St. Jahrb. Schweiz., 1953, 67, 6. Thimann K. V. Biol. Bull., 1949, 96. Thimann K. V. a. Bonner W. D. Amer. J. Bot., 1948, 35. Thimann K. V., Bonner W. D. a. Christiansen S. G. «Plant growth substances», 1951. Todd G. W. Physiol. Plantarum, 1953, 6, 2. Treviranus L. C. Physiologie der Gewächse, 1838, 2. Vegis A. Über den Einfluss der Temperatur und der Täglichen Licht-Dunkel-Periode auf die Bildung der Ruheknochen zugleich ein Beitrag zur Entstehung des Ruhezustandes. Symbolae Bot. Upsaliensis, 1955; Ann. Rev. Plant Physiol., 1964, 15. Weaver J. E. a. Mogensen A. Bot. Gaz., 1919, 68. Weinberger J. H. Proc. Amer. Soc. Hortic. Sci., Itaca, N. Y., 1956, 67. Zeller O. Planta, 1951, 39, 6.

ВЛИЯНИЕ ЗАСУХИ НА РАСТЕНИЯ

ОБЩИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ЗАСУХЕ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ

Губительное влияние засухи на растение и вопросы борьбы с засухой всегда вызывали большое внимание в нашей стране. Контигентальный климат с различными типами засух с необходимостью ставил и ставит на разрешение изучение вопросов борьбы с засухой.

Страшный голод 1891 г. особенно наглядно продемонстрировал необходимость изучения засухи и разработки мероприятий по борьбе с ней. В этом направлении, как известно, с целым рядом предложений по обработке почвы, системе земледелия и по изменению микроклимата выступили такие крупнейшие русские ученые-почвоведы, как В. В. Докучаев (1892), П. А. Костычев (1893), А. А. Измаильский (1893). Не остался в стороне и физиолог растений К. А. Тимирязев (1892), который на основании анализа существовавшей в то время литературы обрисовал основы водного режима растений и его нарушения во время засухи. На основании этого анализа Тимирязев предложил ряд мероприятий по борьбе с засухой, включая лесные полосы, применение орошения и др.

В дальнейшем огромную роль в пробуждении интереса к проблеме засухоустойчивости сыграли исследования Н. А. Максимова, который начиная с 1916 г. стал публиковать работы на эту тему, завершившиеся изданием его известной монографии «Физиологические основы засухоустойчивости растений» (1926).

Появление книги Максимова вызвало большой подъем в этой области исследования как у нас, так и за рубежом, и за тридцать с небольшим лет, было опубликовано большое число отдельных работ и монографий, посвященных вопросам водного режима и засухоустойчивости растений (Красовская, 1925, 1937, 1955; Туманов, 1926, 1929; Васильев, 1931, 1931 а; Литвинов, 1932, 1933, 1951; Генкель, 1935, 1946, 1954, 1956, 1960; Кокина, 1935, 1940; Удольская, 1936; Кружилин, 1936, 1944, 1954; Алексеев, 1937, 1942, 1948, 1950; Сисякян, 1937, 1940; Сказкин, 1938, 1961; Василевская, 1940, 1954; Ива-

нов, 1946; Заблуда, 1948; Ерыгин, 1960; Стафановский, 1950; Шардаков, 1953; Сергеев, 1953; Григорьев, 1955; Алексеев и Гусев, 1957; Гусев, 1959; Петин, 1959; Генкель и Баданова, 1961; Свешникова, 1962; Анিকেев, 1963; Гарчевский, 1964 и др.). (Большой список работ, посвященных этому вопросу, опубликован в библиографическом указателе «Водный режим и засухоустойчивость растений», 1964). Ряд ученых Запада также способствовал разработке этой проблемы (Arland, 1929, 1953; Biebl, 1962; Bogen, 1948; Bosian, 1933; Evenari, 1953; Huber, 1924, 1927; Ijij, 1927, 1930, 1935; Levitt, 1960; Oppenheimer, 1951; Seybold, 1929; Simonis, 1952; Stocker, 1928, 1948, 1950, 1954, 1956, 1958, 1960; Walter, 1925, 1926, 1929, 1931, 1955 и др.).

В 1952 г. вышло второе издание труда Н. А. Максимова с многочисленными примечаниями автора, в которых были отражены основные работы по водному режиму и засухоустойчивости, вышедшие в свет после первого издания его монографии.

Прежде чем перейти к изложению материалов по физиологии засухоустойчивости, остановимся очень кратко на самом явлении засухи.

П. И. Броунов (1899, 1912, 1925) характеризует засуху как «ненормально сухой период, обусловливаемый ненормально высоким атмосферным давлением». Приводя ряд интересных замечаний по влиянию засухи в различные периоды развития растений, он указывает, между прочим, на возможность существования критических периодов у растений не только относительно увлажнения, но и температуры. Броунов различает засуху сильную и слабую, длительную и кратковременную.

В своей работе А. А. Каминский (1934) приходит к выводу, что засуха характеризуется определенным типом погоды отдельного периода. Под засухами он понимает бездождные периоды, в течение которых максимальная суточная температура воздуха (или температура в 13 ч дня) после значительного потепления равномерно повышается. В 13 ч дня относительная влажность после значительного падения оказывается низкой (не выше 40%) и продолжает падать, абсолютная влажность колеблется в узких пределах и облачность бывает мала.

Засухи могут сопровождаться суховеями, которые обусловлены нисходящими токами воздуха. Каминский показал, что в большинстве случаев суховеи совпадают с антициклоном. Он дает следующее определение засухи: «Засуха есть явление, при котором в течение одного, двух, а иногда и нескольких декад держится вполне определенный режим погоды, характеризуемый созвучными изменениями целого комплекса метеорологических элементов».

Из изложенного выше вытекает, что засушливая погода связана с антициклонами, т. е. с повышенным давлением воздуха, распространяющимся на многие сотни и даже тысячи километров. Большинство засух на территории европейской части СССР связано с

антициклоном, образующимся в районе Азорских островов в Атлантическом океане. Антициклоны в своем образовании и эволюции связаны с циклонами, т. е. с областями пониженного давления, характеризующимися противоположными антициклонам свойствами.

В образовании засух в Советском Союзе большое значение имеют также полярные антициклоны. В частности, сильная засуха 1946 г., продолжавшаяся в ряде мест от 50 до 70 дней, была вызвана одновременно азорским и полярным антициклонами.

Засуха влияет на растения в двух направлениях: во-первых, повышает температуру тела растения и, во-вторых, вызывает большую потерю воды (водный дефицит, или завядание). Таким образом, засухоустойчивость является способностью растения выносить, во-первых, перегрев и, во-вторых, обезвоживание. Соответственно и различают: 1) жароустойчивость (теплоустойчивость) и 2) засухоустойчивость в узком смысле слова (сухоустойчивость). Так, в американской литературе (Reed a. Bartholomew, 1930) отмечается scorch (запал) — повреждение растения от перегрева и windburn (захват) — высыхание растения от обезвоживания. В немецкой литературе (Huber, 1935) было выделено понятие Hitzeresistenz (жароустойчивость) из понятия Dürgeresistenz (засухоустойчивость). В советской литературе понятие жароустойчивости сформулировано в лаборатории А. А. Рихтера Н. А. Хлебниковой (1932).

Как видно из изложенного, понятие жароустойчивости стало появляться в научной литературе лишь в 30-х годах текущего столетия, хотя первые опыты по изучению влияния температуры на растение были начаты Саксом еще в 70-х годах XIX в. Выделение понятия жароустойчивости оказалось весьма важным, так как позволило выявить причины высокой устойчивости растений к повышенной температуре и к способности растения выносить обезвоживание. В то же время выяснилось, что существуют растения жароустойчивые и одновременно плохо переносящие обезвоживание, растения, хорошо выносящие обезвоживание, но отрицательно реагирующие на перегрев, и, наконец, подлинно засухоустойчивые растения, выносящие хорошо как перегрев, так и обезвоживание.

В 1926 и 1929 гг. из лаборатории, возглавляемой Н. А. Максимовым, вышли работы И. И. Туманова, в которых хорошо было показано наличие приспособления растений к засухе. В опытах Туманова подсолнечник и гречиха весьма значительно (примерно на 50%) снижали урожай под влиянием перенесенной ими засухи. Повторное действие засухи, однако, уже незначительно влияло на урожай, снижая его всего на 2—3%. Позднее аналогичное явление отметил Уайтсайд (Whiteside, 1941).

В работе П. А. Генкеля с соавторами (1935) было показано особенно губительное действие на растения резкого скачка в напряжении метеорологических факторов.

Данные И. И. Туманова о приспособлении растений к засухе, с одной стороны, и представления Ч. Дарвина и И. В. Мичурина о

высокой пластичности растения в молодом возрасте — с другой, позволили П. А. Генкелю и С. С. Колотовой (1934) предложить метод предпосевного закаливания против засухи. По этому методу приспособление к обезвоживанию происходит у наклюнувшихся семян, рост которых весьма ограничен, в силу чего само обезвоживание переносится без какого-либо ущерба для растения, в то же время растения приобретают значительную засухоустойчивость. Таким образом, стало понятным, что засухоустойчивость не раз навсегда данное, конкретное свойство, а свойство, образующееся в процессе приспособления растения к засухе.

В процессе онтогенеза растение формирует свою засухоустойчивость под влиянием условий существования.

Таким образом, засухоустойчивыми можно называть растения, способные в процессе онтогенеза приспособляться к действию засухи и осуществлять в этих условиях нормальный рост, развитие и воспроизведение благодаря наличию ряда свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования и естественного отбора.

Из предложенного нами определения следует, что можно одновременно иметь засухоустойчивые и высокопродуктивные растения. В то же время необходимо иметь в виду, что термин «нормальное воспроизведение» (урожай) нельзя отождествлять с понятием «максимальный урожай». Естественно, что при сильной засухе уменьшается урожай любого растения, даже ксерофита. В отношении последних прав был Н. А. Максимов, который относил их не к засухолюбивым, а только к весьма засухоустойчивым растениям.

Рассмотрим более подробно проблему засухоустойчивости. Влияние почвенной засухи сказывается прежде всего в потере воды клетками и тканями и их обезвоживании. Всякая излишняя потеря воды растением приводит к нарушению водного режима и образованию водного дефицита. Водным дефицитом называется недонасыщенность клеток растения водой. Небольшой водный дефицит (в несколько процентов от полного насыщения) можно считать нормальным явлением, не приводящим к нарушению жизненных функций растительного организма. Однако стоит только водному дефициту перейти определенную норму, как он уже начинает отрицательно влиять на растение. Для разных растений величина водного дефицита, при котором сказывается его неблагоприятное влияние, очень различна. У более засухоустойчивых растений для этого необходима потеря значительных количеств воды, у незасухоустойчивых уже сравнительно небольшие водные дефициты вызывают нарушение хода физиологических процессов. Дневной дефицит наблюдается в самые жаркие часы дня и в ясный солнечный день и хорошо заметен у растений, легко теряющих тургор. При этом растение обнаруживает характерные признаки завядания. Например, многие тыквенные, дурман и ряд других растений легко теряют тургор в самые жаркие часы дня.

Представление об остаточном водном дефиците было введено

Л. С. Литвиновым (1928). Под остаточным водным дефицитом понимается тот дефицит, который наблюдается у растений рано утром, перед восходом солнца. Остаточный дефицит образуется в том случае, если растение за ночь не сумело восполнить ту убыль воды, которая произошла в течение светлых часов суток. Наличие остаточного водного дефицита и особенно его постепенное возрастание свидетельствуют о прогрессирующем отрицательном влиянии почвенной засухи. К сожалению, методы определения водного дефицита в растениях очень несовершенны. Обычно для этой цели используется метод О. Штокера в изменении Л. С. Литвинова (1932).

Однако в работах А. М. Алексеева (1948) и Б. И. Щербакова (1955) этот метод подвергнут критическому разбору. Так, Алексеев отмечает, что полное насыщение листьев водой не представляет собой их оптимального состояния. Щербаков, исходя из понятия водоемкости, введенного Д. М. Новогрудским (1946), считает, что водоемкость растения уменьшается после перенесенной засухи, а по данным Новогрудского (1946) меняется и в процессе развития. Кроме того, Щербаков отметил, что у ряда дикорастущих растений водный дефицит в онтогенезе не увеличивается, а снижается, несмотря на высыхание почвы. Однако взятые им растения (ксерофиты) имеют сравнительно глубокую корневую систему, за счет углубления которой и могло произойти указанное явление. Щербаков предлагает определять водонасыщение почвы поливами, где под растениями влажность почвы доводилась до полной влагоемкости.

Не возражая принципиально против данного метода, можно, однако, отметить его чрезвычайную громоздкость. Кроме того, метод Новогрудского не лишен тех же недостатков, что и метод Литвинова. С нашей точки зрения метод определения остаточного дефицита, предложенный Литвиновым, сохраняет свое сравнительное значение.

Литвинов (1951) отметил, что повреждение растения от почвенной засухи начинается задолго до того, как почва высохнет, до коэффициента завядания — с момента нарастания остаточного водного дефицита.

Однако не только остаточный, но даже и дневной водный дефицит не проходит для многих растений бесследно. Для незасухоустойчивых растений наличие значительного дневного дефицита часто уже оказывает неблагоприятное влияние. Наличие водного дефицита или завядания, независимо от того, проявляется ли оно в виде заметной потери тургора или внешне не проявляется, всегда вызывает в растении ответную реакцию. В начале завядания эти реакции носят защитно-приспособительный характер, а затем уже наступают явные нарушения в ходе и координации физиологических процессов, приводящие к повреждениям, а в более тяжелых случаях и к полной гибели растений.

Почвенная засуха всегда тесно связана с атмосферной, причем последняя вызывает повышение температуры тела растения вслед-

ствии снижения интенсивности транспирации и одновременного возрастания температуры воздуха. В разделе о влиянии высоких температур на растение уже отмечалось возрастание гидрофильной вязкости протоплазмы как защитной реакции против перегрева. В дальнейшем начинается уже повышение структурной вязкости, не связанное с повышением жароустойчивости и являющееся в данном случае свидетелем начавшегося повреждения растения высокой температурой.

Водный дефицит оказывает отрицательное действие на ростовые процессы (Алексеев, 1937), особенно в фазу растяжения (Максимов, 1939; Лобов, 1945; Минина, Игрицкая и др. (1945). По мнению А. М. Алексеева (1937) и Н. А. Максимова (1939), влияние обезвоживания в первую очередь сказывается именно на ростовых процессах, которые являются наиболее чувствительными к действию засухи. Е. И. Ратнер (1944, 1948) считает, что завядание вызывает изменение коллоидной системы растения в том же направлении, что и старение клетки, т. е. уменьшается водоудерживающая способность и способность к набуханию. При почвенной засухе наблюдаются значительные биохимические изменения. При обезвоживании растения наступает гидролиз крахмала, который наблюдал Молиш (Molisch, 1921). По Н. М. Сисакяну (1940), засухоустойчивые растения сохраняют свои синтетические процессы во время засухи на более высоком уровне.

Как показали С. Д. Львов и С. С. Фихтенгольд (1936), во время засухи у мезофитных растений возрастает интенсивность процесса дыхания. За счет повышения дыхания растения сохраняют оводненность коллоидов протоплазмы, так как в процессе дыхания выделяется вода. Таким образом, повышение дыхания при обезвоживании растения они считали за защитно-приспособительную реакцию, способствующую сохранению растения от обезвоживания.

Исследования В. Н. Жолкевича (1954, 1955, 1957) с применением C^{14} показали, что при хорошем водоснабжении (у поливных растений) отток углеводов из листьев пшеницы в 2,5 раза идет быстрее, чем при плохом водоснабжении (у неполивных растений). Накопление ассимилятов в колосе начинается у поливной пшеницы раньше и происходит интенсивнее, чем у неполивной. Задержкой оттока Жолкевич объясняет накопление растворимых углеводов в листьях неполивных растений. У поливных растений наблюдалась более пониженная интенсивность дыхания по сравнению с неполивными растениями, у которых дыхание, по его данным, протекает непродуктивно. Жолкевич (1958) показал, что в листьях ряда мезофитов при продолжительной почвенной засухе происходит накопление сахаров и одновременно уменьшается содержание фосфорилированных соединений. Автор считает, что это является показателем замедления углеводно-фосфорного обмена, связанного с нарушением нормального использования энергии дыхания.

В. Н. Жолкевич и Т. Ф. Корецкая (1959, 1960) провели исследования с корневой системой тыквы, пшеницы и огурцов, имея в

виду, что в корневой системе можно более наглядно выявить подавление фосфорилирования, вызванного засухой, в то время как в листе может сказаться влияние и фотосинтетического фосфорилирования. Работа велась с фиксированными корневыми системами (горячий пар, жидкий азот); у тыквы анализировалась и пасока. Авторы наблюдали, что при возрастающей засухе происходит замедление фосфорилирования сахаров, что и привело к уменьшению фосфорорганических соединений кислотрастворимой фракции. Снижалось содержание АТФ, указывающее на несомненное ослабление аккумуляции и трансформации энергии. Количество сахаров, наоборот, увеличивалось.



Рис. 28. Схема влияния обезвоживания на процессы синтеза (по Жолкевичу)

Особенно много накапливалось глюкозы и фруктозы. К концу засухи количество сахаров увеличивалось в 7—10 раз. Замедление фосфорилирования сахаров привело к уменьшению количества органических кислот цикла Кребса. Уменьшалось и количество аминокислот как в корнях, так и в пасоке. На основании полученного материала авторы приходят к выводу, что раньше всего под влиянием засухи происходит нарушение фосфорилирования

при нарушении фосфорилирования (рис. 28).

По нашему мнению, не лишено вероятности предположение о том, что даже непродуктивное дыхание, в смысле энергетическом, все же может принести известную пользу растению за счет образующейся воды и оводнения коллоидов. Естественно, что это может иметь место в течение ограниченного отрезка времени, когда после окончания засухи реституционные процессы приведут к полному или частичному восстановлению нарушенных функций.

При почвенной засухе и обезвоживании растений происходят также глубокие нарушения и в азотном обмене (Mothes, 1928, 1932; Raesch, 1934; Сисакян, 1940 и др.). Несомненно, задерживаются процессы синтеза белков и возрастают процессы распада. Н. М. Сисакян видит причину нарушений и гибели растений при засухе в распаде белков ниже определенного уровня. Мотес показал тесную связь между направленностью действия протеолитических ферментов и величиной кислородного потенциала. По его мнению, при возрастании парциального давления кислорода увеличивается синтезирующее действие протеаз, а при его уменьшении происходит усиление гидролиза белков. При завядании окислительно-восстановительный потенциал смещается в сторону восстановления. По Пеху, уменьшение содержания белков является следствием, а не причиной повреждения и гибели растений.

Н. В. Субботина (1959, 1961), работая с рядом растений, показала, что при завядании вопреки мнению Мотеса происходит сдвиг

окислительно-восстановительного потенциала в сторону окисления. Соответственно сдвигу окислительно-восстановительного потенциала в листьях растений огурцов под влиянием завядания происходил синтез белковых веществ. Однако при сильном завядании количество белкового азота сильно уменьшалось. Таким образом, в начале завядания происходит синтез белков, который при более глубоком завядании переходит в гидролиз, и количество белкового азота падает.

К сожалению, и в работе Мотеса и в работах Субботиной не была точно установлена степень завядания, что, очевидно, и имеет решающее значение для сдвига окислительно-восстановительного потенциала и в изменении направленности действия протеолитических ферментов.

Таким образом, повреждения, наблюдаемые при засухе, связаны с биохимическими процессами — с глубоким нарушением углеводного и белкового обмена.

Исследование Симониса (Simonis, 1952) было посвящено изучению ряда физиологических процессов у *Vicia Faba*, *Rorippa*, *Nasturtium aquaticum*, а также у *Trifolium incarnatum* и *Andromeda polifolia* в условиях нормального и недостаточного увлажнения. Автор имел довольно пестрый набор растений, выбор которых мало понятен. Как и следовало ожидать, у мезофитной *Vicia* и гигрофитной *Rorippa* при культуре во влажных и сухих (т. е. при недостаточном увлажнении) условиях, реакция была неодинакова. У *Vicia* в сухих условиях развивался кероморфизм, а у *Rorippa* — суккулентность. При культуре в сухих условиях содержание воды не снижалось, а увеличивалось $\left(\frac{\text{содержание воды}}{\text{сухой вес}} \right)$, и степень

суккулентности возрастала. Таким образом, гидратация протоплазмы в сухих условиях не снижалась. Повышение вязкости протоплазмы, как полагает автор, зависит от увеличения трения при повышенной гидратации коллоидов протоплазмы; отбухание коллоидов протоплазмы происходит лишь при быстром обезвоживании. Фотосинтез у растений при недостаточном водоснабжении повышается. Автор связывает это исключительно с сокращением поверхности листьев, с чем вряд ли можно согласиться. Сокращение поверхности листьев, вероятно, является только одной из причин, основное же значение в увеличении интенсивности фотосинтеза имеет степень гидратации коллоидов протоплазмы. Дыхание при недостаточном увлажнении обычно повышается, однако автор отмечает, что оно может изменяться не одинаково. По мнению Симониса, дыхание возрастает с увеличением содержания воды в листьях, а также при повышении сухого веса.

Н. Г. Васильева и З. С. Буркина (1960) сделали интересную попытку определить обезвоживание различных органоидов клетки в процессе завядания. На основании опытов (в основном с бобами) с использованием тяжелой воды H_2O_{18} авторы пришли к выводу о большой стабильности водного запаса протоплазмы по срав-

нению с вакуолью. Из всех исследованных фракций (вакуолярный сок, протоплазма, хлоропласты) меньше всего насыщаются тяжелоокислородной водой хлоропласты, что указывает на наибольшую стабильность их водного запаса.

Однако в опытах Б. Б. Вартапетяна, где также применялась тяжелая вода, наблюдалось равномерное распределение воды между органоидами клетки. Таким образом, этот вопрос еще не получил окончательного разрешения.

Помимо биохимических особенностей основными свойствами, обуславливающими устойчивость растений к засухе, являются коллоиднохимические и субмикроскопические свойства протоплазмы. Следует отметить большую динамичность этих физиолого-биохимических признаков, которые меняются в зависимости от внутренних исторически сложившихся под влиянием условий существования этапов онтогенеза, а также под влиянием меняющихся факторов окружающей среды. Из коллоиднохимических признаков в явлениях засухоустойчивости большое значение имеют степень гидратации коллоидов протоплазмы и количество гидрофильных коллоидов и связанной (коллоидно и осмотически) воды. Из других свойств протоплазмы можно отметить ее вязкость и эластичность. Из биохимических свойств важнейшими являются способность сохранять синтетические процессы на высоком уровне, а также усиление интенсивности процессов обмена веществ во время засухи. Это повышение интенсивности обмена веществ (в частности, дыхания) связано с лучшим оводнением коллоидов протоплазмы за счет воды, выделяющейся при дыхании, а также за счет связывания образующихся вредных продуктов обмена (аммиака и др.) метаболитами, возникающими в процессе дыхания (Петин и Молотковский, 1956, 1957; Альтергот, 1960).

Весьма важным свойством является уровень энергетического обмена, который у засухоустойчивых растений всегда несколько выше, чем у неустойчивых форм. Последнее следует из исследований Н. А. Гусева (1959) относительно количества органического фосфора, в частности фосфора нуклеопротеидов, у закаленных к засухе растений. В опытах П. А. Генкеля и К. П. Марголиной (1949) выяснилась положительная роль повышенной эластичности протоплазмы для перенесения растением обезвоживания. Было показано, что по сравнению с мезофитами, группа настоящих ксерофитов (эвксерофитов) отличается повышенной эластичностью протоплазмы. В группе мезофитов и, в частности, среди культурных растений наблюдается тесная зависимость между способностью переносить обезвоживание и эластическими свойствами протоплазмы.

Штокер (Stocker, 1956), известный исследователь проблемы засухоустойчивости, отмечает следующие типы засухоустойчивости растений: 1) протоплазматическая засухоустойчивость, которая, в свою очередь, подразделяется на витальную и летальную засухоустойчивость, и 2) конституционная засухоустойчивость.

Подразделения, предложенные Штокером, несомненно условны, так как нельзя провести резкой грани между витальной и летальной засухоустойчивостью. Под витальной засухоустойчивостью он понимает физиологические изменения, которые позволяют растению перенести засуху, а под летальной — те изменения, которые ведут уже к гибели растения от засухи. Следует лишь подчеркнуть выдвигаемое Штокером положение о том, что смерть клетки происходит не непосредственно от обезвоживания, а от нарушения структуры, вернее всей организации клетки. Гораздо более интересным, чем классификация явлений засухоустойчивости, представление, развиваемое Штокером и Россом (Stocker u. Ross, 1956) о существовании двух фаз в реакции растения на действие засухи. С наличием фазы реакции и фазы реституции Штокер знакомит на примере с растением из семейства губоцветных *Lamium maculatum*. Это растение выращивалось сначала при 100%-ной влажности почвы от ее полной влагоемкости, а затем влажность почвы была доведена за 26 ч до 22%. Почвенная засуха сказалась быстро в резком падении вязкости протоплазмы. В этой фазе реакции произошло изменение структуры в сторону ее разжижения. Затем наступила вторая фаза (восстановления), при которой вязкость протоплазмы опять возросла. На третий день началось закаливание, и вязкость превысила первоначальное ее значение до засухи. На девятый день вязкость в 3,5 раза превышала первоначальную величину. Если опять увлажнить почву, то вязкость снова начинает падать и доходит до первоначальной величины.

Во всей своей работе Штокер очень настойчиво проводит мысль, что, изучая поведение растения во время засухи, надо знать, на какой фазе оно находится — на фазе реакции или реституции. Несомненно, эти наблюдения представляют большой интерес, однако следует обратить внимание на следующий факт. Штокер и большинство западноевропейских и американских исследователей недоучитывают, что засухоустойчивость есть адаптационный процесс, развивающийся в онтогенезе под влиянием засухи на основе всего предшествовавшего эволюционного пути (конституционная засухоустойчивость). Таким образом, обе фазы Штокера не что иное, как отдельные этапы процесса приспособления растения к засухе. Во многих случаях реституция, о которой говорит Штокер, есть не только реституция, но и путь к возникновению новообразований или к гибели растений. Поэтому вряд ли целесообразно отличать особую витальную и летальную засухоустойчивость, о которых говорит Штокер.

Остановимся несколько подробнее на представлениях Штокера о протоплазматической устойчивости. Штокер подчеркивает, что современные представления о протоплазматической засухоустойчивости стали возможными после работ Н. А. Максимова, который показал, что основным моментом этого вопроса является не водный режим, а способность растения выносить обез-

воживание. Дальнейшим шагом вперед, по мнению Штокера, являются работы Н. С. Ильина (Ijijn, 1927, 1930, 1957), который считал, что причиной повреждения и смерти клетки от высыхания является механический разрыв протоплазмы. Ильин плазмолизировал клетки чешуи обыкновенного лука и выдерживал их в эксикаторе над серной кислотой. Оказалось, что плазмолизированные клетки, у которых не проходил циторриз, были более устойчивы к обезвоживанию. Впоследствии Этц (Etz, 1936) показал, что в опытах Ильина сохранялись не протопласты, а лишь тонопласты. П. А. Генкель и Н. Д. Пронина (1964) поставили опыты Ильина в новой модификации. Исходя из представлений об обособлении протоплазмы у покоящихся растений, была определена способность клеток вегетирующих и покоящихся растений переносить обезвоживание. Опыт показал, что покоящиеся растения характеризуются значительно большей устойчивостью клеток благодаря отсутствию у них плазмодесм и иной организации поверхности протоплазмы.

Представления Ильина были в дальнейшем модернизированы В. В. Лепешкиным (Lepeschkin, 1937, 1938), который, исходя из своей витаидной теории¹, считал, что при высыхании происходит разлом белковых молекул витаидов, которые затем окисляются кислородом. Штокер (Stocker, 1948) видит основную причину повреждения и возможной гибели клеток от высыхания в изменении субмикроскопической структуры протоплазмы. По его мнению, при высыхании происходит разрушение и растворение специфических мест связей молекул в субмикроскопической сети протоплазмы. В результате меняются, по выражению Богена (Bogen, 1948), специфические изменения субмикроскопического остова протоплазмы. При этом происходят изменения вязкости, проницаемости, гидратации, электрических зарядов, а также происходит освобождение или блокировка ферментов. Изменение обмена в реакционной фазе приводит к дальнейшим изменениям в клетке. Понижается величина рН и отношение ионов К и Са. Однако последние изменения являются, по мнению Штокера, гипотетичными.

С нашей точки зрения в концепции Штокера положительным моментом является то, что он делает попытку связать изменения субмикроскопической структуры, коллоиднохимических свойств и обмена у растений. Однако это сделано в очень общей форме и при этом теряются те основные звенья, воздействуя на которые можно изменить засухоустойчивость растения. Кроме того, у него нет четкого представления о том, что засуха влияет на растение двояко, вызывая его перегрев и обезвоживание. Наконец, основным недостатком концепции Штокера является недоучет процесса

¹ Витаиды, по мнению Лепешкина, являются соединениями белка и липоидов и их он считает подлинными носителями жизни. Несомненно, что подобные соединения играют весьма важную роль в протоплазме живой клетки, но вряд ли можно согласиться с представлением о том, что они являются специфическими носителями жизни.

адаптации растения к засухе. Процесс адаптации понимается только как реституция, т. е. восстановление утраченных частей, а не как процесс приспособления, который может вызвать в организме не только восстановление, но и новообразование как физиологического, так иногда и морфолого-анатомического характера.

И. А. Тарчевский (1964) дал подробный анализ влияния засухи на процесс фотосинтеза. Из наиболее интересных результатов работы является обнаружение неспецифических и специфических реакций метаболизма углерода под влиянием засухи. Из неспецифических реакций можно отметить нарушения тонкой структуры хлоропластов, значительное повышение содержания аланина, связывающегося образующийся аммиак, снижение содержания хлорофиллов, синтез макроэргов и интенсивность фотосинтеза; из специфических реакций — изменения в распределении меченого углерода C^{14} среди различных соединений.

Интересны данные автора по темновой фиксации углекислоты. Почвенная засуха вызывает снижение интенсивности и изменение направленности темновой фиксации CO_2 ; больше C^{14} включается в яблочную кислоту и меньше — в аспарагиновую.

Заслуживает внимания факт компенсации снижения фотосинтеза образованием веществ, имеющих высокий уровень восстановленности. Снижается фотосинтетическое образование сахарозы и повышается количество гексоз. Сильно нарушается отток, усиливается образование клетчатки и пролина¹.

Высоко оценивая труд Тарчевского, все же следует сделать одно критическое замечание. Тарчевский, так же как и некоторые другие авторы, в ряде случаев приравнивает обезвоживание в процессе засухи к обезвоживанию при плазмолизе. Оба типа обезвоживания различаются друг от друга, так как плазмолиз и циторриз вызывают, несомненно, неодинаковые ответные реакции организма.

Все изложенное выше знакомит с особенностями защитно-приспособительных реакций, возникающих под влиянием действия засухи (обезвоживание и перегрев), которые и обуславливают возможность сохранения растения в период засухи и обуславливают его засухоустойчивость.

ФИЗИОЛОГИЯ КРИТИЧЕСКОГО ПЕРИОДА У РАСТЕНИЙ

Формирование засухоустойчивости растения идет не по восходящей кривой, оно сильно падает в период образования генеративных органов. Поэтому изучение засухоустойчивости необходимо вести с учетом этапов развития растения, с его критическими периодами.

Учение о критических периодах было создано русскими метеорологами И. А. Пульманом (1898, 1905) и П. И. Броуновым (1899,

¹ Л. Д. Прусакова (1960) также констатировала уменьшение содержания пролина и увеличение содержания триптофана при хорошем водоснабжении.

1912). Их наблюдения показали, что засуха особенно неблагоприятно отражается на урожае хлебных злаков, если она действует на них в период от конца кущения до колошения. Этот период высокой чувствительности растений к обезвоживанию и был назван Броуновым (1912) критическим периодом.

По мнению Ф. Д. Сказкина (1940), в высокой чувствительности растения к недостатку воды во время образования генеративных органов можно видеть рекапитуляцию (повторение) того процесса, который прошли в своем эволюционном развитии наземные растения, вышедшие из воды на сушу.

Опыты П. А. Генкеля и А. Т. Крапивиной (1957) по кутикулярной и устьичной транспирации показали, что всякий лист в молодом возрасте отличается очень высокой кутикулярной транспирацией (до 70%), а затем по мере развития кутикулы и кутикулярных слоев происходит ее уменьшение до 10—15%. Таким образом, каждый лист повторяет в онтогенезе растения тот путь, который проходили отдаленные предки высших растений при выходе из воды на сушу.

Работами Ф. Д. Сказкина (1938, 1940а) установлено, что у засухоустойчивых растений критический период является менее продолжительным, чем у незасухоустойчивых. Засухоустойчивые растения Сказкин назвал растениями узкого диапазона действия засухи, а незасухоустойчивые — широкого диапазона действия засухи. К первым можно отнести, например, засухоустойчивый овес анатолийский, а ко вторым — обычный овес посевной.

Особенно резко выражены и наиболее изучены критические периоды у хлебных злаков, в частности у пшениц.

И. А. Коломиец (1934) пришел к выводу, что наиболее чувствительным периодом к засухе у пшениц является период за 5—7 дней до колошения, т. е. в момент образования генеративных органов. Н. А. Максимов (1935) жизненный цикл хлебного злака с точки зрения потребности его в воде разделяет на пять периодов, из которых критическими он считает два периода: первый — от конца кущения до колошения и второй — от заложения так называемой пяточки до конца молочной спелости, период роста и налива зерна. В исследованиях А. М. Алексеева (1937) наибольшее снижение урожая получено при воздействии засухой в период колошения, причем снижение происходило главным образом за счет уменьшения числа зерен в колосе, в то время как абсолютный вес зерна снижался незначительно. В период кущения — трубкования снижение урожая было небольшим.

Г. В. Заблуда (1948) подразделяет развитие хлебных злаков на шесть фаз: 1) формирование листьев; 2) формирование колосков; 3) формирование цветков; 4) формирование половых клеток; 5) формирование зерна и 6) созревание зерна. Вызывая завядание растений в эти фазы развития, он установил, что во время почвенной засухи повреждаются те элементы колоса, которые находились в это время на первых фазах роста. Засуха в фазе

формирования колосков вызвала незначительное снижение урожая зерна за счет уменьшения общего числа зерен в колосе. Наиболее сильно повреждались растения от засухи в фазу формирования половых клеток. Снижение урожая зерна в эту фазу происходило за счет уменьшения числа зерен в колосе и абсолютного веса зерен. Засуха в фазе формирования зерна сказалась в уменьшении размеров и выполненности зерна.

По-видимому, можно считать, что в критический период имеет место большая внутренняя перестройка растения, так как процессы роста сосредотачиваются в зоне образования генеративных органов. При этом происходит изменение коллоиднохимических свойств, падает эластичность и вязкость протоплазмы, а также обмен веществ (дыхание). В связи с этим растение нуждается в большем содержании воды и хуже переносит весь комплекс засухи. Исследования Ф. Д. Сказкина (1957, 1960, 1961) и его сотрудников показали необходимость связывать изучение критического периода у злаков не с фазами, а со стадиями развития. Наибольшее повреждение зерновых культур от засухи наблюдается тогда, когда они переходят в третью стадию развития. В. А. Новиков (1956) считает началом третьей стадии момент образования тычиночных бугорков, а окончание — с началом образования тетрад в пыльниках. По данным Сказкина, критический период начинается с момента появления материнских клеток пыльцы в археспориальной ткани пыльников, что соответствует примерно второй половине третьей стадии по Новикову. В это время зачаточные пыльники принимают бобовидную форму и только начинает вытягиваться тычиночная нить.

Критический период заканчивается с окончанием процесса оплодотворения. Внешним проявлением конца этого периода следует считать опускание рыльца завязи у злаков. Гинецей оказывается значительно более устойчивым, чем клетки пыльцы. В. В. Анижеев (1960, 1963) показал, что в том случае, когда для опыления бралась пыльца от растений, перенесших засуху, завязывалось лишь 40% зерновок, когда же бралась пыльца контрольных растений, т. е. растений, не перенесших засуху, завязывалось 77% зерновок.

У злаков в результате повреждения засухой пыльцы, оплодотворение протекает ненормально и в растениях наблюдаются череззерница и пустоколосье. У многих двудольных растений (горчица, огурцы) от действия засухи происходит повреждение гинецея, которое и приводит к снижению числа завязавшихся плодов.

Ход физиологических процессов в критический период претерпевает весьма сильные изменения (дыхание, фотосинтез, углеводный и азотный обмен), происходят также изменения в состоянии коллоидов протоплазмы. Вязкость протоплазмы во время засухи резко возрастает как в тычинках, так и в листьях, увеличивается количество связанной воды и уменьшается содержание свободной воды. Фотосинтез резко падает и при возобновлении полива пол-

ностью не восстанавливается, что свидетельствует о серьезных нарушениях; дыхание при низкой влажности почвы снижается, а при несколько большем содержании воды в почве повышается; в колосьях дыхание всегда понижается. Углеводный обмен также нарушается, содержание сахаров, в частности сахарозы, резко снижается, а количество гемицеллюлозы увеличивается. Особенно падает содержание сахаров в колосьях. Пшеница Гарнет во время засухи содержала в колосьях всего 80% моносахаров и 66% сахарозы от содержания их в контроле.

Недостаток углеводов во время засухи иногда ведет к сдвигу окислительно-восстановительных реакций в сторону окисления, что препятствует процессам оплодотворения, так как нарушает процесс редукционного деления ядра. Подкормка микроэлементами (бором и медью) во время засухи в критический период улучшает углеводный обмен и способствует увеличению жизнеспособности пыльцы. Засуха в критический период нарушает и азотный обмен растения. Значительное накопление аминокислот в этот период также угнетает процесс оплодотворения (Сабинин, 1937).

По данным Ф. Д. Сказкина (1961), при засухе в критический период происходит отмирание стенок пыльника, лизируется тапетум и поступление питательных веществ к образующимся пыльцевым зернам прекращается. Это объясняет, почему даже при сравнительно больших количествах углеводов в колосе происходит настоящая голодание формирующихся половых элементов. Внесение азота в оптимальных дозах снижает вязкость плазмы, улучшает углеводный и азотный обмен растения в критический период, создает лучшие условия для образования пыльцы и этим способствует повышению урожая. О. М. Трубецкова и О. С. Семенова (1936, 1940) на основании вегетационных опытов с ячменем пришли к выводу об увеличении урожая вегетативной массы под влиянием завядания в фазу кушения и выхода в трубку вследствие образования побегов кушения. Авторы объясняют это явление миграцией азотистых веществ из завядающих листьев в узлы кушения. Следует отметить, что полученные авторами данные, так же как и данные аналогичных исследований А. Я. Молибога (1927), характерны для вегетационного опыта, так как в полевых условиях урожай с побегов кушения обычно не вызревает. Однако установление причин образования побегов кушения при завядании, а также предложенное объяснение повышения содержания азота в условиях засухи заслуживают внимания. По мнению авторов, увеличение азота в зерне связано с тем, что с определенного момента развития растения ток азотистых веществ из завядающих листьев направляется преимущественно в репродуктивные органы. Вследствие этого не очень сильное завядание в фазу цветения и приводит к увеличению содержания азота в зерне.

П. А. Генкель (1949; Генкель и Марголина, 1949) изучал критические периоды потребности в воде у растений, при-

надлежащих к различным экологическим группам. Установлено, что эластичность протоплазмы, обуславливающая устойчивость растений к обезвоживанию, у мезофитов и гемиксерофитов резко снижается в период цветения, в то время как у эксксерофитов и ряда галофитов повышается или остается на прежнем уровне. Уменьшение эластичности протоплазмы во время цветения можно считать одной из причин падения устойчивости к обезвоживанию в критический период, а снижение жароустойчивости в этот период связано с уменьшением вязкости протоплазмы.

Таким образом, в онтогенезе однолетнего растения вязкость и эластичность протоплазмы не остаются неизменными, а возрастают до бутонизации, затем начинают падать и в период цветения достигают наименьших величин; в последующие фазы развития вязкость и эластичность протоплазмы несколько возрастают.

Н. А. Гусев (1959) в своей монографии указывает, что существует известное расхождение во взглядах по вопросу об изменениях вязкости протоплазмы в онтогенезе растений. Так, Н. А. Максимов и Л. В. Можаяева (1944, 1944а) отмечают, что увеличение вязкости протоплазмы растений в процессе их развития связано с непрерывно идущим старением. В других работах (Генкель и Марголина, 1951) установлена несколько иная закономерность: вязкость протоплазмы в листьях однолетних растений непрерывно возрастает до перехода растения в генеративную фазу развития.

Следует отметить, что Максимов работал в основном с двулетними растениями. На примере лука обыкновенного он доказал, что более старые наружные чешуи луковицы отличаются повышенной вязкостью протоплазмы. То же самое он наблюдал у капусты в первый год ее жизни. Таким образом, оба объекта не изучались в период бутонизации и цветения. Единственным однолетним растением, исследованным Максимовым в этом направлении, были конские бобы. Однако собственные данные Максимова свидетельствуют не в пользу его заключения о роли возраста растения. Из данных Максимова (табл. 27) следует, что во время цветения

Таблица 27

Время, необходимое для смещения пластид в клетках черешков конских бобов (мин.) (по Максиму, Можаяевой, 1944)

Фаза развития растений	Ярус листьев			
	1	2	10	15
Заложение 3-й пары листьев	3	—	—	—
» 4-й » »	10	—	—	—
» 7-й » »	20	5	—	—
Цветение	15	10	5	—
Налив плодов	20	15	5	5

имеет место понижение вязкости протоплазмы и, в некоторых случаях, повышение вязкости протоплазмы в фазу налива плодов, т. е. фактически он установил закономерность, которая несколько позднее была подмечена П. А. Генкелем и К. П. Марголиной.

В исследованиях последних авторов обнаружено, что у пшеницы и проса наблюдается значительное падение вязкости протоплазмы в фазу цветения с последующим ее повышением в фазе молочной спелости, а у томатов — снижение в фазы бутонизации и цветения без дальнейшего повышения в фазе плодообразования (табл. 28).

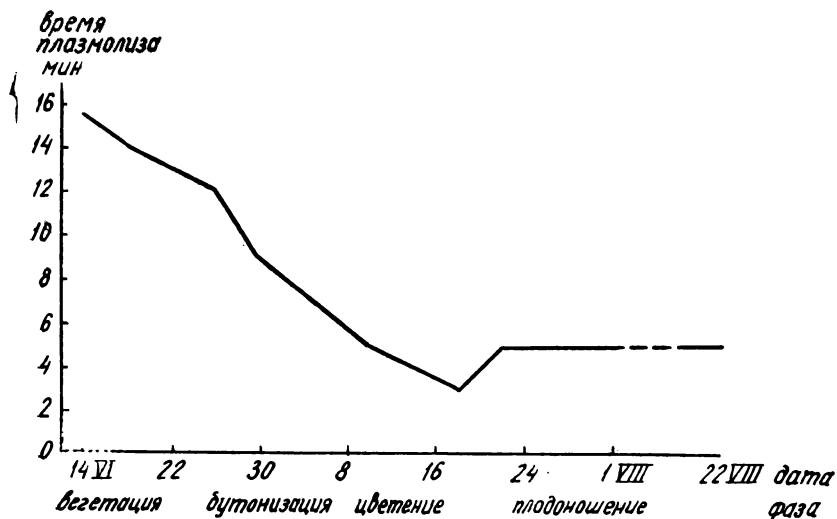


Рис. 29. Изменения вязкости протоплазмы в онтогенезе редиса

П. А. Генкель и Е. И. Барская (1962) изучали вязкость протоплазмы у редиса и капусты первого и второго годов жизни. У однолетнего растения редиса имеет место характерное понижение вязкости протоплазмы во время цветения (рис. 29). У капусты первого года вязкость непрерывно растет; у капусты второго года вязкость снижается во время цветения и несколько возрастает в период плодоношения (рис. 30).

Таким образом, у двулетних растений наблюдается та же закономерность, что и у однолетних, т. е. падение вязкости протоплазмы в листьях в период образования генеративных органов. Отмеченные выше изменения вязкости протоплазмы относятся к вегетативным органам. В генеративных органах вязкость протоплазмы высокая. Особенно велика она в колосковых чешуях злаков. В цветковых чешуях и в клетках стенки завязи вязкость протоплазмы падает в 2—2½ раза, однако все еще превосходит

(в 3—4 раза) вязкость протоплазмы листьев (Генкель и Марголина, 1951).

Высокая вязкость протоплазмы в колосковых чешуях имеет очень большое значение для растения. Следует вспомнить, что транспирация чешуй по сравнению с листьями значительно менее интенсивна и соответственно этому колосковые чешуи меньше

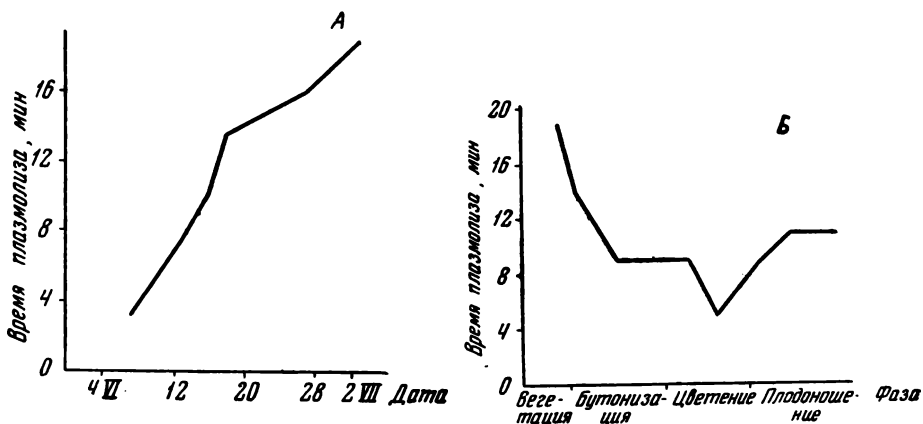


Рис. 30. Изменения вязкости протоплазмы в онтогенезе капусты первого (А) и второго (Б) года жизни

охлаждаются транспирационным током. Высокая вязкость протоплазмы, повышая жароустойчивость протоплазмы, способствует сохранению колосковых чешуй от перегрева в жаркие солнечные дни.

Засухоустойчивость одного и того же растения не только меняется в процессе онтогенеза, но тесно связана с возрастом растения. Зависимость анатомического строения от яруса листа была открыта В. Р. Заленским (1904), который показал увеличение сте-

Таблица 28

Вязкость протоплазмы в минутах по времени плазмолиза
(по Генкелю и Марголиной, 1962)

Фаза развития	Пшеница	Просо	Томаты (сорт Эрлана)
Кущение	55	—	—
Цветение	25	18	—
Молочная спелость	50	25	—
5 листьев	—	—	28
Бутонизация	—	—	24
Цветение	—	—	21
Плодообразование	—	—	18

пени ксероморфизма у листьев верхних этажей. В дальнейшем установлено, что и транспирация листьев верхних этажей выше, чем у листьев среднего и верхнего ярусов (Максимов и Александров, 1917; Александров, 1922; Заленский, 1923).

Недавними исследованиями (Кушниренко, 1957, 1960; Кушниренко и Штин, 1958) показано, что у яблони и груши наблюдается резкая разнокачественность кроны по отношению ряда физиологических свойств, в частности водного режима и засухоустойчивости. Листья верхних ярусов кроны отличаются значительно большей засухоустойчивостью. Следует отметить, что ряд особенностей водного режима у яблони и сливы сохраняется у саженцев, выращенных из отдельных частей кроны (Кузин, 1958), а также у сеянцев, выращенных из семян плодов, взятых в разных частях кроны (Кушниренко и Денисов, 1957).

В. Г. Конаревым (1959), а затем Н. В. Слепченко (1960) установлены новые факты в отношении образования ксероморфной структуры. По мнению Конарева, фосфорное питание, свет и водный дефицит способствуют усилению процессов формообразования и развитию ксероморфизма, так как действует на одно и то же звено в обмене вещества, а именно, — влияют на морфогенез через нуклеиновый обмен. По этим представлениям, фосфор ускоряет процесс морфогенеза благодаря накоплению нуклеиновых кислот, а водный дефицит и недостаток азота сокращают расход нуклеиновых кислот на другие стороны процесса роста и этим способствуют более быстрой дифференцировке тканей. Действительно, недостаток воды всегда приводит к усилению дифференцировки механических элементов и тканей, а также ксилемы и созданию мелкоклетности.

Эта новая точка зрения на образование ксероморфизма нам кажется очень интересной, так как объясняет механизм возникновения ксероморфизма у растений в различных экологических условиях.

ЗНАЧЕНИЕ КОРНЕВОГО ПИТАНИЯ В ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ

Значение элементов минерального питания для водного режима растений, а отсюда и для засухоустойчивости было хорошо подчеркнуто К. А. Тимирязевым (1892), который отметил значительно большую продуктивность транспирации у растений на удобренной почве. В последнее время этот вопрос углублен и развит исследованиями Арланда (Arland, 1953). В 1934 г. Н. Л. Удольская, работавшая с разными сортами пшеницы, отметила благоприятное влияние фосфорнокислых удобрений на водоудерживающую способность протоплазмы, обеспечившую нормальный ход фотосинтеза при недостатке воды в почве; фосфорные удобрения в условиях сухих лет на 20—30% повышают урожай, в то время как азотные удобрения часто его снижают на 10—15%.

К. С. Семакин (1936) в условиях вегетационного опыта изучал влияние двойных доз удобрений KNO_3 и KH_2PO_4 на устойчивость растений к засухе. Автор приходит к выводу о значении элементов минерального питания в засухоустойчивости в связи с повышением концентрации почвенного раствора и влиянием увеличенного осмотического давления на закалывание растений. К этому выводу автор пришел на основании замены питательных солей хлористым натрием, с последующей почвенной засухой. Однако вряд ли можно считать подобную постановку опыта правильной, так как здесь уже начинает сказываться степень солеустойчивости растений.

Другая работа К. С. Семакина (1937, 1938) проведена с ячменем и виноградом с тех же позиций, что и предыдущая. Автор повышал концентрацию почвенного раствора увеличением количества минеральных солей. Критерием засухоустойчивости, так же как и в первой работе, служил урожай. Растения подвергались действию почвенной засухи. Автор учитывал содержание воды в листьях и в некоторых опытах величину сосущей силы. Однако здесь он пришел к несколько иному выводу, считая, что устойчивость растений к засухе обуславливается не только условиями водоснабжения и осмотического давления почвенного раствора, но и составом последнего. По данным Семакина, закалывание к засухе можно в некоторых случаях вызвать фосфором. Нам кажется не совсем правильной сама постановка вопроса о закалывании растения в процессе его роста и развития. Это прежде всего всегда приводит к снижению урожая (Туманов, 1926, 1929), кроме того, уже показана возможность закалывания растения к засухе путем предпосевного воздействия обезвоживанием (Генкель и Колотова, 1934; Пролетарский, 1935; Генкель, 1935, 1937 и др.).

Т. Т. Демиденко и Р. П. Барина (1937) изучали влияние повышенных доз чилийской селитры, хлористого калия и суперфосфата на фоне полного минерального удобрения при временном недостаточном водоснабжении. Авторы пришли к выводу, что анионы и катионы нейтральных солей производят дисперсионное или коагулирующее влияние на коллоидную систему клетки. Нельзя не согласиться с мнением А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1957), которые считают неправильным стремление авторов свести влияние ионов солей только к их диспергирующему или коагулирующему действию.

В исследовании К. С. Миролюбова (1938) с ячменем сорта Винер установлено положительное влияние калийных и фосфорнокислых удобрений на устойчивость растений к атмосферной и почвенной засухе. Очень интересны наблюдения автора о снижении устойчивости в результате внесения азота при посеве и о повышении устойчивости в случае дачи растению азота перед завяданием. К повышению устойчивости приводило внесение калийных удобрений перед засухой и в случае, когда в почве имелось значительное содержание калия и фосфора. Миролюбов приходит к выводу о защитном, а не питательном действии внесенных удобрений,

которые, очевидно, влияли на водоудерживающую способность клеток, повышая осмотическое давление. Однако каких-либо анализов содержания органических веществ (углеводов, белков, нуклеопротеидов) автор не производил. В свете новых данных о синтетической способности корневой системы растений всего вероятнее, что внесенные перед завяданием удобрения способствовали синтезу органических веществ, в частности белков и нуклеопротеидов, и этим значительно повысили водоудерживающую способность и устойчивость растений к засухе.

В работе В. Ф. Альтергота, Ф. В. Шатилова и Г. Н. Хунцаридзе (1939) показано увеличение устойчивости яровой пшеницы к действию высокой температуры под влиянием N, P, K и P, K. Как недостаток азота, так и его избыток действовали отрицательно. При воздействии суховея, где играли роль уже два фактора — обезвоживание и высокая температура, у растений вариантов N, P, K и P, K завядание к концу опытов было сильнее. Авторы полагают, что это может быть связано с процессами распада и накопления аммиака.

А. М. Алексеев и З. П. Горелова (1949) изучали зависимость водного режима от уровня минерального питания (овес сорта Победа в песчаных культурах). Авторы выяснили степень гидратации коллоидов протоплазмы в онтогенезе растения под влиянием изменений в питании. Наибольшая степень гидратации коллоидов наблюдалась у растений в молодом возрасте, по мере старения гидратация коллоидов снижалась. Уменьшение и значительное увеличение уровня питания приводили к снижению степени гидратации коллоидов.

Данные многолетних лабораторных, вегетационных, а также и полевых опытов А. М. Алексеева и Н. А. Гусева (1957; Гусев, 1959) показали, что изменением условий минерального питания можно влиять на обмен веществ и связанный с ним водный режим растений. В частности, применение фосфорной подкормки под растения пшеницы в раннем возрасте приводит к повышению синтеза фосфорорганических соединений (нуклеопротеидов), что отражается на повышении степени гидратации коллоидов; подобное же действие оказывает азотная подкормка в более позднем возрасте.

Наиболее важным выводом из этих работ является заключение о тесной зависимости водного режима от коллоиднохимических свойств протоплазмы и обмена веществ. Так, под влиянием засухи в листьях уменьшается содержание мало гидрофильных фосфатидов и увеличивается количество коллоидно связанной воды, что подтверждает наличие тесной связи водного режима с обменом веществ. Установлена положительная корреляция в засушливых условиях между урожаем и количеством коллоидно связанной воды ($r = +0,84$), а также между урожаем и степенью гидратации коллоидов ($r = +0,82$). Отсюда авторы делают совершенно правильный вывод о возможности повышать засухоустойчивость пу-

тем регулирования минерального питания, в частности применением соответственных подкормок.

Растения кукурузы, получившие более высокий уровень фосфорного питания в ранний период, как указывают Ф. Д. Самуилов и И. Е. Маслова (1960), имеют большее содержание коллоидно связанной воды. Этот факт они объясняют повышением содержания органического фосфора и белкового азота у опытных растений. Увеличение связанной и коллоидно связанной воды у хлопчатника наблюдалось при внесении фосфора как перед посевом, так и в фазу бутонизации (Самиев, 1960). Соотношение свободной и связанной воды изменяется при азотной подкормке у подбела и кукурузы (Бородулина и Кудрявцева, 1960; Л. Иванов, 1960; Миллер, 1960). Азотно-фосфорная подкормка ($N:P=1:3$; $2:3$) вызывает повышение коллоидно связанной воды в листьях хлопчатника (Попова, 1960). Калий вызывает увеличение содержания свободной воды в тканях ячменя и повышает его засухоустойчивость (Миллер, 1955), тогда как у растений пшеницы под влиянием калия наблюдается увеличение содержания связанной воды (Шукина, 1960).

При недостатке воды в почве в критический период внесение азота, фосфора, калия, бора, меди, марганца и цинка оказывает положительное влияние на физико-химические свойства протоплазмы, оводненность клеток, а также на устойчивость растений к засухе (Сказкин, 1960). Под влиянием низких концентраций микроэлементов бора, марганца, цинка и меди повышается вязкость протоплазмы (Натансон, 1952).

Положительно влияют на азотный обмен, водный режим и засухоустойчивость растений микроэлементы алюминий, кобальт и молибден (Школьник и Боженко, 1960). Внесение микроэлементов меди, молибдена и бора под пшеницу приводит к изменению обмена веществ в сторону усиления синтеза более гидрофильных коллоидов протоплазмы (нуклеопротеидов) и повышению степени гидратации коллоидов (Васильева и Старцева, 1960). Под влиянием бора, марганца, цинка, меди и кобальта отмечено повышение водоудерживающей и водопоглощающей способности у древесных растений (Б. Гусейнов и С. Гусейнов, 1960).

Имеются данные о благоприятном действии внекорневой подкормки сернокислым цинком (Д. Проценко, Р. Проценко и Белоконь, 1960). Установлено, что не только в условиях повышенных температур, но и при завядании внекорневая подкормка сернокислым цинком повышает засухоустойчивость и урожайность пшеницы (в условиях вегетационного опыта). Интересно отметить, что наблюдалось повышение содержания органических кислот под влиянием засухи, но этого не обнаружено при внекорневых подкормках. (По нашему мнению, цинк повышает гидрофильную вязкость протоплазмы и этим способствует повышению засухоустойчивости.) Авторы обратили внимание на увеличение прочности связи хлорофилла с белками под влиянием сернокислого цинка, считая, что

в данном случае это свидетельствует о некоторой стабилизации нарушения белкового обмена при засухе. Они полагают, что цинк влияет на ионизацию, а следовательно, и на гидратацию белковых молекул, что и приводит к повышению засухоустойчивости.

Подводя итоги изложенному, совершенно очевидно, что характер минерального питания влияет на ход физиологических процессов и на состояние коллоидов протоплазмы. В этом же направлении оказывают действие и микроэлементы. Путем рационального внесения элементов минерального питания перед посевом и путем подкормок можно значительно повлиять на количество коллоидов, степень их гидратации, вязкость протоплазмы и на характер обмена веществ, что и может привести к значительному повышению засухоустойчивости.

ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ КСЕРОФИТОВ

Ознакомившись с основными защитно-приспособительными реакциями растения на засуху, а также с теми повреждениями, которые вызываются засухой и могут привести растение к гибели, перейдем к рассмотрению различных эколого-физиологических групп растений засушливой зоны, т. е. к изучению растений — ксерофитов. Понятие «ксерофит» сложилось в экологии растений и под ним понимали растения засушливых местообитаний, обладающие рядом приспособлений для перенесения засухи. В течение долгого времени основное внимание исследователей привлекали анатомо-морфологические особенности строения ксерофитов. Особенно ярко из ксерофитов выделялась группа суккулентов, которая помимо своих анатомо-морфологических признаков легко характеризовалась и физиологически (запасание воды на засушливый период и ее экономное расходование).

В последнее время Б. Б. Вартапетян (1963) с помощью тяжелого кислорода O_2^{18} и H_2O^{18} открыл своеобразный круговорот воды у суккулентов (кактусов). Отмечено, что толстая кутикула не только предохраняет эти растения от потери воды, но и препятствует проникновению кислорода из атмосферы. Та же толстая кутикула препятствует и выделению в атмосферу кислорода, образующегося у них днем в процессе фотосинтеза, а также углекислоты дыхания, накапливающейся ночью. Кроме того, углекислота ночью используется при синтезе органических кислот. В дневные часы в процессе фотосинтеза один атом кислорода углекислоты вновь восстанавливается в воду. Таким образом, в тканях кактуса устанавливается своеобразный замкнутый водный цикл, который ведет к периодической реутилизации кислорода.

В светлые часы суток взаимодействие фотосинтеза и дыхания имеет место также между тканями, содержащими хлоропласты, и внутренними тканями, их не содержащими. Следовательно, при отсутствии поступления воды извне кактусы способны реутилизировать метаболическую внутриклеточную воду. Конечно, этот процесс наряду с другими приспособлениями, препятствующими по-

тере воды, позволяет им лишь переносить засушливый период до периода дождей, когда они вновь могут снабжаться водой из почвы и пополнять ее запасы.

Особенности строения и биологии суккулентов настолько отчетливо видны, что и морфологически отличным от них ксерофитам (склерофитам) стали приписывать те же свойства. Наиболее характерно это для работ Шимпера (Schimper, 1898), который считал основной особенностью ксерофита низкую интенсивность транспирации, т. е. экономное расходование воды. Мнение Шимпера было в значительной мере умозрительным, но оно хорошо укладывалось в рамки существовавших представлений и примерно в течение четверти века господствовало в науке. Только с 1916 г., с момента появления работы Н. А. Максимова, центр тяжести изучения физиологии ксерофитов и проблемы засухоустойчивости был перенесен с транспирационного критерия на изучение протоплазматических свойств, а затем и на особенности обмена. Максимов экспериментально показал, что ксерофиты, за исключением суккулентов, транспирируют или одинаково, или в большинстве случаев были даже выше, чем мезофиты. Данные Максимова были настолько убедительными, что во всех руководствах и отдельных работах по водному режиму и засухоустойчивости они принимались как аксиома.

Однако в последующем в ряде работ стали появляться отдельные факты, которые указывали на существование различных по интенсивности транспирации растений (Васильев, 1931; Кузьмин, 1929—1930; Vosian, 1933 и др.).

Наиболее подробно этот вопрос был рассмотрен П. А. Генкелем (1939, 1946), который подошел к изучению ксерофитов с эколого-физиологической точки зрения, принимая во внимание не только транспирационный критерий, но и ряд других свойств и признаков (строение и распределение корневой системы, содержание воды, дневной и остаточный водный дефицит, водоудерживающая способность, способность выносить перегрев, температура листьев, осмотическое давление, интенсивность дыхания). Такое изучение дало возможность более глубоко подойти к пониманию экологии и физиологии ксерофитов.

В результате проведенных исследований было выявлено несколько хорошо выраженных групп ксерофитов. Прежде всего оказалось, что имеются две, резко отличные друг от друга по интенсивности транспирации группы ксерофитов: слабо транспирирующие и интенсивно транспирирующие формы. К группе слабо транспирирующих форм относились такие растения, как *Veronica incana*, *Aster villosus*, *Artemisia glauca* и другие экксерофиты. К группе интенсивно транспирирующих форм принадлежали растения, встречавшиеся в опытах Максимова (*Falcaria Rivini*, *Salvia dumetorum*), которые мы предложили назвать гемиксерофитами (табл. 29).

Из данных табл. 29, а также рис. 31 и 32 хорошо видно, что у гемиксерофитов интенсивность транспирации значительно выше, чем у эвксерофитов.

П. А. Генкель (1939) называет эвксерофитов шимперовскими ксерофитами, а гемиксерофитов — максимовскими ксерофитами. По наблюдениям А. П. Володина (Троицкий лесостепной запо-

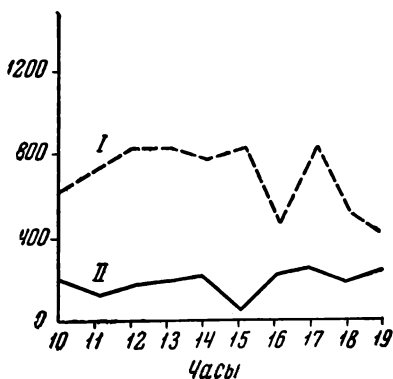


Рис. 31. Дневной ход транспирации у резака *Falcaria Rivini* (I) и вероники *Veronica incana* (II)

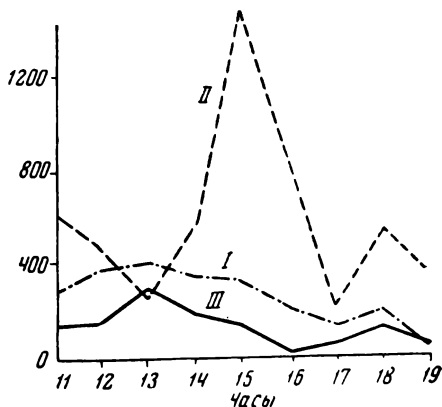


Рис. 32. Дневной ход транспирации у клубники *Fragaria collina* (I), шалфея *Salvia dumetorum* (II) и вероники *Veronica incana* (III)

ведник), температура листьев у *Veronica incana* и *Artemisia glauca* всегда была выше, чем у гемиксерофитов *Falcaria* и *Salvia*. Так, например, при температуре воздуха 29—30° С (5/VI 1939 г.) температура листьев *Veronica* была выше температуры воздуха на 2,5°, а листьев *Salvia* — на 1,5°; при температуре воздуха 30—31° С (13/VI 1939 г.) температура листа *Artemisia* оказалась на 1° выше, а листа *Falcaria* — ниже температуры воздуха.

Таблица 29
Интенсивность транспирации у *Falcaria Rivini* (гемиксерофит) и *Artemisia glauca* (эвксерофит) (по Генкелю, 1946)

Способ расчета	Часы наблюдений							
	9—10		13—14		16—17		18—19	
	<i>Falcaria Rivini</i>	<i>Artemisia glauca</i>	<i>Falcaria Rivini</i>	<i>Artemisia glauca</i>	<i>Falcaria Rivini</i>	<i>Artemisia glauca</i>	<i>Falcaria Rivini</i>	<i>Artemisia glauca</i>
В 1 ч на 1 г сырого веса	0,90	0,22	0,91	0,05	1,29	0,24	0,31	0,19
В % содержания воды	104	35	114	9	166	38	40	29

Дальнейшее изучение этих двух групп привело к установлению и других особенностей, подчеркивавших их большое различие. Оказалось что первый тип ксерофитов (эвксерофиты), в отличие от второго типа — гемиксерофитов, способен хорошо переносить высокие дневные и остаточные дефициты (табл. 30).

Т а б л и ц а 30

Содержание воды и дневной водный дефицит у ксерофитов
(по Генкелю, 1946)

Вид растения	11/VIII		14/VIII		20/VIII	
	содержание воды, %	водный дефицит, %	содержание воды, %	водный дефицит, %	содержание воды, %	водный дефицит, %
<i>Falcaria Rivini</i>	68,1	9,2	71,3	4,7	70,1	8,3
<i>Salvia dumetorum</i>	67,8	25,4	72,3	16,5	69,1	26,5
<i>Veronica incana</i>	44,5	48,6	47,4	46,9	74,0	20,5
<i>Artemisia glauca</i>	51,6	34,9	63,3	31,5	63,7	23,3

Гемиксерофиты не выносят большого водного дефицита, и их листья, оторванные от растения, быстро, в течение нескольких часов, высыхают до воздушно-сухого состояния, в то время как у эвксерофитов потеря воды идет медленно и до воздушно-сухого состояния они доходят в течение полутора-двух суток.

При завертывании не отделенных от растения листьев в целлофановые конверты у гемиксерофитов сравнительно быстро образовывались пятна запала, в то время как у эвксерофитов в таких же условиях они никогда не обнаруживались.

Изучение характера корневой системы у обеих групп показало, что гемиксерофиты имеют очень глубоко идущую в почву (*Salvia*), иногда до грунтовой воды (*Falcaria*), корневую систему, у эвксерофитов же она находится на небольшой глубине (50—60 см), но очень сильно разветвлена (рис. 33).

Показано, что для эвксерофитов характерны более высокая вязкость и эластичность протоплазмы и невысокая по сравнению с гемиксерофитами интенсивность обмена, что в какой-то мере объясняет их повышенную устойчивость к перегреву и обезвоживанию (Генкель, 1949).

Эластические свойства протоплазмы у группы гемиксерофитов оказались очень невысокими. У резака *Falcaria rivini* обрыв протоплазмы при центрифугировании происходил через 3—5 мин, а у несколько более устойчивого шалфея — через 5—8 мин.

В критический период во время цветения как у резака, так и у шалфея эластические свойства протоплазмы падают. Обрыв протоплазмы в это время происходит уже через 1—3 мин у резака и через 5—6 мин у шалфея. В противоположность группе гемиксерофитов эвксерофиты имеют гораздо более высокие величины эла-

стичности протоплазмы. У таких эксерофитов, как *Aster villosus* или *Veronica incana*, обрыв протоплазмы происходит через 20—30 мин.

Особенно интересно отметить отсутствие снижения эластических свойств протоплазмы у эксерофитов во время цветения. Скорее даже наоборот,—наблюдается некоторое ее повышение.

Очевидно, естественный отбор в этой группе растений шел в направлении создания высокой устойчивости и в период цветения, так как, не имея глубоко идущей корневой системы, эти растения выработали способность цвести в период плохого снабжения водой в середине и в конце лета.

Небезынтересно проследить за близким к типичному эксерофиту *Artemisia glauca* растением, а

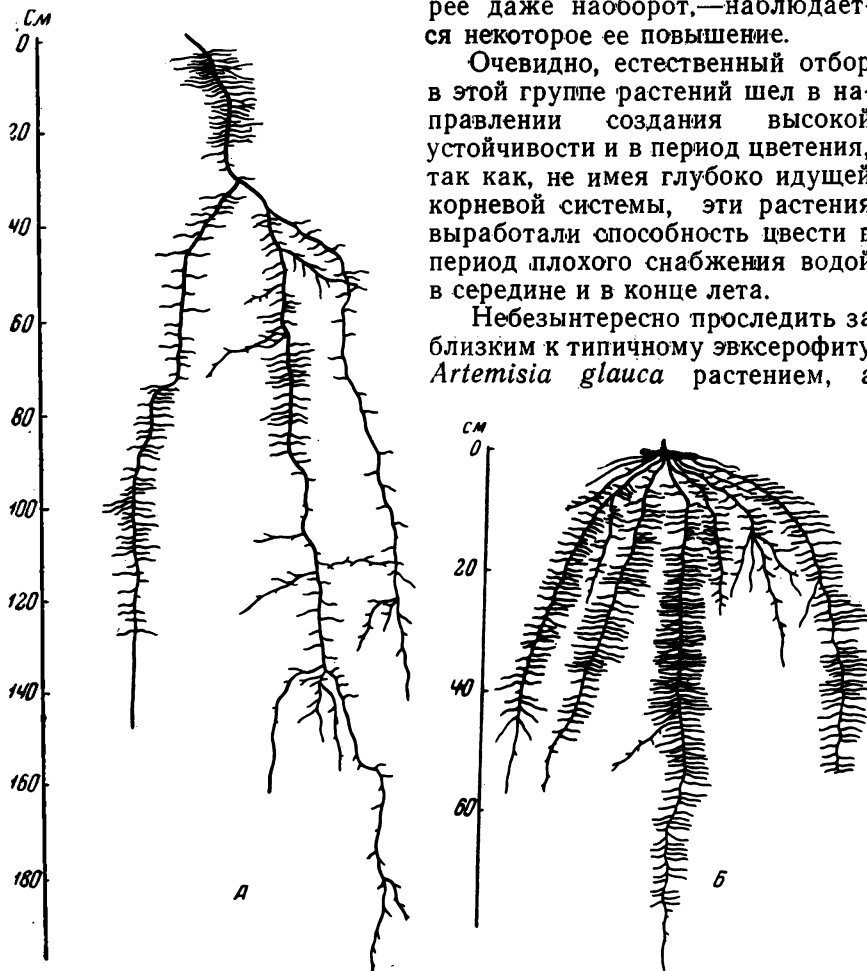


Рис. 33. Корневая система вероники *Veronica incana* (А) и шалфея *Salvia dumetorum* (Б)

именно — за *Art. dracunculus*, которое отличается несколько более слабо выраженными ксерическими свойствами и более высокой интенсивностью транспирации. Как и следовало ожидать, время обрыва протоплазмы у этого растения оказалось не очень большим,

равным 10—15 мин, но наблюдалась та же особенность, характеризующая эвксерофит, — некоторое увеличение эластичности протоплазмы во время цветения. Обрыв протоплазмы в одном из опытов происходил за 10 мин у нецветущего растения, а у цветущего за 10 мин он наблюдался лишь у 20% клеток.

Очевидно, у крайних форм ксерофитов — эвксерофитов — в процессе эволюции выработалось новое свойство — способность не снижать устойчивости к обезвоживанию в критический период. Таким образом, вряд ли возможно говорить о существовании критического периода у этой группы растений.

Как можно видеть, эвксерофиты представляют собой действительно весьма засухоустойчивую группу растений, хорошо выносящую как обезвоживание, так и перегрев тканей. Гемиксерофиты неспособны выносить значительного обезвоживания и перегрева и переносят засуху за счет интенсивно идущего процесса транспирации, непрерывно поглощая воду из глубоких влажных слоев почвы или даже непосредственно из грунтовой воды.

Б. И. Щербаков (1962) специально изучал жароустойчивость среднеазиатских ксерофитов. По его данным, у эвксерофитов жароустойчивость обусловлена пониженной интенсивностью обменных процессов на фоне повышенной вязкости протоплазмы и высокой концентрации клеточного сока. У гемиксерофитов жароустойчивость обусловлена повышенной вязкостью и гидрофильностью протоплазмы, у мезофитов — умеренно интенсивным обменом веществ и умеренно повышенной вязкостью протоплазмы и концентрацией клеточного сока. Наименьшей жароустойчивостью отличается группа псевдоксерофитов.

Наиболее общим свойством жароустойчивости для всех изученных автором растений является замедленный обмен веществ в период действия повышенных температур; самая высокая жароустойчивость растений наблюдалась в середине или во второй половине вегетационного периода.

Результаты наших исследований со степными ксерофитами в значительной степени совпадают с данными Щербакова о ксерофитах пустыни. Однако между среднеазиатскими и степными гемиксерофитами имеется и различие. У среднеазиатских гемиксерофитов жароустойчивость значительно выше, что несомненно связано с более жарким климатом пустыни. Очевидно, следует различать две подгруппы гемиксерофитов: степные и пустынные.

Щербаков считает, что эвксерофиты не отличаются высокой гидрофильностью коллоидов протоплазмы. Нам кажется это мнение правильным, так как мы никогда не получали у эвксерофитов значительной коагуляции белков в вытяжках из их листьев. Очевидно, их устойчивость к перегреву основывается на высокой стабильности коллоидов протоплазмы. Возможно, что одной из причин этого является высокая степень дисперсности протоплазмы, а также особенность ее субмикроскопического строения.

Очень своеобразной группой ксерофитов можно считать расте-

ния, не регулирующие свой водный режим. К этим растениям, которые могут без всякого для себя вреда высыхать до воздушно-сухого состояния, относятся главным образом споровые растения, в частности *Stratonostoc commune*, обычно встречающееся на засоленных почвах степей и полупустынь. В работе Б. А. Келлера (1926), а затем Г. А. Глумова и А. А. Кобылина (1936) были изучены расселение и некоторые экологические особенности этой формы.

П. А. Генкель (1946) высказал мысль, что растения, подобные *Stratonostoc*, способны высыхать до воздушно-сухого состояния в связи с особенностью их протоплазмы, которая при высыхании сохраняет свою организацию, переходя в гелеобразное состояние. Очевидно, у этих растений при обезвоживании перенос энергии, несмотря на обезвоживание, происходит беспрепятственно, и субмикроскопическое оструктуривание протоплазмы клеток, т. е. переход протоплазмы в гель, не приводит к ее коагуляции. К такому же типу растений относится и ряд лишайников, мхов, селлагинелл и два вида покрытосемянных растений *Ramondia Nathaliae* и *Haberlea rhodopensis*, растущих в Родопских горах на Балканском полуострове.

И. М. Васильев (1931) считал, что к такому же типу растений относится и *Carex physodes*, песчаная осока пустынь Средней Азии. Однако М. П. Петров (1934), в течение многих лет изучавший растения в песчаных пустынях Туркмении, пришел к выводу о гибели листьев у осоки при ее обезвоживании и быстрой способности ее к регенерации. Все растения, отличающиеся способностью впадать в анабиоз при потере воды, были названы Вальтером (Walter, 1931) пойкилогидровыми растениями, а П. А. Генкелем (1939) пойкилоксерофитами. Физиологические особенности пойкилоксерофитов ждут еще дальнейших детальных исследований. Жизненный цикл этих организмов происходит у одних в весьма короткие промежутки между дождями (*Stratonostoc commune*), у других, по-видимому, эти промежутки более длительны (*Ramondia*, *Haberlea*), но все они обладают способностью впадать в анабиотическое состояние.

К пятой группе ксерофитов можно отнести группу, для которой Д. И. Колликов (1957) предложил название стипаксерофитов (от одного из ее характерных представителей ковыля *Stipa*). К группе стипаксерофитов относятся помимо ковыля ряд узколистных степных злаков (*Festuca*, *Koehleria* и др.). Стипаксерофиты хорошо усваивают влагу кратковременных ливневых осадков, а также сравнительно неплохо выносят перегрев. Однако они проявляют чувствительность к обезвоживанию и переносят лишь сравнительно кратковременный недостаток воды в почве.

Помимо настоящих ксерофитов была выделена особая группа ксерофитоидов. К ним относятся мезофитные растения довольно широкой экологической амплитуды. Таковы многие растения, встречающиеся в колках лесостепной полосы Западной Сибири. Расте-

ния эти представляют собой переход между настоящими ксерофитами и мезофитами. В засушливой зоне, по-видимому, нет настоящих мезофитов или они имеются лишь в лесах-дубравах и березовых колках, а большинство растений относятся к группе ксерофитоидов. В литературе ксерофитоиды, по-видимому, часто фигурируют под названием гелиофитов или мезоксерофитов. Растения эти характеризуются довольно интенсивной транспирацией, значительно превышающей транспирацию теневых растений (Gepreau de Lamarliere, 1892).

Ксерофитоиды имеют сравнительно высокое давление, жароустойчивость у них ниже, чем у эксксерофитов, но не ниже, чем у гемиксерофитов. Ксерофитоиды довольно устойчивы к обезвоживанию, но сравнительно неустойчивы к перегреву. Типичным представителем этой группы можно считать такое растение, как клубника (*Fragaria collina*). У клубники удается искусственно вызвать явления запала, часто наблюдающиеся у них в природе. Таким образом, этот тип растений является среднеустойчивым к засухе. Засуха резко влияет на ксерофитоиды. На окраине колков, наиболее благоприятных микроклиматических условий, клубника сохраняется лучше и приносит урожай. В открытой степи она в засушливые годы «выгорает», т. е. запалывается, высыхает и почти не приносит плодов.

У группы ксерофитоидов обрыв протоплазмы при определении ее эластичности происходит в течение 8—15 мин. По-видимому, эти растения могут лучше выносить обезвоживание, чем гемиксерофиты, и гораздо более к нему чувствительны по сравнению с эксксерофитами. В то же время эластические свойства их протоплазмы сильно варьируют в зависимости от условий местообитания растения. Так, например, у клубники, выросшей на окраине березового колка, эластичность протоплазмы составляла 8 мин, а у растущей в открытой степи — 15 мин.

Так характеризуется группа растений, относящаяся к ксерофитоидам, которым можно дать название ксерофитоидные гелиофиты. К этой группе относятся такие растения, как *Fragaria collina*, *Plantago maxima*, *Thermopsis lanceolata* и др.

К ксерофитоидам можно отнести еще и растения, отличающиеся той или иной степенью суккулентности. Суккулентоидные гелиофиты — растения, имеющие более слабо выраженную суккулентность, чем настоящие суккуленты типа агав, кактусов и молочайных. К подобного рода растениям можно отнести *Sedum purpureum*, *Umbilicum spinosus* и др.

К группе псевдоксерофитов относятся растения, обладающие способностью уходить от засухи, быстро заканчивая свой цикл развития. Благодаря этой особенности под засуху они попадают в покоящемся состоянии (семена, луковицы, корневища и т. д.). К этим растениям относятся эфемеры (однолетники) и эфемероиды (многолетники) (терминология Е. П. Коровина, 1935). Одни авторы считают, что эфемеры являются типич-

ными мезофитами (Шенников, 1950), другие — ксерофитизированными мезофитами (Культиасов, 1946, 1952), третьи — переходными формами между мезофитами и ксерофитами (Липаева, 1951, 1952).

Основанием для отнесения эфемеров к мезофитам послужили опыты с культивированием эфемеров в условиях Ленинградской (Шенников и Иоффе, 1944) и Московской (Полунина, 1950; Даева, 1951; Волкова, 1956, 1958, 1960) областей. При культуре в зоне недостаточного увлажнения цикл развития эфемеров сильно удлиняется и они изменяются в сторону мезофитизации.

Группа эфемеров весьма неоднородна (Волкова, 1958). Часть эфемеров, наиболее пластичных, имеет бореальное происхождение и они более мезофитны. Виды переднеазиатского происхождения *Koelpinia linearis*, *Eremopyrum hirsutum* и другие сформировались в условиях засушливого климата—они более ксеричны и при культуре в климатических условиях Москвы сохраняют высокий темп развития.

В. К. Василевская (1940, 1954) считает, что эфемеры по своему анатомическому строению являются мезофитами. Л. И. Липаева (1951, 1952, 1954) также на основании анатомического строения отмечает среди эфемеров наличие ксерических и более мезофитных форм. Е. Н. Волкова (1960) установила резкое различие в отношении одной и той же формы *Bromus tectorum*, собранной под Москвой и в Ашхабаде при культуре их в условиях Москвы.

Физиологическая группа эфемеров изучена весьма недостаточно. По данным Волковой, эфемеры имеют сравнительно небольшую вязкость протоплазмы, что указывает на их невысокую жароустойчивость. Представляют несомненный интерес опыты Н. Н. Полуниной (1950) по культуре эфемеров в условиях Москвы при недостатке влаги в почве. В этом случае получались формы эфемеров, по величине и продолжительности жизни приближающиеся к тем, которые наблюдаются в пустынях Туркмении в природном их местобитании. Недостаток воды приводит к подавлению фазы деления и растяжения клеток, к более быстрому старению, к карликовости отдельных частей растения и всего растения. В 1954 г. при весьма необычной для Туркмении весне, с исключительным обилием осадков, эфемеры достигали необычайно больших для них размеров.

Приведенные данные (Шенников и Иоффе, 1944; Полунина, 1950) свидетельствуют о высокой приспособляемости эфемеров к засушливым условиям и о их высокой пластичности.

Эфемеры представляют собой формы, специально приспособленные к перенесению засушливых условий, причем степень ксеричности у них выражена неодинаково. Во всяком случае их нельзя считать просто мезофитами, как это делает А. П. Шенников. Последнее подтверждается данными Е. Н. Волковой, которая отметила ускорение развития под влиянием повышенных температур для большинства эфемеров, что не свойственно группе мезофитов, у которых повышение температуры обычно замедляет развитие. Эта группа несомненно неоднородна как по происхождению, так и по

степени засухоустойчивости. Эфемеры и эфемероиды с более продолжительным циклом вегетации характеризуются большей степенью засухоустойчивости, чем виды с более коротким циклом развития.

Настоящим переходом к ксерофитам являются уже эфемерофиллы (Генкель, 1939, 1946), к которым относятся многолетние растения, сбрасывающие листья в период засухи. *Fouquieria splendens*, растущая в Аризонской пустыне, сбрасывающая листву в связи с периодами засухи, является характерным примером подобных растений. К этим же растениям можно отнести и *Pholomis tuberosa* наших степей, листья которой погибают во время засухи и отрастают после нее вновь.

В. М. Свешникова (1962) приводит многочисленные примеры частичного или полного сбрасывания листьев у пустынных растений (*Smirnowia*, *Ammodendron* и др.). Прингсхейм (Pringsheim, 1906) описывает сбрасывание листьев при большой сухости воздуха у *Coleus* и *Abutilon* и появление затем новых, более приспособленных к засухе листьев.

В свете имеющихся новых данных вряд ли целесообразно выделять эфемерофиллов в отдельную группу, так как свойством сбрасывать листву (частично или полностью) могут обладать различные экологические группы растений (гемиксерофиты, мезофиты, ксерофиты). Очевидно, можно говорить не о группе растений, а о способности растения сбрасывать листья, т. е. об эфемерофиллии, как о свойстве наряду с другими аналогичными приспособлениями (скручивание листьев в трубку, уменьшение листовой поверхности, идущее до срастания стеблей с листьями, образование кладодий, филлодий, компасности и т. д.).

Таким образом, в основу классификации растений засушливых местообитаний положена способность растения выносить обезвоживание и перегрев с учетом анатомо-физиологических, биохимических и биологических свойств растения.

Так, Керни и Шантц (Kearney a. Schantz, 1911) различают четыре группы растений: 1) уходящие от засухи; 2) обходящие засуху, т. е. растения, имеющие ограниченную потребность в воде, с редуцированной листовой поверхностью; 3) переносящие засуху, т. е. ксерофиты, переносящие завядание; 4) устойчивые к засухе — суккуленты и в первую очередь кактусы. Искусственность этой группировки подчеркивается отсутствием строгого разграничения между второй и третьей группами. Неправильна и трактовка группы суккулентов, которые, как уже было отмечено, устойчивы к перегреву и неустойчивы к обезвоживанию.

По классификации Хюзера (Hüser, 1930) ксерофиты делятся на три группы: 1) голоксерофиты; 2) сезонные ксерофиты; 3) эфемерные ксерофиты. В первую группу попадают суккуленты и ксерофиты с ксероморфной структурой, во вторую — ксерофиты, испытывающие засуху только в течение некоторой части года, и, наконец, последняя группа включает эфемеры и некоторые галофиты.

Классификация эта крайне условна, так как включает в одну группу растения различной природы и с разными путями борьбы с засухой.

Классификация П. А. Генкеля получила поддержку со стороны ряда ученых (Максимов, 1944; Ничипорович, 1947; Липаева, 1951, 1952, 1954; Колликов, 1957; Щербаков, 1962), но вызвала и некоторые критические замечания (Гроссгейм, 1950; Григорьев, 1955; Шенников, 1950). Так, А. А. Гроссгейм (1950), соглашаясь с определением ксерофитов, считает необходимым подчеркнуть, что ксерофиты являются растениями не только сухих местообитаний, но также и сухого сезона. Гроссгейм не считает группу гемиксерофитов за настоящих ксерофитов и предлагает их рассматривать в группе мезофитов. С последним утверждением нельзя согласиться, так как гемиксерофиты имеют ряд особенностей, отличающих их от типичных мезофитов. Даже группа псевдоксерофитов, к которой относятся эфемеры и эфемероиды, не могут считаться типичными мезофитами, так как они также имеют определенное приспособление к засухе — укороченный цикл развития. Кроме того, и конец жизненного цикла для многих из них приходится на засушливое время.

Во всяком случае изучение ряда анатомических особенностей (Липаева, 1954), протоплазматических свойств (Генкель, 1949; Генкель и Марголина, 1948) дополнило и обосновало первоначальную схему, предложенную автором еще в 1939 г.

ДИАГНОСТИКА ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ

Большое значение для развития проблемы засухоустойчивости имеет разработка прямых и косвенных критериев диагностики засухоустойчивости культурных растений. Наиболее надежные результаты, несомненно, дают прямые методы оценки засухоустойчивости, к которым относятся полевой метод и испытание в засушнике. Полевой метод может быть с успехом применен для исследования в засушливой зоне, к которой относится зона недостаточного увлажнения (лесостепь, степь и полупустыня). Полевое испытание необходимо производить в посеве в течение ряда лет. Так, например, в условиях Заволжья один год из трех является засушливым, а в лесостепной зоне Западной Сибири — один год из десяти лет.

Так как засуха наблюдается далеко не каждый год даже в зонах с недостаточным увлажнением, возникла настоятельная необходимость создания «засушника», позволяющего ежегодно иметь почвенную засуху при сохранении нормальных для растений полевых условий. Иными словами, — создать условия, при которых корневая система в засушнике развивалась бы в почве совершенно нормально. Сухое поле или засушник были одновременно предложены Л. С. Литвиновым (1933) и бригадой сотрудников ВИРА под руководством И. В. Красовской и Ф. Д. Сказкина. В засушни-

ке устраняется доступ осадков. Вокруг выбранного участка выкапывается канава глубиной в 80 см, затем ставится деревянный каркас, на который перед дождем натягивают не проницаемый для воды материал. В сухую погоду материал свертывают и укрепляют наверху каркаса так, чтобы его можно было легко и быстро развернуть перед дождем. Существуют и другие конструкции засушника, но все они построены по тому же принципу и отличаются лишь техническими деталями. По существу, засушник представляет собой развитие метода, предложенного Кезером и Робертсоном (Keseg и Robertson, 1927), которые устраняли действие атмосферных осадков, натягивая парусиновые палатки над опытными деланками.

Метод засушника был использован в ряде исследований. (Пролетарский, 1935; Кобылин, 1937; Стефановский 1934 и др.), однако из-за громоздкости и малой пропускной способности он не получил широкого распространения. Наиболее часто используется метод завядания, предложенный И. И. Тумановым (1926), который практически является видоизменением ранее существовавшего и широко применявшегося метода культуры растения в вегетационном сосуде при недостаточном поливе.

Метод завядания является как бы переходным от прямых методов испытания к косвенным. Он, несомненно, ближе к прямым методам, но в нем нивелируется роль корневой системы, так как имеется разница в распределении корней в почве в полевых условиях и вегетационных сосудах. В то же время значение корневой системы в вопросах засухоустойчивости имеет весьма существенное значение (Кузьмин, 1929—1930; Генкель, 1946; Стефановский, 1939, 1950 и др.). А. А. Кузьменко (1933) внес некоторое видоизменение в метод Туманова, предложив для опытов с завяданием брать не вегетационные сосуды, а вазоны из неглазурованной глины.

Для кратковременных опытов по физиологии засухоустойчивости П. А. Генкель и И. В. Цветкова (1960) предложили использовать гидрокультуры (рис. 34). В этом случае внутренний вазон с гравием, на котором растет растение, вынимается из внешнего сосуда, содержащего водный раствор питательных солей.

Преимущества прямых методов несомненны, однако в познании явлений засухоустойчивости косвенные методы сыграли значительную роль и на них следует остановиться при рассмотрении ряда вопросов проблемы водного режима и устойчивости растений.

Основное внимание исследователей при изучении проблемы диагностики засухоустойчивости было направлено на отыскание косвенных критериев, т. е. обнаружения таких морфологических, анатомических и физиологических признаков, которые коррелировали бы с высокой засухоустойчивостью растений.

Стремление отыскать косвенные признаки, коррелирующие с засухоустойчивостью, было по существу неверным. Для диагностики засухоустойчивости необходимо найти не корреляционные

зависимости, которые сами еще требуют объяснения, а причинные. Нельзя по какому-то одному, хотя бы и важному, признаку определить такое сложное свойство растения, как засухоустойчивость. Особенно недопустимо, с нашей точки зрения, производить прогнозы на основании отдельных свойств не у взрослых растений, а у проростков. Сложность явления засухоустойчивости включает-



Рис. 34. Метод гравийной культуры, или гидрокультуры

ся в том, что физиологически она обусловлена способностью растения выносить обезвоживание и перегрев, но зависит также и от ряда других свойств растения — анатомического строения, мощности корневой системы, ритма роста и развития и т. д. Кроме того, засухоустойчивость не остается постоянной, она изменяется в течение онтогенеза (критический период) и в зависимости от окружающих условий.

В начале XX в. В. В. Колкунов в ряде исследований пытался охарактеризовать засухоустойчивость по анатомическим признакам. По его мнению, наиболее засухоустойчивые сорта растений имеют наиболее резко выраженную ксероморфную структуру. В своих воззрениях он опирался на взгляды Шимпера о малой интенсивности транспирации у засухоустойчивых растений. Как впоследствии показал Н. А. Максимов (1916), это представление неправильно, в особенности для культурных растений, относящихся к группе мезофитов.

В дальнейшем было установлено (Александров, 1922), что наиболее ксероморфные верхние листья подсолнечника отличаются наибольшей величиной транспирации. П. А. Генкель (1935) высказал мысль о разных типах ксероморфизма, с которым встречался Колкунов (1905, 1907, 1926). В одном случае ксероморфизм, очевидно, возникал под влиянием перенесенной засухи, и тогда наблюдалось неплохое совпадение засухоустойчивости с мелкоклетностью. В других случаях Колкунов имел дело с ксероморфизмом наследственным, который мог возникнуть в филогенезе под влиянием различных причин (недостаток азота и др.); здесь уже связи между засухоустойчивостью и мелкоклетной структурой не было. Не нашел соответствия между ксероморфизмом и засухоустойчивостью и И. М. Васильев (1929). А. И. Сакс (1938), подвергая ряд сортов пшеницы завяданию и затем сравнивая их по степени ксероморфизма, не обнаружил зависимости между этими свойствами.

В недавнее время К. Ф. Калмыков (1960) выступил с полным признанием представления Колкунова. Однако внимательный анализ работы этого автора приводит к выводу о том, что он подтвердил вывод Колкунова о большей мелкоклетности скороспелых по сравнению с позднеспелыми сортов и о большей урожайности позднеспелых. Последний вывод широко известен в агрономии и не связан непосредственно с работами Колкунова. В то же время Калмыков установил обратную по сравнению с Колкуновым корреляцию — наиболее мелкоклетные или же более скороспелые сорта являются менее устойчивыми к обезвоживанию. Таким образом, работа Калмыкова вопреки его мнению не подтверждает выводов Колкунова. Показана непригодность характеристики засухоустойчивости по степени развития водопроводящей системы (Любинский, 1929), опровергнут также и тезис Колкунова о большей продуктивности транспирации у более засухоустойчивых сортов (Максимов и Александров, 1917).

П. Н. Константинов (1923), а затем О. М. Гладышева (1950) установили более интенсивную транспирацию у засухоустойчивых сортов пшениц. Кормак (Cormack, 1950) выдвинул в качестве критерия засухоустойчивости пшеницы толщину их листа, что вряд ли может считаться безупречным показателем.

Бухингер (Buchinger, 1927) предложил в качестве критерия засухоустойчивости брать величину сосущей силы, развиваемой проростками на сахарном растворе. Этот же принцип был использован и другими исследователями (Семакин, 1937; Тимофеева, 1938; Яценко, 1940). Однако этот метод не оправдал себя. Действительно, трудно допустить, что по свойствам проростка можно судить о засухоустойчивости взрослого растения, так как это свойство возникает и развивается в онтогенезе, на основе филогенетической истории организма как приспособление к действию засухи.

Несколько подробнее следует остановиться на методе Л. С. Литвинова (1932), основой которого служит положение, что чем больше воды содержит данный сорт, тем он засухоустойчивее. Однако автор не уточнил, в каких условиях следует определять содержание воды. В содержании воды он видел результат действия многих слагаемых (мощность корневой системы, водоудерживающая способность и т. д.). Действительно, П. А. Генкель (1935, 1946) наблюдал, что в условиях засухи закаленные к засухе растения всегда содержат большее количество воды, чем контрольные. Метод Литвинова имеет как своих сторонников, так и противников. Тем не менее сам автор (Литвинов, 1951) отводит всякую критику метода. Его ученик П. А. Хоринко (1948), основываясь на собственных многолетних исследованиях, приходит к выводу, что лучшим показателем засухоустойчивости является водный дефицит. По-видимому, метод Литвинова может применяться в условиях недостаточного водоснабжения лишь как один из критериев засухоустойчивости и с его помощью можно производить оценку не столько сорта, сколько различия между закаленными и незакаленными растениями в пределах сорта.

Г. Н. Еремеев (1938, 1939, 1948, 1960) предлагает диагностировать засухоустойчивость плодовых деревьев методом завядания срезанных ветвей. Он установил тесную связь между повышенной водоудерживающей способностью и засухоустойчивостью. Способность протоплазмы выносить обезвоживание играет роль только у менее устойчивых сортов. Другими словами, он разграничивает устойчивость к завяданию и к обезвоживанию.

В. Д. Мединец (1950) оценивает засухоустойчивость путем учета потери зерна в засушливые годы (в процентах). Метод очень громоздок и, кроме того, снижение урожая может быть обусловлено не только засухой, но и другими факторами (например, болезнями) даже и в засушливые годы.

Исходя из работ Н. А. Максимова и его сотрудников (1939, 1944, 1948), можно считать, что диагностировать засухоустойчивость следует по физико-химическим и биохимическим свойствам

протоплазмы. Если эти особенности и не исчерпывают всех свойств растения, связанных с засухоустойчивостью, то во всяком случае входят в комплекс основных свойств, составляющих засухоустойчивость. О способности растения выносить обезвоживание и перегрев можно судить, используя прямые аналитические и прямые лабораторные методы.

К прямым аналитическим методам определения способности выносить перегрев следует отнести: 1) определение вязкости протоплазмы; 2) определение содержания коллоидно- и осмотически связанной воды; 3) степень гидратации коллоидов протоплазмы. Для определения способности выносить обезвоживание могут служить следующие методы: 1) определение эластичности протоплазмы; 2) определение способности к сохранению синтетических реакций на высоком уровне при обезвоживании; 3) степень гидрофильности коллоидов протоплазмы.

Перечисленные свойства не просто коррелируют с засухоустойчивостью, а являются составной частью непосредственных причин, обуславливающих засухоустойчивость растений.

К прямым лабораторным методам определения засухоустойчивости относится определение порога коагуляции белков протоплазмы и способности тканей растения выносить обезвоживание. Вязкость протоплазмы определяется по скорости смещения хлоропластов при центрифугировании и плазмолитически — по скорости перехода вогнутого плазмолита в выпуклый (Генкель и Марголина, 1951). Сравнение центрифужного и плазмолитического методов определения вязкости протоплазмы, проведенное в нашей лаборатории, показало, что они всегда дают совпадающие результаты. Экспериментальное доказательство зависимости жароустойчивости от вязкости протоплазмы дано П. А. Генкелем и И. В. Цветковой (1960). Кроме того, жароустойчивость в значительной мере обуславливается количеством коллоидно связанной воды и степенью гидратации коллоидов протоплазмы. Повышение осмотического давления также способствует повышению жароустойчивости вследствие увеличения количества осмотически связанной воды.

Определение коллоидно связанной воды проводится по методу Думанского — Попова (Думанский, 1948; Попов, 1936). Имеется несколько модификаций этого метода (Окунцов и Левцова, 1952; Маринчик, 1957).

Отмечено, что для засухоустойчивых растений характерно сохранение благоприятного соотношения между свободной и связанной водой (Васильева, 1958). По данным определения вязкости протоплазмы, связанной воды и осмотического давления можно судить о внутренних причинах устойчивости растения.

Из прямых лабораторных методов определения жароустойчивости можно использовать метод Ф. Ф. Мацкова (1936) и метод определения температурного порога коагуляции белков протоплазмы (Генкель и Цветкова, 1960).

Для прямого лабораторного определения способности расти-

тельных тканей выносить обезвоживание используют эксикаторный метод. Вырезанные из листа (с одинаковых мест) кусочки кладут в эксикатор над серной кислотой (разбавление 1:1). После двух-трех часов их вынимают и делают срезы, которые плазмолизируют, затем подсчитывают число живых (плазмолизированных) клеток. Чем больше остается живых клеток, тем более устойчиво растение к обезвоживанию.

О. К. Демина (1954) предложила, кроме того, определять содержание воды в отрезках листьев, вынесших обезвоживание. Такое определение позволяет выяснить не только какое растение, но и при каком содержании воды оно лучше переносит обезвоживание.

Описанный метод является прямым способом определения способности тканей растения переносить обезвоживание. Правда, между способностью выносить обезвоживание отдельными тканями и целым растением имеется довольно существенная разница, тем не менее этот метод является первым приближением к быстрому определению способности растения выносить обезвоживание.

Способность переносить обезвоживание характеризуется в первую очередь эластичностью протоплазмы. При далеко идущем обезвоживании в связи с потерей тургора будет происходить уменьшение объема клеток, приводящее к их деформации, что может вызвать механическое повреждение протоплазмы.

При определении принципа изучения эластических свойств протоплазмы было использовано центрифугирование вместо деформирующего действия механического давления. Однако простое центрифугирование не может быть применено, так как при этом получается представление о вязкости протоплазмы по смещению хлоропластов или крахмальных зерен. Для получения иных результатов необходимо ослабить связь протоплазмы со стенками клеток. Для этой цели срезы растений перед определением погружают в раствор сахарозы, концентрация которого на 0,1 М ниже изоосмотической точки, а затем центрифугируют на центрифуге до 1000 оборотов в минуту. Эластичность выражают числом минут центрифугирования, необходимых для того, чтобы оторвать протоплазму от стенок клеток. При этом можно отмечать время начала обрыва и его конца, когда почти у всех клеток протоплазма оказывается оторванной от стенок. Эластические свойства протоплазмы не остаются постоянными, а меняются на протяжении онтогенеза растения.

Н. М. Сисакян (1940) установил, что во время засухи у засухоустойчивых растений синтетические процессы преобладают над гидролитическими; у незасухоустойчивых растений наблюдается обратная зависимость.

Для определения направления обмена веществ в полевых условиях предложено использовать крахмальную пробу (Генкель, 1952). У растений, вегетирующих в полевых условиях, не раньше 11—12 ч дня (когда в листьях накопилось уже достаточное количество крахмала) срывают листья определенного яруса и подвер-

гают их завяданию не на солнце, а в тени, в течение двух-трех часов. Затем, обесцвечивая лист спиртом, производят пробу на крахмал, действуя раствором иода в иодистом калии. Результаты выражаются по следующей шкале: крахмала нет; очень мало; много; очень много. Проведенные по этому методу определения показали, что получаютя очень четкие результаты при исследовании проса, подсолнечника, картофеля и менее отчетливые — на пшенице, у которой крахмала образуется мало.

Таким образом, метод крахмальной пробы дает одну из биохимических характеристик засухоустойчивости.

Помимо крахмальной пробы для изучения повышенной синтетической способности у закаленных растений могут применяться и макроскопические реакции на белок. Молиш (Molisch, 1916) впервые использовал макроскопический вариант для исследования расщепления белков в растении при осеннем пожелтении листьев. М. Х. Чайлахян (1954) применил макроскопические реакции при изучении влияния качества света на фотосинтез, а П. А. Генкель, К. Л. Мартынова, Л. С. Зубова (1964) для установления повышенной синтетической способности закаленных растений.

В качестве дополнительных методов могут быть рекомендованы методы определения осмотического давления, а также дневного и остаточного водного дефицита по Л. С. Литвинову (1932).

Данные, получаемые с помощью описанных выше методов, дают представление только о способности растения выносить перегрев и обезвоживание на различных этапах онтогенетического развития. Однако помимо этих свойств большое значение имеют продуктивность, ритм развития, характер корневой системы, наличие опушения, способность листа свертываться в трубку при больших потерях воды и многие другие приспособления растений. Таким образом, полное представление о засухоустойчивости растения складывается только на основании учета всех перечисленных свойств растения по фазам развития. Иными словами, для характеристики засухоустойчивости растения необходимо знать по крайней мере следующие его особенности: 1) способность выносить обезвоживание и перегрев, 2) продуктивность, 3) характер корневой системы и 4) ритм развития.

В табл. 31 приведены данные по устойчивости мягких пшениц к обезвоживанию, полученные при помощи методов, описанных выше (Волгоградская область).

Следует отметить возрастание способности выносить обезвоживание по мере развития у устойчивых сортов Альбидум 43 и Пиротрикс 27/1065. В фазу трубкувания число клеток оставшихся живыми у этих сортов несколько повышалось; у сорта Лютесценс 62 осталось тем же самым, а у остальных сортов падало. В засушливых условиях происходило как бы непрерывное приспособление устойчивых сортов к засухе, что и повлекло за собой повышение их засухоустойчивости даже в начале критического периода. Наиболее устойчивый сорт Альбидум 43 в фазу всходов оказывается да-

Устойчивость листьев мягких пшениц к обезвоживанию (% живых клеток от общего их числа) (по Генкелю и Новоселовой, 1955)

Сорт	Всходы	Кущение	Трубка- вые	Колошение	Молочная спелость
	время выдерживания				
	2 ч 30 мин	2 ч 30 мин	3 ч 30 мин	3 ч 30 мин	3 ч
Альбидум 43	50	63	90	78	68
Пиротрикс 27/1035	61	65	76	70	59
Лютесценс 62	63	60	63	62	58
Лютесценс 605	40	52	33	46	50
Отечественная	60	46	37	48	50
Диамант	32	42	28	32	30

леко не на первом месте по способности переносить обезвоживание, что еще лишний раз подчеркивает невозможность судить о засухоустойчивости по поведению проростков.

Данные по сортам твердой пшеницы показывают также большие различия в поведении сортов. Наибольшую способность переносить обезвоживание из сортов твердой пшеницы обнаружил сорт Гордеиформе 46/500, затем Мелянопус 69 (обеих репродукций), предпоследнее место занял сорт Гордеиформе 10 и последнее — сорт Народная.

Анализируя вопрос о причинах устойчивости различных сортов пшеницы к обезвоживанию, испытывалось, какой из факторов играет ведущую роль, т. е. сама устойчивость протоплазмы к потере воды или различная способность растения удерживать воду.

Как показали соответствующие определения, за одно и то же время пребывания в эксикаторе различные сорта теряют не одинаковое количество воды. Для того чтобы выяснить, какой же из двух факторов играет главную роль, обезвоживание доводилось до очень близкой величины и затем определялся процент живых клеток. Так, например, при почти одинаковой потере воды у сорта Альбидум 43 57% живых клеток, а у сорта Лютесценс 605 всего 38% (потеря воды соответственно составляет 32,8 и 32,1%). Сорт Гордеиформе 46/500 при потере 47,1% воды имеет 59% живых клеток, а сорт Гордеиформе 10 при меньшей потере воды (44,3%) всего 18% живых клеток. При совершенно одинаковой потере воды — 28,3%, сорт Гордеиформе 10 в фазу налива имел 42% живых клеток, а Народная — 18%.

Следует отметить, что твердая пшеница отличается повышенной водоудерживающей способностью, что позволяет ей лучше противостоять обезвоживанию. При одинаковых степенях обезвоживания повреждение и смерть протоплазмы наступают примерно одинаково как у твердой, так и у мягкой пшеницы, хотя различие водоудерживающей способности между сортами выявляется довольно резко.

Ввиду такой большой разницы в водоудерживающей способности между двумя видами пшеницы очень затруднительно проводить сравнительную оценку засухоустойчивости. В то же время в пределах одного вида диагностика на обезвоживание может быть с успехом выполнена при помощи эксикаторного метода с одновременным определением оставшейся в тканях растения воды.

Из сортов мягкой пшеницы по способности переносить высокие температуры на первом месте стоит Альбидум 43 (табл. 32).

Таблица 32
Температура коагуляции белков протоплазмы (в °С)
(по Генкелю и Новоселовой, 1955)

Сорт	Всходы	Кущение	Трубкавание	Колошение	Молочная спелость
<i>Мягкая пшеница</i>					
Альбидум 43	52	54	56	58	57
Пиротрикс 27/1065	51	52	54	57	56
Лютесценс 62	50	53	54	57	56
Отечественная	51	52	55	56	56
Лютесценс 605	52	53	55	57	57
<i>Твердая пшеница</i>					
Горденформе 46/500	51	53	54	56	56
Мелянопус 69	52	52	54	57	57
Горденформе 10	52	52	54	57	56
Народная	50	53	55	56	55

Интересно, что сорт Пиротрикс 27/1065, занимавший второе место по способности выносить обезвоживание, оказался менее жароустойчивым, чем сорт Лютесценс 605. Сорт Лютесценс 62, являясь менее устойчивым в начале своего развития, сильно ее повышает к концу вегетации.

Из сортов твердой пшеницы наиболее низкую жароустойчивость обнаруживает сорт Народная, а за ним очень устойчивый к обезвоживанию сорт Горденформе 46/500. Приведенные данные показывают возможность применения обоих прямых лабораторных методов для диагностики способности сортов мягкой и твердой пшеницы переносить обезвоживание и перегрев.

Из данных табл. 33 видно, что наибольший урожай дали сорта яровой пшеницы: Альбидум 43, Пиротрикс 27/1065, Лютесценс 62. Самый низкий урожай у сорта Диамант. Среднее положение занимают сорта Отечественная и Лютесценс 605. В основном величина урожая совпадает с характеристикой засухоустойчивости сортов по материалам сортоиспытания и по предложенной нами характеристике засухоустойчивости.

Сорт Альбидум 43 является высокозасухоустойчивым. В неблагоприятные по увлажнению годы этот сорт на 3—4 ц/га превышает

Структура урожая разных сортов яровой пшеницы (по Генкелю и Новоселовой, 1955)

Сорт	Число растений на 1 м ²	Продуктивность кущения	Отношение веса зерна к соломе	Высота растения, см	Длина колоса, см	Число развитых колосков	Число зерен в колосе	Вес 1000 зерен, г	Вес зерна в пересчете на 1 га
<i>Мягкая пшеница</i>									
Альбидум 43	—	—	—	58,5	8,3	12,9	24,1	32,54	16,0*
Пиротрикс 27/1065*	350	1,13	1:1,31	60,4	8,1	11,7	18,8	30,80	14,9
Лютесценс 62	385	1,14	—	60,8	7,2	12,8	19,0	28,66	14,4
Лютесценс 605	266	1,37	1:1,39	58,8	7,5	10,6	20,5	30,92	13,1
Отечественная	324	1,14	—	61,0	8,4	12,3	17,9	30,58	12,4
Диамант	—	—	—	51,7	9,9	12,0	21,0	23,20	10,2**
<i>Твердая пшеница</i>									
Горденформе 46/500	384	1,16	1:0,7	58,8	5,3	10,0	14,5	32,61	13,5
Мелянопус 69	363	1,16	1:1,46	53,3	4,4	9,2	13,6	28,96	10,7
Горденформе 10	345	1,10	1:1,20	58,8	5,1	10,2	13,3	29,68	9,7
Народная	300	1,09	1:1,68	56,2	5,2	10,2	13,3	25,80	7,9

* Сорта Альбидум 43 и Диамант можно лишь условно сравнивать с другими сортами, так как норма высева здесь другая.

** Норма высева 4,5 млн. зерен на 1 га.

урожаем сортов Лютесценс 62, Приротрикс 27/1065. Последний сорт также можно считать высокочасуоустойчивым сортом. Лютесценс 62—сорт пластичный, засухоустойчивость его выше среднего. Высокий урожай этого сорта обуславливается главным образом густотой стояния растений перед уборкой (Флимошин, 1953).

Сорт Отечественная, по материалам испытания в Харьковской области, в различные годы дает урожай 83—110% от урожая Лютесценс 62. Сорт Лютесценс 605 характеризуется как довольно влаголюбивый. Сорт Диамант также влаголюбивый сорт, резко снижающий урожай при недостаточном водоснабжении.

Как видно из данных табл. 34, сорта пшеницы по величине урожая располагаются в порядке их засухоустойчивости. Правда, Лютесценс 605 дал несколько больший урожай, чем Отечественная, несмотря на то, что последний характеризуется как более засухоустойчивый сорт, но такие небольшие колебания по годам вполне возможны.

Величина урожая различных сортов твердой пшеницы, таких, как Мелянопус 69 и Горденформе 10, также находится в прямой зависимости от их устойчивости к засухе. О сорте Горденформе 46/500 мы не имеем данных, но, судя по величине урожая, он обладает высокой засухоустойчивостью. Сорт пшеницы Народная оказался наименее урожайным. В отношении засухоустойчивости его имеются различные данные. Во многих областях он по урожай-

ности превосходит Мелянопус 69, но Волгоградская область среди них не упоминается, хотя испытание его там проводилось (Кучумов, 1947). Имеются наблюдения о том, что пшеница сорт Народная очень неустойчива к засухе в период налива зерна; в это же время пшеница сорт Народная сильнее, чем Мелянопус 69, подвергается запалу. Ф. Флимошин (1953) указывает, что этот сорт отличается высокой продуктивной кустистостью, что позволяет в годы с малым количеством осадков и высокими температурами получать довольно высокие урожаи, несмотря на снижение выживаемости растений, снижение продуктивности колоса и абсолютного веса зерна.

В приведенном опыте из твердых сортов пшеницы сорт Народная оказался наименее устойчивым к засухе.

Низкий урожай у различных сортов обуславливается различными элементами структуры: плохой выживаемостью (Лютесценс 605, Народная), низким абсолютным весом зерна (Диамант, Народная), пониженным числом зерен в колосе (Отечественная). Сорта мягкой пшеницы в общем дали более высокий урожай, чем сорта твердой.

Э. Г. Гринфельд (1960) отметил наличие менее мощной корневой системы у твердых пшениц, а также показал, что глубокая пахота вызывает углубление корневой системы. Он считает необходимым при отборе на засухоустойчивость учитывать глубину проникновения корней в почву.

Н. Д. Пронина (1936) использовала для диагностики засухоустойчивости различные методы: эксикаторный, метод коагуляции белков, метод определения вязкости и эластичности протоплазмы. Ею сравнивалась засухоустойчивость двух сортов пшениц (в вегетационном опыте). В качестве стандарта был взят сорт Лютесценс 62 и с ним сравнивался сорт Восток, полученный отбором из пшенично-пырейного гибрида 56. Как в условиях атмосферной засухи, так и при почвенной засухе пшеница Восток обнаружила большую степень засухоустойчивости по всем показателям и дала соответственно повышенный урожай.

Из изложенного следует, что в условиях засухи отмечается тесная связь между способностью различных сортов пшеницы переносить обезвоживание и перегрев и их урожайностью.

ПРЕДПОСЕВНОЕ ЗАКАЛИВАНИЕ РАСТЕНИЙ ПРОТИВ ЗАСУХИ

В основу метода предпосевного закаливания растений против засухи положено свойство высокой пластичности молодых организмов. Такими молодыми растениями являются наклюнувшиеся или даже просто набухшие семена. В первом варианте метода (Генкель и Колотова, 1934; Генкель и Никитин, 1935) предпосевное закаливание производилось путем трехкратного намачивания и подсушивания семян. В дальнейшем (Генкель и Любимова, 1947) была предложена практически более приемлемая модификация метода — однократное намачивание и подсушивание семян.

При однократном закаливании увеличивается количество воды при намачивании семян. Если в первом варианте к зерновкам яровой пшеницы добавлялось 30% воды к их воздушно-сухому весу, то при однократном закаливании количество добавленной воды увеличивалось до 40—45%. Предпосевное закаливание рассматри-

Таблица 34

Температурный порог коагуляции белков у пшеницы в водных вытяжках из листьев (по Генкелю, 1946)

Название сорта	Варианты	Коагуляция, °С	
		колосья	листья
<i>Milturum</i> 0321	контрольные	67	58
	закаленные	73	60
<i>Caesium</i> 111	контрольные	69	—
	закаленные	82	—

Примечание. Концентрация вытяжек 1:20.

вается авторами как глубокая физиологическая перестройка растения под влиянием процесса обезвоживания.

Одним из наиболее важных изменений в коллоидах протоплазмы, происходящих в результате предпосевого закаливания, является значительное увеличение их гидрофильности. Основанием этому выводу послужило повышение порога коагуляции солевых и водных вытяжек из зародыша семян (Попова, 1936) и листьев закаленных растений (Генкель, 1946).

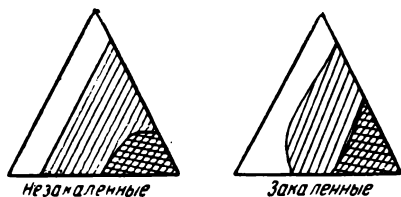


Рис. 35. Треугольная диаграмма коагуляции гидрофильных коллоидов из листьев контрольного и закаленного подсолнечника сорт Ждановский 8281

Из данных табл. 34 видно, что особенно резкое различие между температурным порогом коагуляции у контрольных и закаленных растений наблюдается в колосьях. Это лишний раз подчеркивает влияние предпосевого закаливания не только на первые фазы

развития, но и на весь онтогенез растения. О значительном повышении гидрофильности коллоидов свидетельствует и триангулярная диаграмма расслоения и коагуляции коллоидов (по методу Думанского) у подсолнечника (рис. 35); у закаленных растений значительно большее количество гидрофильных коллоидов, увеличивается также и их степень гидрофильности.

При закаливании меняется не только гидрофильность коллоидов протоплазмы, но в какой-то мере и само качество белков. На это указывает смещение изоэлектрической точки у зародыша пше-

ницы в процессе закаливания. По данным К. А. Поповой (1936), изоэлектрическая точка у зародыша пшеницы *Milturum* 0321 находилась при pH 3,7, а у прошедших закаливание — при pH 2,7.

Из других крайне важных свойств протоплазмы можно отметить значительные изменения гидрофильной вязкости и эластичности протоплазмы. Значение этих свойств протоплазмы для способности растения выносить перегрев и обезвоживание отмечалось выше. Предпосевнозакаленные растения, такие, как томаты, злаки, подсолнечник, всегда отчетливо обнаруживают изменение этих свойств. В табл. 35 приведены данные по вязкости, эластичности и температурной коагуляции белков протоплазмы в клетках эпидермиса у контрольного и закаленного подсолнечника.

Таблица 35

Состояние протоплазмы растений подсолнечника сорта Саратовский 169
(по Генкелю и Марголиной, 1954)

Вариант опыта	Вязкость протоплазмы, <i>мик</i>	Эластичность протоплазмы, <i>мик</i>	Температурный порог коагуляции, °C
<i>Листья 4-го яруса (бутонизация)</i>			
Контрольные	22	12	50,0
Закаленные	29	17	52,0
<i>Листья 8-го яруса (цветение)</i>			
Контрольные	11	9	49,0
Закаленные	19	11	50,5

Повышается в результате закаливания и осмотическое давление (примерно на 1,5—2 атм) (Калмыков, 1936; Колотова, 1936). Повышение гидрофильности, вязкости и осмотического давления увеличивает несомненно водоудерживающую способность растений при недостатке воды. Данные о содержании воды и водном дефиците растений во время засухи с определенностью подчеркивают, что закаленные растения содержат больше воды и у них обнаруживается соответственно меньший водный дефицит. В одном из опытов в условиях засухи пшеница Цезиум 0111 содержала 65,5% воды у контрольных растений и 73,4% у закаленных. Соответственно водный дефицит составлял в контроле 57% и 40% у закаленных растений.

У закаленных растений происходят изменения в обмене веществ. Прежде всего в результате закаливания повышается интенсивность дыхания (табл. 36).

На усиление обменных процессов указывает и повышенная активность ряда ферментов (каталаза, инвертаза), а также более высокий общий уровень хода синтетических реакций. Об этом же наглядно свидетельствуют и данные по крахмальной пробе у

Интенсивность дыхания проростков пшеницы (по Генкелю, 1946)

Растения	CO ₂ на 100 г сырого веса	В % от контроля
<i>Caesium</i> 0111		
Контрольные	72,7	100,0
Закаленные	85,8	118,1
<i>Milturum</i> 0821		
Контрольные	93,1	100,0
Закаленные	119,2	128,0

подсолнечника и картофеля. В одном из опытов в листе контрольного подсолнечника совсем не обнаружено крахмала, а в листьях закаленных растений его содержалось много (рис. 36).

Наконец, большое значение для продуктивности закаленных растений имеет и их более высокая интенсивность фотосинтеза.



Рис. 36. Электронномикроскопическая картина изолированного хлоропласта подсолнечника, подвергнутого суховею. А — контрольное растение, Б — закаленное растение

Причину повышенного фотосинтеза закаленных растений можно усматривать в повышенной гидрофильности коллоидов. Несмотря на увеличенное осмотическое давление и уменьшенную гидратацию протоплазмы, при которой, по данным Вальтера (Walter, 1925, 1926), всегда наблюдается снижение фотосинтеза (в связи с уменьшением степени набухаемости коллоидов), закаленные растения отличаются повышенным фотосинтезом. В настоящее

время известно, что увеличение количества связанной воды часто способствует возрастанию активности фотосинтеза (Алексеев и Гусев, 1935). У закаленных растений как раз и наблюдается повышение содержания связанной воды и степени гидрофильности коллоидов. У сахарной свеклы предпосевное закаливание к засухе также приводит к повышению фотосинтеза и урожая при недостатке воды в почве (Починок и Оканенко, 1959).

А. В. Старкова (1958) наблюдала значительное повышение засухоустойчивости и урожайности под влиянием предпосевого закаливания к засухе и внесения фосфорнокислого удобрения (работа проводилась в колхозе Алма-Атинской области). У закаленных растений обнаруживалось большее содержание воды и сахаров и они лучше переносили обезвоживание. Отмечено, что гибридная кукуруза более отзывчива на закаливание, чем районированный сорт Алма-Атинская 236.

Таблица 37

Влияние удобрения и предпосевого закаливания на продуктивность кукурузы (по Добрунову, 1959)

Вариант	Число поливов	Наибольшая листовая поверхность, тыс. м ² /га	Средняя продуктивность фотосинтеза, г/м ² в сутки	Средняя высота, см	Урожай	
					наземная масса, ц/га	зерно, ц/га
Удобрение	4	50,8	7,5	300	780	89,4
Удобрение + закаливание	3	41,2	8,9	278	844	100,5
Контроль	4	36,8	6,3	245	595	61,5

В работе Л. Г. Добрунова (1959) с мягкой и твердой пшеницей и кукурузой показано, что закаливание к засухе путем намачивания и подсушивания зерна, а также повышение жароустойчивости путем обработки гипотоническим раствором хлористого кальция (для пшениц) повышают урожай. Автор приходит к заключению о благоприятном действии предпосевого закаливания в сочетании с действием микроэлемента бора и о еще более благоприятном действии закаливания при внесении в рядки фосфорных удобрений. Особенно эффективным оказалось закаливание + удобрение для кукурузы (сорт Алма-Атинская 236). Интересно, что закаливание резко сказывалось на увеличении чистой продуктивности фотосинтеза, что хорошо можно видеть из данных табл. 37.

Добрунов следующим образом формулирует полученные результаты: «Предпосевная обработка, по П. А. Генкелю, при меньшей листовой поверхности привела к повышению продуктивности фотосинтеза и увеличению силосной массы и зерна, несмотря на уменьшенное число поливов (три вместо четырех)».

Повышенная интенсивность фотосинтеза у закаленных растений, особенно во время засухи или при сравнительно небольших

водных дефицитах, приводит к лучшему накоплению сухого вещества и большей интенсивности роста.

Биохимические и физиологические изменения влияют и на анатомо-морфологические признаки закаленных растений. По данным ряда авторов (Наугольных, 1936; Наугольных и Скороходова, 1937; Генкель и Марголина, 1954; Сарычева, 1960), закаленные растения имеют более ксероморфное строение, чем незакаленные. У них наблюдается большая сеть жилок, клетки эпидермиса и клетки устьиц более мелкие, число устьиц на единицу площади листа больше и сеть жилок значительно более густая (рис. 37). В то же

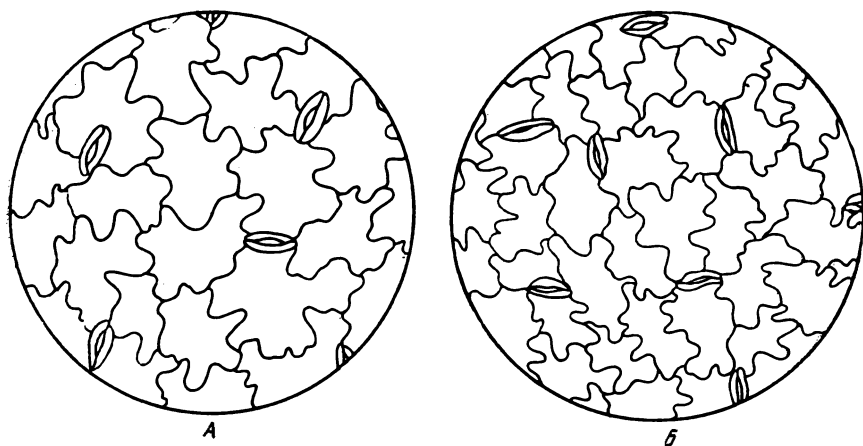


Рис. 37. Ксероморфизм листьев томатов. А — контрольное растение, Б — закаленное растение

время площадь листа у закаленных растений обычно больше, чем у незакаленных. В данном случае наблюдается несколько особый тип ксероморфизма, так как обычно с более ксероморфной структурой коррелирует уменьшение размеров листьев, т. е. ксероморфизм связан с некоторым угнетением ростовых процессов. У закаленных растений ксероморфизм возникает как новообразование, связанное со стимуляцией ростовых процессов, в частности со стимуляцией клеточных делений в меристематических клетках.

У закаленных растений в связи с большим накоплением нуклеиновых кислот происходит одновременно и более активный синтез белковых веществ, более интенсивное деление клеток и их быстрая дифференцировка, благодаря чему у них создается своеобразная ксероморфная структура, связанная не с уменьшением площади листа, а с ее увеличением.

Исследования В. П. Ногтева (1950, 1951, 1952, 1960) о физиологической роли ксероморфной структуры показали ее значение в отношении уменьшения напряжения, которое испытывают при обез-

воживании клетки меньшего объема. Повышенная эластичность протоплазмы и меньший объем клеток закаленных растений позволяют им легче выносить напряжение, возникающее при сжатии клеток в процессе обезвоживания.

Закаленные растения слабее повреждаются от действия засухи, так как, с одной стороны, они являются более засухоустойчивыми, чем обычные растения, с другой — во время засухи благодаря ряду имеющихся у них приспособлений находятся в несколько лучших условиях. Во время засухи, в вегетационном опыте, закаленные растения имеют большее содержание воды и меньший водный дефицит. В дальнейшем это подтвердилось в работе, проведенной в полевой обстановке во время сушея. В опытах В. И. Цветковой и И. Н. Ворониной (1960) показано, что закаленные растения по некоторым свойствам не проявляют различий во время засухи, но гораздо быстрее по сравнению с незакаленными оправляются и значительно легче восстанавливают физиологические функции в нормальных условиях, после перенесенной атмосферной засухи. Большая гидратация и вязкость коллоидов протоплазмы, более высокое содержание связанной воды и большая интенсивность обмена, несомненно, способствуют повышенной жароустойчивости закаленных растений. Высокая гидрофильность и эластичность протоплазмы, а также сохранение синтетических реакций на высоком уровне при обезвоживании обуславливают устойчивость закаленных растений к почвенной засухе. Все эти физиологические особенности дают возможность растению быстрее восстанавливать нормальную жизнедеятельность после перенесенной почвенной или атмосферной засухи.

Изложенные выше данные свидетельствуют о том, что предпосевное закаливание влияет не только на повышение засухоустойчивости, но и вызывает также некоторое стимулирование физиолого-биохимических процессов в растении (Генкель, Мягкова, Цветкова, 1958). Понять это явление можно, если проанализировать защитно-приспособительные ответные реакции растения на внешние воздействия. Всякая реакция протоплазмы организма является сложной и включает в себе как специфическую, так и неспецифическую часть. Наиболее важной для каждого конкретного случая является расшифровка специфического влияния защитно-приспособительной ответной реакции растения.

Разберем с этих позиций прием предпосевного закаливания к засухе. Основной специфической реакцией растения на перенесенное обезвоживание будет изменение коллоиднохимических свойств протоплазмы. Закаленные растения имеют большую гидрофильность коллоидов протоплазмы, отличаются повышенной гидрофильной вязкостью и эластичностью протоплазмы. Изменение степени дисперсности коллоидов протоплазмы, ее проницаемости, в смысле усиления десорбции электролитов, связанное с процессами старения, очевидно, можно считать неспецифическими защитно-приспособительными реакциями. Специфические реакции приводят к за-

метному повышению засухоустойчивости, а неспецифические — к общей интенсификации обмена, т. е. к явлениям стимуляции.

Известный болгарский ученый М. Попов считает интенсификацию обмена веществ и увеличение степени дисперсности коллоидов протоплазмы характерными особенностями общебиологического явления клеточной стимуляции (Pороff, 1931).

Стимуляционный эффект от предпосевного закаливания можно рассматривать как результат неспецифического повышения интенсивности обмена (рис. 38). Стимуляция у закаленных растений сказывается в направлении увеличения интенсивности роста всего растения, а также усиления мощности и изменения физиологии



Рис. 38. Стимулирующее действие предпосевного закаливания на растение томата. В левых сосудах — контрольные растения, в правых — закаленные растения

корневой системы. П. Илиев (1961), изучая влияние кратковременного действия (2 мин) высокой температуры (45°C) на семена ржи, установил возникновение адаптации к этим условиям. Второе воздействие растения переносяли много легче, чем первое. Критерием приобретенной адаптации служил характер роста в течение последующих дней.

Закаленные растения имеют большую общую и активную поглощающую поверхность корневой системы (табл. 38). Таким образом, поглощение минеральных веществ из почвы идет более интенсивно у закаленных растений как в нормальных условиях, так и после перенесенной засухи. Помимо физиологического изменения поглощающей способности корневых систем у закаленных растений наблюдается и увеличение числа зародышевых корней (Смирнова, 1938; Мартыанова, 1953); в среднем закаленные растения пшеницы имеют один дополнительный зародышевый корень по сравнению с контрольными.

В отдельных случаях наблюдалась и некоторая прибавка урожая у закаленных растений и при отсутствии засухи, что также можно объяснить явлениями стимуляции. Если увеличение ин-

Общая и активная поглощающая поверхности корней у закаленных и незакаленных растений томата сорт Эрлиана (в м²).
Фаза бутонизации (по Генкелю, Цветковой, 1960)

Варианты	До сушея		После сушея	
	общая поглощающая поверхность	активная поглощающая поверхность	общая поглощающая поверхность	активная поглощающая поверхность
Контрольные	6,32	2,98	5,93	3,64
Закаленные	9,46	5,22	7,23	3,85

тенсивности обмена можно рассматривать для закаленных растений как неспецифическую защитно-приспособительную реакцию на перенесенное ими в молодом возрасте обезвоживание, то специфической реакцией в отношении изменения обмена веществ будет со-



Рис. 39. Действие кратковременной почвенной засухи на контрольные и закаленные томаты. Слева — лишенные тургора контрольные растения, справа — тургоресцирующие закаленные растения

хранение более высокого уровня синтетических процессов у закаленных растений во время засухи. Закаленные растения легче переносят завядание, что хорошо видно из рис. 39, и, как правило, после перенесенного листового завядания содержат больше крахмала, чем незакаленные. Анализируя данные по коллоиднохимическим свойствам и интенсивности обмена, мы наталкиваемся на опреде-

ленное противоречие. Обычно с увеличением вязкости протоплазмы интенсивность физиологических процессов падает.

Рядом авторов отмечено, что у закаленных растений наблюдается повышение интенсивности обмена веществ несмотря на то, что гидрофильная вязкость протоплазмы у них всегда резко возрастает. Однако это противоречие можно понять, если принять во внимание энергетический уровень растения. Последний характеризуется наличием соединений, богатых энергией, т. е. соединений, содержащих макроэргические связи. Чем больше содержит растение веществ, имеющих макроэргические связи, тем на более высоком энергетическом уровне оно находится.

С нашей точки зрения, физиологически сравнивать растения друг с другом можно только в том случае, если их энергетические уровни достаточно близки. Например, мягкие и твердые пшеницы очень трудно сравнимы по признакам засухоустойчивости (Генкель, 1956), и это, очевидно, связано с тем, что их энергетический уровень неодинаков.

Рассмотрим закаленные растения с этих позиций. В работах Н. А. Гусева (1957, 1959) хорошо показано, что закаленные растения отличаются более высоким содержанием кислоторастворимого фосфора и большим содержанием нуклеопротеидов, что и приводит, по-видимому, к их значительной физиологической активности. Этим, очевидно, можно объяснить большую интенсивность физиологических и биохимических процессов при высокой гидрофильной вязкости протоплазмы у закаленных растений. Иными словами, величины гидрофильной вязкости протоплазмы соответствуют определенной интенсивности обмена лишь при одном и том же энергетическом уровне, который, в свою очередь, зависит от количества соединений, содержащих макроэргические связи. Богатство закаленных растений нуклеиновыми соединениями в какой-то мере объясняет и устойчивость растений к действию высокой температуры.

Очевидно, помимо непосредственного повышения устойчивости к высокой температуре комплексов белок — нуклеиновые кислоты здесь еще может иметь значение и роль нуклеиновых кислот, в частности рибонуклеиновой кислоты, в синтезе белковых веществ. Как отмечалось, засухоустойчивые растения отличаются сохранением более высокого уровня синтетических процессов во время засухи (Сисакян, 1940). Несомненно, растению особенно важно сохранить высокий уровень синтеза белков во время засухи. Показано влияние содержания белков и их качественного состава на засухоустойчивость растения (Генкель, 1936, 1946). Содержание белков, в частности альбуминов, резко падает у пшеницы в критический период развития. Несколько больше содержание белков в листьях характерно для закаленных растений. Очевидно, высокое содержание нуклеиновых кислот, и в частности РНК, способствует синтезу белков и этим увеличивает устойчивость закаленных растений к засухе. Таким образом, перенесенное в молодом возрасте

обезвоживание вызывает у закаленных растений многообразные приспособления, приводящие к очень глубоким изменениям в жизнедеятельности растения.

Повышенный энергетический уровень и является причиной большей интенсификации биохимических и физиологических процессов, происходящих у закаленных растений. Этим же объясняется, почему при высокой гидрофильной вязкости протоплазмы интенсивность физиологических процессов у закаленных растений значительно выше. Таким образом, физиологические свойства, характеризующие повышенную засухоустойчивость (вязкость, эластичность протоплазмы и др.), могут давать надежные сравнительные результаты только при условии сравнения растений с близкими энергетическими уровнями. Все изложенное выше подчеркивает тесную связь между коллоиднохимическими свойствами протоплазмы и биохимическими процессами, протекающими в ней.

В разделе по жароустойчивости растений показано, что пурины и пиримидины оказывают стимулирующее действие на синтез нуклеиновых кислот в растениях, а также играют значительную роль по отношению к РНК, подавляя активность рибонуклеазы, которая обычно повышается под действием водного дефицита и сравнительно высоких температур (Сатарова и Творус, 1964; Сатарова и Чернявская, 1964). При этом происходит усиление синтеза белка. О повышении синтеза белка авторы судили по включению меченого азота N^{15} в белки. Сравнение растений кукурузы, получивших обработку аденином, с предпосевнозакаленными растениями, после перенесенной ими атмосферной засухи, показало очень близкие результаты как по синтезу белка, так и по урожаю.

Разбирая вопрос о засухоустойчивости закаленных растений, следует остановиться и на их способности выносить перегрев. В работе И. Н. Андреевой и Е. Б. Курковой (1964) показано, что под влиянием высоких температур происходит разобщение фосфорилирования и окисления в митохондриях, выделенных из листьев кукурузы как у контрольных, так и закаленных растений. Однако через три дня после прекращения влияния атмосферной засухи окислительная активность закаленных растений приближается к исходному состоянию, тогда как у незакаленных окисление остается почти таким же, как и непосредственно после сушея. Дальнейшие опыты с митохондриями, выделенными из корешков трехдневных проростков кукурузы, показали, что закаленные растения при $40^{\circ}C$ сохраняли способность к фосфорилированию (отношение Р/О составляло 0,77), а у незакаленных при той же температуре происходило полное разобщение фосфорилирования и окисления. Кроме того, закаленные растения по сравнению с контрольными имели меньшую АТФ-азную активность, а наблюдения в электронном микроскопе показали, что митохондрии у них меньше набухали.

Закаленные растения способны передавать повышенную засухоустойчивость последующим поколениям. Так, например, зака-

ленный подсолнечник сохранял ряд свойств, обуславливающих высокую засухоустойчивость до четвертого поколения (Генкель и Марголица, 1954).

Закаленные томаты сохраняли высокую засухоустойчивость в течение двух поколений (Генкель и Пронина, 1963). Повторное закаливание усиливало их засухоустойчивость.



Такие свойства закаленных томатов, как способность выносить обезвоживание и перегрев, более высокая интенсивность хода физиологических процессов, сохранялись очень хорошо в течение двух поколений и несколько ослабевали в третьем, хотя по своей урожайности, после перенесенной атмосферной засухи, они оставались практически на том же уровне, что и закаленные в данном году растения (табл. 39 и рис. 40 и 41). Очевидно, передача свойства повышенной засухоустойчивости следующим поколениям носит характер длительной модификации. Имеются наблюдения о некотором повышении засухоустойчивости и урожайности сахарной свеклы в последующие годы после ее выращивания в засушливых условиях (Орловский, 1952—1960).

Рис. 40. Действие двукратной почвенной засухи на растения томата сорт Эрлиана. Слева — контрольное растение, справа — закаленное растение

Б. И. Щербakov в ряде работ (1959, 1961, 1962, 1963) отмечал

Таблица 39

Урожай закаленных томатов сорта Эрлиана (по Генкелю и Пронинной, 1963)

Группа растений	Без суховея	Суховея в фазу цветения	Двукратный суховея (фаза бутонизация и цветения)
Контроль	810,0	428,0	352,0
Закалка 1961 г.	980,2	674,0	659,6
Закалка 1960 г.	960,2	617,5	611,2
Закалка 1960 г. (повторно закаленные)	977,6	635,5	636,5
Закалка 1959 г.	905,4	553,2	587,5
Закалка 1959 г. (повторно закаленные)	991,2	693,5	661,5

изменения, происходящие у однолетних растений (пшеница, кукуруза): при их многолетнем репродуцировании в условиях пустыни наблюдалось увеличение скороспелости. Последнее автор объясняет увеличением физиологической активности на ранних фазах развития и быстрым ее снижении на последующих фазах.

До настоящего времени не было правильно поставленной селекции на засухоустойчивость. Для селекции использовались материалы, в отношении которого на основании многолетней культуры в засушливых условиях сложилось мнение о его высокой засухоустойчивости.



Рис. 41. Действие двукратного искусственного сухоя в контрольные и закаленные томаты сорт Эрлиана. Два сосуда слева — контрольные растения, два сосуда справа — закаленные растения

Мы считаем, однако, что можно с большим успехом проводить отбор засухоустойчивых форм. Для этого следует применять прямые лабораторные методы оценки засухоустойчивости как свойства растения выносить перегрев и обезвоживание. Кроме того, такой отбор даст еще лучшие результаты, если он будет проводиться на фоне предпосевного закаливания, т. е. из закаленных растений, имеющих повышенную засухоустойчивость.

Закаливание дает возможность использовать наибольший диапазон засухоустойчивости данной популяции или сорта. Очень перспективным может оказаться закаливание гибридного материала. Отличаясь высокой пластичностью, закаленный гибридный материал может дать весьма интересные формы по засухоустойчивости. Несомненно, что одной из ближайших задач практического использования метода предпосевного закаливания является при-

менение его для селекционных целей. Очевидно, для разных культур и сортов значение его будет неодинаково. Уже сейчас можно отметить, что передача признаков высокой засухоустойчивости закаленных растений у пшеницы происходит значительно слабее, чем у подсолнечника. В направлении использования закаливания для целей селекции намечаются заманчивые перспективы для совместной работы физиологов растений и селекционеров.

Так, А. Адамович (1965) использовал метод предпосевного закаливания для выведения засухоустойчивой и одновременно высокоурожайной формы пшеницы. Для этой цели он закалял семена пшеницы до четырех раз и отбирал наилучшие формы. В результате из неустойчивого сорта Вашингтон был выведен засухоустойчивый и урожайный сорт под названием «Новый» (этот сорт еще не может считаться полноправным сортом, так как не прошел сортоиспытания). Помимо метода предпосевного закаливания растений против засухи, при котором повышается устойчивость ко всему комплексу засухи, т. е. способность растения выносить перегрев (жароустойчивость) и переносить обезвоживание (завядание), нами (Генкель и Цветкова, 1955) был предложен и специальный метод повышения жароустойчивости. Для указанной цели было использовано свойство солей кальция повышать гидрофильную вязкость протоплазмы, а таким образом и жароустойчивость. Сухие семена проса и других культур погружались в гипертонический раствор хлористого кальция $1/49$ М на 24 ч, после чего семена слегка подсушивались и высевались. Опыты с просом и пшеницей проводились в полевой обстановке, а с томатами — в вегетационном домике. Предположение о значительном повышении вязкости протоплазмы и жароустойчивости опытных растений получило экспериментальное подтверждение. Так, например, вязкость протоплазмы в клетках проса составляла в контроле 60 мин, а в опыте 80 мин. Одновременно температурный порог коагуляции был 57°C в контроле и 59°C в опыте. Полученный урожай выражался в 13,1 ц/га в контроле и 17,2 ц/га в опыте.

Влияние хлористого кальция сказалось не только на способности растения выносить перегрев, но переносить обезвоживание, хотя несколько в более слабой степени, чем при предпосевном закаливании. Хлористый кальций влияет на рост и развитие корневой системы: значительно увеличивается число корней, их объем, а также общая и активная поглощающая поверхность (табл. 40).

М. Я. Школьник и его сотрудники изучали влияние микроэлементов на повышение засухоустойчивости (Школьник и Макарова, 1954, 1958; Школьник и Боженко, 1960; Школьник Боженко и Маевская, 1960; Новицкая, 1958). Заменяя воду во время замачивания семян при предпосевном закаливании против засухи раствором, содержащим микроэлементы, авторы в ряде опытов получили хорошие результаты. Однако, по нашим материалам, в годы с холодным летом замачивание семян в растворе бора может оказывать и отрицательное влияние.

Число корней, объем и поглощающая поверхность корней у контрольных и опытных растений
(по Генкелю, Мягковой и Цветковой, 1958)

Растение	Просо		Пшеница	
	контроль	CaCl ₂	контроль	CaCl ₂
Число корней, %	19	30	12	16
Объем корней одного растения, см ³ . . .	100	158	100	135
Общая поглощающая поверхность, м ² . .	2,7	4,9	0,23	0,57
	5,3	11,2	0,28	0,62

В. С. Бадалян (1960) замачивал семена пшеницы в суперфосфате разной концентрации с добавлением борной кислоты 0,1%. При этом он отмечал изменение ряда физиологических признаков и возрастание степени ксероморфизма листьев. Оказалось, что обработанные подобным образом растения дали примерно тот же урожай, что и закаленные. Аналогичные результаты были получены и в опытах с сахарной свеклой. Автор не останавливается на анализе причин наблюдавшегося им повышения засухоустойчивости и, в частности, на работах М. Я. Школьника (1940, 1950), Н. Е. Натансон (1952), показавших изменения коллоидно-химических и биохимических свойств растения под влиянием микроэлементов, повышающих их засухоустойчивость. Весьма вероятно, что и суперфосфат мог несколько улучшить нуклеиновый обмен растений, что имеет большое значение в физиологии закаленных растений. Во всяком случае этот вопрос нуждается в дальнейшем, более глубоком физиологическом анализе.

Все перечисленные физиологические изменения у закаленных растений вызывают усиление ростовых процессов, приводящих к значительному повышению урожая в условиях засухи. При отсутствии засухи предпосевнозакаленные растения иногда дают некоторую прибавку урожая, очевидно, за счет стимуляционного эффекта, а также за счет уменьшения водных дефицитов, которые в жаркие летние дни могут иметь место и без засухи.

При очень сильных и продолжительных засухах закаленные растения хотя и дают высокую прибавку урожая в процентном отношении, тем не менее эта прибавка не имеет большого практического значения. Предпосевное закаливание приобретает практическое значение при умеренной или средней засухе, когда прибавки урожая имеют наибольшую реальную значимость.

Проверка метода предпосевного закаливания неоднократно проводилась в производственных условиях на сравнительно больших площадях. В настоящее время предпосевное закаливание к засухе проверялось и дало положительные результаты на следующих культурах: мягкая, твердая и озимая пшеница, овес, ячмень,

просо, кукуруза, подсолнечник, чина, горох, гречиха, томаты, морковь, люцерна синяя, клевер, эспарцет.

Полевые опыты, проведенные в разных районах страны (Западная Сибирь, Киргизия, Казахстан, Ставропольский край, Куйбышевская, Волгоградская, Пермская, Челябинская, Свердловская, Воронежская, Тамбовская области), показали, что предпосевно-каленные пшеницы приносят в засушливых условиях урожаи, превышающий контроль на 15—30%. Получены хорошие результаты при закаливании яровых пшениц в Казахстане (Гладышева, 1950; Гладышева и Полимбетова, 1960).

Опыты по закаливанию семян озимой пшеницы (сорт Степная 135) проводились К. Л. Мартяновой (1953) в Каменной степи (Воронежская область). Закаливание семян привело к прибавке урожая на 2 ц/га. Большие опыты с той же культурой были проведены в течение трех лет (1951—1953) в Болгарии С. Т. Ваклиновой (1954). Автор наблюдала значительное повышение урожая — на 11—16%; в двух опытах прибавка урожая составляла 26 и 30%. Особенно хорошие результаты дала подсушка зерна в сушилках.

Закаленные растения дают прибавку урожая не только при низком, но и при высоком уровне урожая в контроле. Это свидетельствует, что прием закаливания оказывается эффективным и в условиях использования современной агротехники при небольших водных дефицитах, испытываемых растением. В то же время в годы с очень сильной засухой, когда урожай контроля резко падает, закаленные растения приносят хотя и пониженный, но все же лучший урожай. Так, в опыте А. А. Иванова (1954), проведенном в Удмуртской АССР, урожай контрольных семян ячменя Винер в очень засушливый год на площади 13 га был равен 3 ц/га, а опытных на площади 5 га — 8 ц/га.

Л. Г. Добрунов с сотрудниками (1957) в условиях Казахстана получил прибавку урожая около 2 ц/га для мягких пшениц и несколько более 1 ц/га для твердых. П. Д. Углов (1963) проверял на деляночных площадях в Целинном крае засухоустойчивость пшеницы Лютесценс 758 и получил положительные результаты. Наблюдалось значительное повышение урожая у ячменя (от 3 до 10 ц/га); особенно эффективным оказался этот метод при весенней засухе (Мартянова, 1957, 1960).

Метод закаливания приводит к повышению урожайности кукурузы (Демина, 1955; Гринфельд, 1960; Зубенко, 1959). Например, в условиях Дагестана сорт кукурузы Миннесота экстра 13 дал увеличение урожая (в среднем за три года) на 21% больше, чем незакаленные растения (Демина, 1955). В связи с тем, что в условиях Дагестана бывают частые нехватки воды, можно использовать закаливание для культуры кукурузы на уменьшенном числе поливов. В одном из производственных опытов контроль на двух поливах дал урожай в 16 ц/га, а закаленные растения на одном поливе — 18 ц/га. Эти данные свидетельствуют об эффективности метода применительно к кукурузе в засушливых условиях.

Одним из наиболее отзывчивых на предпосевное закаливание растений является подсолнечник. Он легко приспосабливается к перенесению обезвоживания и перегрева. В одном из опытов в Каменной степи урожай подсолнечника сорта Ждановский 8281 составлял в контроле 13,5 ц/га; посев закаленными семенами дал 16 ц/га, а третье поколение (закаленное три года назад) — 20 ц/га; урожай сорта Саратовской 169: контроль — 12,5 ц/га, посев закаленными семенами — 13,2 ц/га, третье поколение — 15,5 ц/га; в четвертом поколении наблюдалось небольшое падение урожая — до 14,2 ц/га, но все же урожай превышал не только контроль, но и вариант с посевом семян, закаленных в данном году. Особенно хорошие результаты получены с местным сортом. Так, в очень засушливый год урожай в контроле составлял 13 ц/га, а урожай посева закаленными семенами, при одном вегетационном поливе, — 26 ц/га.

Предпосевное закаливание семян томатов оказалось весьма эффективным, но неодинаковым для разных сортов (Демина и Погосов, 1955; Мартыянова, Губанова, Журихин, 1961). Закаленные к засухе растения приносят в условиях кратковременных и периодически действующих засух урожай на 150—200% выше, чем незакаленные (Демина и Погосов, 1955; опыт проводился на фоне четырех поливов вместо принятых в производстве 8—10). Повышение урожая происходит за счет увеличения урожайности одного куста (Краснодарец: контроль — 471 г, опыт — 966 г; Маяк: контроль — 723 г, опыт — 1100 г). Кроме того, предпосевное закаливание к засухе, как показали анализы выжатого сока томатов, изменяет и химический состав плодов, улучшает их вкус.

Предпосевное закаливание к засухе оказалось эффективным для ряда культур: махорки и табака (Кузьменко, 1938, 1939, 1940; Середенко, 1939, 1941), эфиромасличных растений (Чуваев и Осипов, 1938), сахарной свеклы (Исип, 1936, 1938, 1939), гречихи (А. Иванов, 1954), картофеля (Колотова и Володин, 1941).

Однако далеко не все растения способны закаливаться против засухи. Закаливаются только такие, которые в своем онтогенезе часто или иногда испытывают некоторый недостаток воды. Растения типа гигрофитов не имеют больших водных дефицитов и неспособны закаливаться. К таким же растениям относятся и растения, близкие к типу гемиксерофитов, которые бесперебойно снабжаются водой благодаря глубоко идущей в почву корневой системе. Например, закаливание люцерны серповидной всегда приводит к снижению урожая примерно на 20% (Ипекджиян, 1951). Довольно пеструю картину дают и сорта кукурузы. Одни из них реагируют положительно, другие же не реагируют совсем. Растения типа кукурузы хорошо выносят перегрев, но значительно слабее выносят обезвоживание. Кроме того, Н. И. Володарский и Л. В. Зиневич (1960) показали, что кукуруза мало чувствительна к обезвоживанию в первые фазы развития и хорошо переносит в это время, в отличие от пшеницы, умеренную засуху. Очевидно,

этой причиной и объясняются отрицательные результаты, полученные с сорго (Evenari, 1964).

Многочисленные исследования, посвященные вопросу закаливания растений против засухи, свидетельствуют, что способ повышения устойчивости к засухе — «предпосевное закаливание» — является также способом значительного повышения продуктивности растений в засушливых условиях и может быть применен как в условиях неорошаемого, так и орошаемого земледелия. В условиях орошаемого земледелия увеличение урожайности может происходить за счет повышенной жароустойчивости закаленных растений. Метод предпосевого закаливания может быть использован в различных направлениях, в первую очередь для более глубокого познания физиологии засухоустойчивости растений при диагностировании сортов какого-либо вида культурного растения и как показатель диапазона засухоустойчивости изучаемого сорта. Он может также использоваться в качестве агротехнического приема повышения засухоустойчивости и урожайности ряда культурных растений в засушливых условиях. Наконец, как уже было отмечено, он может быть применен в селекции при выведении новых засухоустойчивых сортов.

* *
*

Подводя краткие итоги современному состоянию проблемы засухоустойчивости, можно отметить следующее. Свойство засухоустойчивости возникает в онтогенезе, на основе всего предшествовавшего филогенеза, как приспособление растения к засушливым условиям. Высокой степенью приспособляемости к засухе отличаются ксерофиты, причем у различных экологических групп адаптация идет в разных направлениях. Меньшей адаптационной способностью обладают ксерофитоиды и еще меньшей — мезофиты. Псевдоксерофиты благодаря быстрому ритму роста и развития как бы уходят от засухи и большинство из них являются мало засухоустойчивыми растениями.

В настоящее время вырисовываются контуры тех физиолого-биохимических особенностей, которые лежат в основе защитно-приспособительных реакций, способствующих перенесению растением засухи. Влияние засухи (перегрева и обезвоживания) вызывает сложную ответную реакцию растения (фаза реакции); после перенесенной засухи проходит фаза реституции (восстановления). У очень засухоустойчивых форм обе фазы могут протекать одновременно. Под действием засухи может возникать глубокая физиологическая перестройка растения, при которой происходит не только частичное восстановление нарушенных функций, но появляются и новообразования. Примером этому могут служить закаленные перед посевом растения, у которых происходит сдвиг энергетического уровня, возрастает интенсивность ряда процессов,

изменяются коллоиднохимические свойства протоплазмы и возникает своеобразная ксероморфная структура, связанная с усилением ростовых процессов и увеличением размеров площади листьев.

Реакция растений на комплекс засухи (перегрев и обезвоживание) имеет сложный характер. Основу ее составляет специфический ответ растений на данное воздействие, однако одновременно возникает и неспецифическая реакция на раздражение. Этот двойной характер ответной реакции на раздражение является общей закономерностью. На примере предпосевного закаливания можно отметить усиление свойств, связанных с повышением засухоустойчивости (специфическая реакция), и заметную стимуляцию ряда физиологических процессов (неспецифическая реакция).

Наибольшее значение в засухоустойчивости растений имеют особенности организации протоплазмы и характер обмена веществ.

Под влиянием обезвоживания и перегрева возникают нарушения субмикроскопической структуры протоплазмы и тесно с ними связанного обмена веществ. При сильном перегреве происходит распад белков до аминокислот и аммиака, который отравляет растение. В это время идет гидролиз и других соединений, например полисахаридов. Преобладание гидролитических реакций над синтетическими происходит не только при перегреве, но и при обезвоживании. Это наиболее общая реакция растения на комплекс засухи.

Засухоустойчивые растения (ксерофиты, засухоустойчивые сорта, закаленные против засухи растения) сохраняют свои синтетические реакции на более высоком уровне по сравнению с незасухоустойчивыми.

Под влиянием обезвоживания происходит резкое возрастание вязкости протоплазмы и нарушение согласованности работы ферментов, в частности нарушаются процессы фосфорилирования, что приводит к подавлению аккумуляции и трансформации энергии. Весьма вероятно, что повреждение и гибель растений под влиянием перегрева и обезвоживания происходят от разных причин в зависимости от внезапности и интенсивности воздействия, а также и от той фазы развития, на которой находится растение во время засухи.

При быстром обезвоживании, по-видимому, может иметь место повреждение плазмы от механических обрывов при циторризе клеток. Чем выше эластичность протоплазмы, тем менее чувствительны растения к циторризу.

В случае более медленно идущего обезвоживания происходят нарушения в аккумуляции и переносе энергии, приводящие в конечном итоге к гибели растения.

Жароустойчивые растения при воздействии повышенных температур сохраняют усиленный синтез белков и у них интенсивно протекают процессы репарации. Этому способствует их богатство нуклеиновыми кислотами, важными для синтеза белков, а также высокая продуктивность дыхания. У одних жароустойчивых расте-

ний дыхание может быть мало интенсивным, а у других — высоким; важно, однако, чтобы оно было продуктивным при воздействии высоких температур. Для менее жароустойчивых растений большое значение имеет связывание аммиака и других токсических продуктов обмена. Большую роль в устойчивости растений к высоким температурам играют коллоиднохимические свойства протоплазмы. Высокая гидрофильная вязкость и степень гидратации коллоидов, увеличение количества связанной воды являются немаловажными факторами жароустойчивости. Весьма вероятно, что повреждение и гибель растений от высоких температур происходят неодинаково в зависимости от быстроты и интенсивности их воздействия.

При медленном повышении температуры происходит отравление растения аммиаком, а при быстром нарастании температур может наступить нарушение субмикроскопической структуры клетки, которая и приводит к коагуляции протоплазмы. Защитными реакциями против действия высокой температуры у менее устойчивых растений являются повышение дыхания, увеличение количества органических кислот, связывающих аммиак, а также повышение гидрофильной вязкости протоплазмы, а у более устойчивых это будет связано с сохранением синтеза белков на достаточно высоком уровне.

Приспособление (закаливание) растений в процессе вегетации идет не непрерывно, а резко снижается в период образования генеративных органов (критические периоды). Во время критического периода все физиолого-биохимические свойства изменяются в сторону снижения сопротивления действию почвенной и атмосферной засухи. Особенную чувствительность к действию засухи проявляют генеративные органы, и в частности андроцей, который значительно более чувствителен по сравнению с гинецеом. В результате нарушаются процессы опыления и оплодотворения, что ведет к образованию череззерницы и пустоколосицы.

Таким образом, без учета индивидуального развития нельзя оценить засухоустойчивость растения.

На основании имеющихся теоретических представлений о засухоустойчивости разработан ряд прямых лабораторных и лабораторно-аналитических методов диагностики засухоустойчивости, а также созданы методы повышения засухоустойчивости. Повышение засухоустойчивости растений может быть достигнуто путем действия элементами корневого питания (включая микроэлементы), а также за счет улучшения агротехники. Очень эффективным является метод предпосевного закаливания против засухи. При последнем способе достигается не только адаптация растения к почвенной и атмосферной засухе в процессе индивидуального развития растения, но она сохраняется и в нескольких последующих поколениях в виде длительной модификации. Эти данные намечают пути по созданию одновременно высокоурожайных и засухоустойчивых форм растений.

Дальнейшее изучение засухоустойчивости должно идти по пути углубленного исследования физиолого-биохимических процессов в их связи с коллоиднохимическими свойствами и субмикроскопической организацией протоплазмы, а в области практического приложения — по пути усовершенствования способов диагностики и повышению засухоустойчивости различных сельскохозяйственных растений и их сортов для более полного и лучшего освоения засушливых областей и районов.

ЛИТЕРАТУРА

- Адамович А. Физиол. раст., 1965, 1, 1. Александров В. Г. Вестн. Тифл. бот. сада, 1922, сер. 2, 1. Алексеев А. М. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1937, 97, 5—6; 1942, 102; Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань, 1948; Пробл. бот., 1950, 1. Алексеев А. М. и Горелова З. П. ДАН СССР, 1949, 67, 1. Алексеев А. М. и Гусев Н. А. Уч. зап. Казанск. ун-та, 1935, 95, 7; Влияние минерального питания на водный режим растений. М., Изд-во АН СССР, 1957. Альтергот В. Ф. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Альтергот В. Ф., Шатилов Ф. В. и Хунцаридзе Г. Н. ДАН СССР, 1939, 25, 5. Андреева И. Н. Сб. «Роль минеральных элементов в обмене веществ и продуктивности растений». М., «Наука», 1964. Андреева И. Н., Куркова Е. Б. Сб. «Аннотации докл. II Укр. республ. конф. по физиол. и биохимии раст.». Киев, 1964; Сб. «Биол. основы повышения качества семян с.-х. раст.». М., «Наука», 1964а; Физиол. раст., 1965, 12, 4. Анников В. В. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960; Уч. зап. ЛГПИ, каф. бот., 1963, 249. Арланд А. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Бадалян В. С. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Бородулина Ф. З. и Кудрявцева Н. В. Тезисы докл. выездной сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Броунов П. И. О зависимости урожаев хлебов от солнечных пятен и метеорологических факторов. СПб., 1899; Полевые культуры и погода. СПб., 1912; Изв. Гос. ин-та опыт. агрономии, 1925, 3, 5—6. Ваклинова С. Т. Списание на н.-и. ин-ти при М-во на землед., 2. София, 1954. Вартапетьян Б. Б. Физиол. раст., 1960, 7, 7; Природа, 1963, 1. Василевская В. К. Уч. зап. ЛГУ, сер. биол., 1940, 14; Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954; Водный режим и засухоустойчивость растений. Кишинев, 1964. Васильев И. М. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929, 22, 1; 1931, 25 и 27. Васильева Н. Г. Физиол. раст., 1955, 2, 3. Васильева Н. Г., Буркина З. С. Физиол. раст., 1960, 7, 4. Васильева И. М. и Старцева А. В. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Волкова Е. Н. Автореф. канд. дисс. М., 1956; Тр. Ин-та бот. АН Туркм. ССР, 4. Ашхабад, 1958; Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, 1960, 79, 2. Володарский Н. И., Зиневич Л. В. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Генкель П. А. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1935, 9, 9—10; 1936, 2, 3; Тр. Моск. дома ученых, 1937, 1; Тезисы докт. дисс. Пермь, 1939; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; Бот. ж., 1949, 34, 5; ДАН СССР, 1952, 86, 5; Засухоустойчивость растений и способы ее повышения. М., «Знание», 1954; Сб. «Вопр. бот.», 2. М., Изд-во АН СССР, 1954а; Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения (методические указания). М., Изд-во АН СССР, 1956; Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Генкель П. А. и Баданова К. А. Сб. «Водный режим растений в засушливых районах СССР». М., Изд-во АН СССР, 1961. Генкель П. А. и Барская Е. И. Бот. ж., 1962, 47, 6. Генкель П. А. и Колотова С. С. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1934, 9, 1—3. Генкель П. А. и Крапивина А. Т. Сб. «Памяти акад. Н. А. Максимова». М., Изд-во АН СССР, 1957. Генкель П. А. и Любимова В. Ф. Уч. зап. Моск. обл. пед. ин-та, фак. естествозн., 1947, 10, 3. Генкель П. А. и Марголина К. П. Бот. ж., 1948, 33, 1; ДАН СССР, 1949, 66, 5; 1951, 76, 4, 1952, 86, 4; Физиол. раст., 1954, 1, 1. Генкель П. А.,

Мартыанова К. Л., Зубова Л. С. Физиол. раст., 1964, 11, 3. Генкель П. А., Мягкова А. Н. и Цветкова И. В. Сб. «В память на Методий Попов». София, 1958. Генкель П. А. и Никитин П. С. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1935, 9, 9—10. Генкель П. А. и Новоселова А. Н. Физиол. раст., 1955, 2, 3. Генкель П. А., Пролетарский К. В., Калмыков К. Ф. и Кобылин А. А. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1935, 9, 9—10. Генкель П. А. и Пронина Н. Д. Сб. «Генетика сельскому хозяйству». М., Изд-во АН СССР, 1963; Физиол. раст., 1964, 11, 4. Генкель П. А. Цветкова И. В. ДАН СССР, 1955, 74, 6; Физиол. раст., 1960, 7, 5. Гладышева О. М. Вестн. АН. Каз. ССР, 1950, 12(69). Гладышева О. М. и Полимбетова Ф. А. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Глумов Г. А. и Кобылин А. А. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1936, 10, 8. Григорьев Ю. С. Сравнительное экологическое исследование ксерофиллизации высших растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1955. Гринфельд Э. Г. Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Гринфельд Э. Г., Титова Л. Н., Коржина А. Н. Сельск. хоз-во Сев. Кавказа, 1959, 4. Гроссгейм А. А. Пробл. бот., 1950, 1. Гусев Н. А. Сб. «Биол. основы орошаемого землед.». М., Изд-во АН СССР, 1957; Некоторые закономерности водного режима растений. М., Изд-во АН СССР, 1959; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Гусейнов Б. З. и Гусейнов С. Г. Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Даева О. В. Тр. Бот. сада АН СССР, 2, М., Изд-во АН СССР, 1951. Дарвин Ч. Перекрестное опыление и самоопыление. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Демиденко Т. Т. и Баринарова П. П. Изв. АН СССР, 1937, 2. Дёмина О. К. Физиол. раст., 1954, 1, 1; Автореф. канд. дисс. М., 1955. Дёмина О. К. и Погосов П. Физиол. раст., 1955, 2, 5. Добрунов Л. Г. Сб. «Пробл. фотосинтеза». М., Изд-во АН СССР, 1955. Добрунов Л. Г., Гладышева О. М., Старкова А. В., Полимбетова Ф. А. Физиол. раст., 1957, 4, 2. Докучаев В. В. Наши степи прежде и теперь. СПб., 1892. Думанский А. В. Учение о коллоидах, изд. 3. М., Госхимиздат, 1948. Еремеев Г. Н. ДАН СССР, 1938, 18, 3; Изв. Гос. Никитск. бот. сада, 1939, 21, 2; Докл. ВАСХНИЛ, 1948, 10; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Ерыгин П. С. Физиологические основы срошения риса. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960. Жолкевич В. Н. ДАН СССР, 1954, 96, 3; Физиол. раст., 1955, 2, 2; Сб. «Биол. основы орошаемого землед.». М., Изд-во АН СССР, 1957; ДАН СССР, 1958, 121, 6; Сб. «Водный режим растений в засушливых районах СССР». М., Изд-во АН СССР, 1961. Жолкевич В. Н. и Корецкая Т. Ф. Физиол. раст., 1959, 6, 6; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Заблуда Г. В. Засухоустойчивость хлебных злаков в разные фазы их развития. Свердловск, 1948. Заленский В. Р. Изв. Саратовск. с.-х. ин-та, 1923, 1, 1; Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1904, 4, 1. Зубенко В. Х. Физиол. раст., 1959, 6, 3. Иванов А. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954. Иванов Л. А. «Тимирязевские чтения», 5. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946. Иванов В. П. Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Иванов П. К. Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 21—22. Измаильский А. А. Как высохла наша степь. Полтава, 1893. Илиев П. Изв. на Ин-та по биол. при Българската Академия на науките, 11. София, 1961. Ипекджиян В. М. Автореф. канд. дисс. М., 1951. Исип И. Н. Колхозн. огородничество, 1936, 10; Селекция и семеноводство, 1938, 7; Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 9. Калмыков К. Ф. Уч. зап. Пермск. ун-та, 1936, 2, 4; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Каминский А. А. Тр. Главн. геофиз. обсерв., 1934, 1, 2. Келлер Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Очерки экологические и фитосоциологические. 2. Низшие растения на зональных почвах и столбчатых солонцах полупустыни. Воронеж, 1926. Кобылин А. А. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1937, 10, 9—10. Кокина С. И. Сб. «Проблемы растениеводческого освоения пустынь», 1935, 4. Кокина С. И. и Попова З. Т. Бот. ж. СССР, 1940, 25, 6. Колкунов В. В. Изв. Киевск. политехн. ин-та, 1905, 5, 4; 1907, 7, 1; Научно-агроном. ж., 1926, 9. Коломиец И. А. Тр. Лаб. физиол. и биохимии раст., 1. М., Изд-во АН СССР, 1934. Колотова С. С. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1936, 9, 8. Колото-

ва С. С. и Володин А. П. Изв. Биол. н.-и. ин-та при Молотовск. ун-те, 1941, 12, 1. Колосов И. И. Сов. агрономия, 1939, 12. Колпиков Д. И. Сб. «Памяти акад. Н. А. Максимова». М., Изд-во АН СССР, 1957. Конарев В. Г. Нуклеиновые кислоты и морфогенез растений. М., «Высшая школа», 1959. Константинов П. Н. Научно-агроном. ж., 1923, 7—8. Коровин Е. П. Тр. Средне-Азиатск. ун-та, сер. 8, 1935, 24. Костычев П. А. О борьбе с засухами в черноземной области посредством обработки полей и накопления на них снега. СПб., 1893. Красовская И. В. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1925, 15, 5; 1937, 3, 8; Пробл. бот., 1955, 2. Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. М., 1940. Кружинин А. С. Корневая система яровой пшеницы при орошении в Заволжье. М., 1936; Физиология орошаемых полевых культур. М., Сельхозгиз, 1944; Биологические особенности орошаемых культур. М., Сельхозгиз, 1954. Кузин И. С. Бюл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1958, вып. 4. Кузьменко А. А. Журн. Биоботанического цикла, 1938, 7—8; Хата-лаборатория, 1938, 2; Табак, 1939, 6; Нове в керувани рослинно. Киев, 1939а; Тр. Киевск. с.-х. ин-та, 1940, 3. Кузьмин С. П. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1929—1930, 23, 2. Культиясов М. В. Сб. «Материалы по истории флоры и растительности СССР», 2. М., Изд-во АН СССР, 1946; Сб. «Материалы по четвертичному периоду», 3. М., Изд-во АН СССР, 1952. Кучумов П. В. Сб. «Харьковск. гос. селекц. станц.». Харьков, 1947. Кушниренко М. Д. Сб. «Достижения по садоводству». М., 1957; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960. Кушниренко М. Д. и Денисов В. Ф. Бюл. Центр. генет. лаб. им. И. В. Мичурина, 1957, 3. Кушниренко М. Д. и Штин Е. Т. Физиол. раст., 1958, 5, 1. Липаева Л. И. Изв. АН Казах. ССР, сер. освоения пустынь, 1951, 2; Бюл. МОИП, 1952, 7, 4; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954. Литвинов Л. С. Сб. «Результаты работ агрохимического отдела Пермск. с.-х. опытн. станции», 1928; Бот. ж. СССР, 1932, 17, 2; Семеноводство, 1933, 6; О почвенной засухе и устойчивости к ней растений. Львов, 1951. Лобов М. Ф. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 4. М., Изд-во АН СССР, 1945. Львов С. Д. и Фихтенгольд С. С. Тр. Бот. ин-та АН СССР. Эксперим. бот., 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936. Любинский Г. Н. Тр. Северо-Кавказск. ассоц. н.-и. ин-тов, 1929, 53, 9. Максимов Н. А. Журн. русск. бот. об-ва, 1916; Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л., 1926; Соц. зернов. хоз-во, 1935, 1; Усп. совр. биол., 1939, 11, 1; «Тимирязевские чтения», 4. М., Изд-во АН СССР, 1944; Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, т. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1952. Максимов Н. А. и Александров В. Г. Работы физиол. лаб. Тифлисс. бот. сада, 1917, 1. Максимов Н. А. и Васильева Н. Г. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 4, 2. М., Изд-во АН СССР, 1948. Максимов Н. А. и Можаяева Л. В. ДАН СССР, 1944, 42, 5, 6—9. Максимов Н. А. и Сойкина Г. С. Уч. зап. Саратовск. ун-та, 1939, 15, 1. Сб. «Академия наук СССР В. Л. Комарову». М., Изд-во АН СССР, 1940. Маринчик А. Ф. Сб. «Биол. основы орошаемого землед.». М., Изд-во АН СССР, 1957. Мартынова К. Л. Автореф. канд. дисс. М., 1953; Инструкция предпосевного закаливания семян пшеницы с целью повышения засухоустойчивости и урожайности. Мичуринск, 1957; Физиол. раст., 1960, 7, 3; О предпосевном закаливании ячменя к засухе. Мичуринск, 1961. Мартынова К. Л., Губанова З. П., Журинин В. П. Физиол. раст., 1961, 8, 5. Мацков Ф. Ф. Сов. бот., 1936, 1. Мединец В. Д. Селекция и семеноводство, 1950, 8. Миллер М. С. Уч. зап. ЛГПИ, каф. бот., 1955, 109; Тез. докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960; Сб. «Физиол. устойчивости раст.». М., Изд-во АН СССР, 1960а. Минина Е. Г., Игрицкая Е. Б., Мацкевич П. П., Грамматикати О. Г. и Еремич Д. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 4. М., Изд-во АН СССР, 1945. Миролубов К. С. Сов. бот., 1938, 4—5. Мичурин И. В. Избр. соч. М., Сельхозиздат, 1948. Молибога А. Я. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1927, 17, 2. Натансон Н. Е. ДАН СССР, 1952, 87, 6. Наугольных В. Н. Изв. АН СССР, 1936. Наугольных В. Н. и Скороходова З. Ф. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1937, 9, 5—6. Новиков В. А. Зап. Ленин. с.-х. ин-та, 1956, 11. Новицкая Ю. Е. Тр. Бот. ин-та АН СССР,

Эксперим. бот., сер. 4, №2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958. Новогрудский Д. М. ДАН СССР, 1946, 52, 9. Ногтев В. П. ДАН СССР, 1950, 74, 1; 1951, 79, 2; 1952, 82, 6; Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Окунцов М. М. и Левцова О. П. ДАН СССР, 1952, 82, 4. Орловский Н. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1952, 4; Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Петин Н. С. Физиология орошаемой пшеницы. М., Изд-во АН СССР, 1959. Петин Н. С. и Молотковский Ю. Г. Физиол. раст., 1956, 3, 6; 1957, 4, 3. Петров М. П. Сб. «Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана», Ташкент, 1934. Полунина Н. Н. Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 1950, 7. Попов В. П. Коллоидный ж., 1936, 11, 9—10. Попова Е. А. Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Попова К. А. Уч. зап. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1936, 11, 9—10. Починок Х. М., Оканенко А. С. Доповіді Української Академії сільськогосподарських наук, 1959, 6. Пролетарский К. В. Изв. Биол. ин-та при Пермск. ун-те, 1935, 9, 9—10. Пронина Н. Д. Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 1963. 51. Проценко Д. Ф., Проценко Р. Ф. и Белокова Н. В. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Прусакова Л. Д. Физиол. раст., 1960, 7, 2. Пульман И. А. Влияние метеорологических факторов на урожай овса и гречихи. СПб., Мет. бюро. Уч. ком. мин-ва землед., 1898; Влияние влажности почвы на урожай овса. СПб., Мет. бюро. Уч. ком. мин-ва землед., 1905. Ратнер Е. И. ДАН СССР, 1944, 44, Почвоведение, 1; 1948, 10. Сабинин Д. А. Тр. Моск. дома ученых, 1937, 1. Сабинин Д. А. и Колосов И. И. Тр. ВИАУА, 1935, 8. Сакс А. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, 5—6. Самиев Х. Тез. докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Самуилов Ф. Д. и Маслова И. Е. Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Сарычева А. П. Уч. зап. МОПИ, 1960, 79. Сатарова Н. А. и Творус Е. К. Биология нуклеинового обмена у растений. М., «Наука», 1964. Сатарова Н. А. и Чернявская К. К. Сб. «Друга Українська республ. наукова конф. з фізіології та біохімії рослин». Київ, 1964. Свешникова В. М. Тр. АН Таджик. ССР, 1962, 19. Семакин К. С. Тр. Бот. ин-та АН СССР. Эксперим. бот. М.—Л., Изд-во АН СССР, 2, 1936; 3, 1938; Тр. конф. по почвовед. и физиол. культурных раст., 2. Саратов, 1937. Сергеев Л. И. Выносливость растений. М., «Советская наука», 1953. Середенко Л. А. Технические культуры, 1939, 11—12, Киев; Бот. ж. АН УССР, 1941. Сисакян Н. М. Биохимия, 1937, 2, 4. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Сказкин Ф. Д. Тр. конф. по почвовед. и физиол. культурных раст., 2. Саратов, 1938; ДАН СССР, 1940, 27, 9; Сов. бот., 1940а, 5—6; Сб. «Биол. основы орошаемого землед.», М., Изд-во АН СССР, 1957; Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960; Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960; Критические периоды у растений при недостаточном водоснабжении. «Тимирязевские чтения», 21. М., Изд-во АН СССР, 1961. Слепченко Н. В. Автореф. канд. дисс. Оренбург, 1960. Смирнова А. Д. Тр. конф. по почвовед. и физиол. культурных раст., 2. Саратов, 1938. Старкова А. В. Тр. межреспубл. научной конф. физиологов и биохимиков растений. Алма-Ата, 1958. Стефановский И. А. Семениводство, 1934, 1; Докл. ВАСХНИЛ, 1939, 2—3; Засухоустойчивость яровых пшениц. М., Сельхозгиз, 1950. Субботина Н. В. Физиол. раст., 1959, 6, 1; Физиол. раст., 1961, 8, 3. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань, 1964. Тимирязев К. А. Соч., 3. М., Сельхозгиз, 1937. Тимофеев М. Т. Соц. растениеводство, 1938. Трубецкова О. М. и Семенова О. С. Тр. комиссии по ирригации, 8. М., 1936; Уч. зап. МГУ, бот., 1940, 36. Тиунов А. Н. Селекция и семеноводство, 1950, 3; Культура клевера красного на северо-востоке европейской части СССР. М., Изд-во АН СССР, 1953. Туманов И. И. Тр. по прикл. бот., генет. и селекции, 1926, 16, 4; 1929, 22, 1. Углов Л. Д. Физиол. раст., 1963, 10, 4. Удольская Н. Л. ДАН СССР, 1934, 1, 9, 2, 1. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Омск, 1936. Флимошин Ф. Сорт и урожай. Омск, 1953. Хлебникова Н. А. ДАН СССР, 1932, 8. Хоринко П. А. Тр. Пермск. с.-х. ин-та, 1948, 12. Цветкова И. В. и Воронина И. Н. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Чайлахян М. Х. ДАН СССР, 1954, 95, 2; Чуваев П. П. Тр. Всесоюзн. н.-исп. ин-та эфиромаслич. пром.-сти, 1938, 3. Чуваев П. П. и Осипов К. В. Инструкция по предпосевному ферментированию семян.

М., 1938. Шардаков В. С. Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. Ташкент, 1953. Шенников А. П. Экология растений. М., «Советская наука», 1950. Шенников А. П. и Иоффе А. Ф. Бот. ж. СССР, 1944, 39, 1. Школьник М. Я. Сов. бот., 1940, 5—6; Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Школьник М. Я. и Боженко В. П. Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1950; Школьник М. Я. Боженко В. П. и Маевская А. Н. Сб. «Физиол. устойчивости раст.», М., Изд-во АН СССР, 1960. Школьник М. Я. и Макарова Н. А. Земледелие, 1954, 11; Тр. Бот. ин-та АН СССР. Эксперим. бот., сер. 4, 12. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958. Шербаков Б. И. Изв. АН КазССР, сер. биол., 1955, 9; Физиол. раст., 1959, 6, 3; 1961, 8, 2; Тр. Ин-та бот. АН КазССР, 1962, 12, 14; ДАН СССР, 1963, 152, 1. Щукина А. И. Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР, Казань, 1960. Яценко В. Г. Уч. зап. Воронежск. с.-х. ин-та, 1940, 19, 3. Arland A. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1929, 47; Fieberde Pflanzen — mehr Brot? Berlin, 1953; Biebl R. Protoplasmatische Ökologie der Pflanze. Protoplasmatologia. Wien, 1962; Bogen H. I. Planta, 1948, 36. Bosian G. Ztschr. Bot., 1933, 26, 5—6. Buchinger A. Fortschr. Landwirtschaft, 1927, 2. Cormack R. G. Agr. J., 1950, 42, 7. Etz K. H. Protoplasma, 1936, 33. Evenari M. Desert. Res. Int. Symposium., Jerusalem, 1953. Geneau de Lamarliere. Rev. Gen. Bot., 1892, 4. Henckel P. A. Ann. Rev. Plant Physiol., 1964, 15. Huber B. Jahrb. Wiss. Bot., 1924, 64, 1; Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1927, 45; Naturwiss. u. Landwirtschaft., 1935. Hüser W. Planta, 1930, 11, 3. Iljin W. S. Jahrb. Wiss. Bot., 1927, 66; Protoplasma, 1930, 10; 1935, 22; Planta, 1935a, 24; Ann. Rev. Plant Physiol., 1957, 8. Kearney T. H. a. Schantz T. L. Jeard. U. S. Der. Agric., 1911, 10. Kezer a. Robertz on J. Amer. Soc., of Agr., 1927, February. Lepesckin W. W. Zell-Nekrobiose und Protoplasmatod. Berlin, 1937; Kolloidchemie des Protoplasmas. 2. Aufl. Berlin, 1938; Levitt J., Sullivan C. J. a. Krull E. Bull. Res. Council of Israel. Section D; Botany, 1960, 8, 3—4. Molisch H. Bot. Ztschr., 1916, 8; Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1921, 39. Mothes K. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1928, 46; Biol. Ztrbl., 1932, 52, 4. Oppenheimer H. R. J. of Ecology, 1951, 39, 2. Paech K. Planta, 1934, 22, 5. Popoff M. Die Zellstimulation. Ihre Anwendung in der Pflanzenzüchtung und Medizin. Berlin, 1931. Pringsheim E. Jahrb. Wiss. Bot., 1906, 43, 1. Reed H. C. a. Bartholomew. E. T. Bull. Univ. of Californ. College of Agr., 1930. Simonis W. Planta, 1952, 40, 4. Schimper A. F. W. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Jena, 1898. Seybold A. Planta, 1929, 9, 2. Stocker O. Bot. Abnandl., hrsgb. von K. Göbel, 13. Jena, 1928; Naturwiss., 1947, 34; 1948, 35; Proc. of the VII Int. Bot. Congr. Stockholm, 1950; Congr. Int. de Botaniques. Paris, Rappots et Communic., Sect. 11 et 12, 1954; Handb. der Pflanzenphysiol., B. 2 u. 3. Springer-Verlag, Berlin — Cöttingen—Heidelberg., 1956; Kalium-Symposium. Bern, 1958; Handb. Pflanzenphysiol. B. V. S. Springer-Verlag, 1960. Stocker O., Rehm S. u. Schmidt H. Jahrb. Wiss. Bot., 1943, 91. Stocker O. u. Ross H. Naturwiss., 1956, 43. Stocker O. u. Viegweg G. H. Ber. Dtsch. Bot. Ges., 1960, 73, 5. Walter H. Naturwiss. u. Landwirtschaft., 1925; Naturwiss. u. Landwirtschaft., 1926, 9; Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch ökologische Bedeutung. Jena, 1931; Plant Physiol., 1955, 6. Walter H. u. Walter E. Planta, 1929, 8, 4. Whiteside A. G. Sci. fic. agr.; 1941, 21, 6.

Засоленные почвы широко распространены во многих странах мира, занимая около 25% поверхности суши (Торн и Петерсон, 1952). В Советском Союзе засоленные почвы также занимают значительную площадь. Подсчеты академика Л. И. Прасолова показывают, что в пределах Советского Союза площадь различных засоленных земель достигает 10% всей поверхности суши (Ковда, 1937). Засоленные почвы распространены главным образом в среднеазиатских республиках, в Закавказье, на юго-востоке европейской части СССР, в степных и полустепных районах Сибири. Они встречаются на территории Советского Союза от Якутии до пустынь Средней Азии. Солончаки встречаются и среди песков Каракумы. По данным Б. В. Федорова (1954), 65% орошаемых земель республик Средней Азии и Южного Казахстана в той или иной степени подвержено засолению и заболачиванию. Засоленные почвы по республикам распределены крайне неравномерно; в Туркмении они составляют 89%, Узбекистане — 70%, Казахстане — 65%, Таджикистане — 30%, Киргизии — 25%.

Засоленность почвы наносит большой урон сельскому хозяйству. Вследствие снижения урожая разнообразных культур ежегодно теряются многие миллионы тонн сельскохозяйственной продукции. Как указывают В. А. Ковда и др. (1956), в районах Узбекиской ССР, не имеющих засоленных земель, урожай хлопчатника достигает 35—37 ц/га, тогда как в районах с засоленными почвами он держится на уровне 6,3—9,11 ц/га. В результате этого наша промышленность ежегодно недополучает около полутора миллионов тонн одного лишь хлопка-сырца.

Основным и радикальным средством борьбы с засолением является мелиорация почв, которая в СССР широко применяется в ежегодно возрастающих масштабах, способствуя успеху вовлечения в культуру огромных площадей ранее не используемых засоленных земель.

В настоящее время мелиорируются преимущественно солончаки, солончаковые и сильно засоленные почвы, т. е. почвы, в кото-

рых большое скопление солей не позволяет выращивать культурные растения. Однако и после мелиорации на таких почвах трудно получить полноценный урожай в силу так называемой остаточной засоленности и солонцеватости почвы. При этом ухудшается и питательный режим почвы, так как вместе с вредными солями из нее вымываются необходимые для растений питательные вещества.

Следует учитывать и то, что средние и особенно слабо засоленные почвы в настоящее время широко используются в сельском хозяйстве без предварительной их мелиорации. На таких почвах, несмотря на относительно невысокое содержание солей, получение устойчивых и высоких урожаев является трудно выполнимой задачей.

В орошаемом земледелии нередко возникает необходимость использовать солоноватые и соленые коллекторные, дренажно-грунтовые воды для поливов сельскохозяйственных культур. Однако эти воды часто не используются из-за содержания большого количества в них вредных для растений солей.

Таким образом, решение многих вопросов борьбы с засолением почв тесно связано с проблемой солеустойчивости растений.

Засоление почвы создает крайне неблагоприятные условия для произрастания растений. Скопление даже безвредных солей повышает осмотическое давление почвенного раствора, что затрудняет водоснабжение растений. Наряду с этим некоторые соли действуют на растения как специфические яды. Вследствие этого трудно разграничить осмотическое и токсическое действие солей, так как оно зависит от концентрации и физико-химических свойств солей. При этом большое значение имеют и биологические свойства растений. Под влиянием высоких концентраций солей изменяются и отношения растений к окружающей среде, и такие факторы, как температура и свет, положительно влияющие в нормальных условиях, в условиях засоления могут действовать даже отрицательно.

По современным представлениям, растения разделяются на две основные группы по их отношению к засоленности почвы: галофиты и гликофиты. Согласно определению П. А. Генкеля (1954), «галофитами называются растения засоленных местообитаний, легко приспосабливающиеся в процессе своего онтогенеза к высокому содержанию солей в почве благодаря наличию признаков и свойств, возникших в процессе эволюции под влиянием условий существования... Гликофитами называются растения пресных местообитаний, обладающие сравнительно ограниченной способностью приспособляться к засолению в процессе индивидуального развития, так как условия их существования в процессе эволюции не благоприятствовали возникновению данного свойства».

Галофиты и гликофиты встречаются как среди высших, так и низших растений. Однако в природе нет резкого разделения растений на гликофиты и галофиты; существуют растения с промежуточными свойствами, факультативные галофиты, как например, свекла, хлопчатник и др. Имеется много наблюдений о раз-

личной солевыносливости разных растений, в том числе и культурных, т. е. есть основание говорить о различной степени гликофитизма или галофитизма растений.

Многочисленными исследованиями отечественных (Баталин, 1875; Келлер, 1921, 1951; Рихтер, 1927; Генкель, 1946, 1950; Бурьгин, 1952; Шахов, 1956) и зарубежных ученых (Lesage, 1890; Chermeson, 1910; Halket, 1915; Ruhland, 1915; Montfort, 1927; Stocker, 1928; Schratz, 1934; von Eijk, 1939; Uphof, 1941; Haas, 1945; Arnold, 1955) были изучены физиология, морфология и экология многих галофитов. Установлено, что в процессе эволюции у галофитов выработались своеобразные анатомо-морфологические и физиологические свойства, позволяющие растительным организмам осуществлять жизненные функции в присутствии значительного количества вредных солей.

Интересные данные получены по физиологии приспособления галофитов. Благодаря этим приспособительным свойствам галофиты относительно легко преодолевают высокое осмотическое давление засоленного почвенного раствора. Оказалось, что у одних групп галофитов осмотический актив образуется главным образом за счет органических веществ, тогда как у других он состоит из минеральных солей, поступающих из засоленного субстрата (Рихтер, 1927). Такие растения, как приморская полынь (*Artemisia maritima salina*), биюргун (*Anabasis salsa*) и др., накапливают в своих органах относительно большое количество углеводов и сравнительно немного солей, тогда как у солероса (*Salicornia herbacea*), сведы (*Suaeda maritima*), сарсазана (*Halocnemum strobilaceum*) и др. наблюдается обратная закономерность.

Наряду с этим было установлено, что приспособление галофитов к засолению почвы достигается различными путями, что дало возможность разделить их на четыре основные группы (Генкель и Шахов, 1945; Бурьгин, 1952).

Соленаккапливающие галофиты (эвгалофиты). К этой группе относятся наиболее солеустойчивые растения и типичные солянки, например солерос травянистый (*Salicornia herbacea*). Эти растения поселяются на сильно засоленных и увлажненных почвах. Длительное пребывание растений в таких условиях привело к тому, что присутствие солей стало для них физиологической потребностью.

Галофиты этой группы характеризуются повышенной проницаемостью плазмы клеток для солей и могут накапливать огромное и, по выражению Б. А. Келлера (1940), сверхпредельное количество солей в своих органах. Этот же автор указывает, что в тканях солероса им было определено 10,1% солей (NaCl , Na_2SO_4) из расчета на воду, содержащуюся в живом растении. Вследствие большого накопления солей галофиты имеют высокое осмотическое давление клеточного сока, достигающее в отдельных случаях 100—200 атм. Благодаря большой сосущей силе корней, превышающей осмотическое давление почвенного раствора, галофиты способны поглощать воду из сильно засоленной почвы.

Солевывделяющие галофиты (криногалофиты) поселяются как на сильно, так и на слабо засоленных почвах. К ним относятся такие растения, как, например, кермек Гмелина (*Statice gmelini*). Протоплазма клеток у этих растений достаточно хорошо проницаема для солей. Выделение солей на поверхность органов осуществляется с помощью особых солевывделительных железок, причем число подобных железок у растений возрастает по мере повышения засоленности почвы. Кроме того, эти галофиты освобождаются от избытка солей путем сбрасывания листьев, переполненных солями, и через корневые выделения.

Соленепроницаемые галофиты (гликогалофиты). Растения этой группы заселяют менее засоленные почвы. К ним относятся, например, полынь морская солончаковая (*Artemisia maritima* L., var. *salina* Willd.). Плазма клеток таких растений малопроницаема для солей, и осмотический актив создается главным образом за счет продуктов ассимиляции (углеводов).

Солелокализирующие галофиты. Представителем этой группы является лебеда татарская (*Atriplex tatarica*). Соли, проникающие через протоплазму клеток подобных растений, локализуются в особых пузырьвидных волосках, которые сплошным слоем покрывают верхние и нижние стороны листьев. Весьма интересно, что у этих растений, произрастающих на незасоленной почве, таких волосков не образуется.

Засоление почвы, значительно изменяя внешний облик растения, обуславливает ярко выраженную суккулентность или ксероморфность галофитов. Тесная связь между характером растительности и засоленностью почвы позволяет ориентировочно определить степень засоления почвы на основании состава растительного покрова (Федоров, 1930).

Установлены интересные закономерности о влиянии засоленности почвы на пол растений. Оказалось, что мужские особи некоторых древесных пород (осина, ива и др.) в большинстве случаев произрастают на более засоленной почве, тогда как женские особи — на менее засоленной. У однодомных растений (береза и др.) влияние солей проявляется в увеличении числа мужских и уменьшении числа женских цветков (Шахов, 1956).

Галофиты могут накапливать огромное количество солей в своих органах. Среди древесно-кустарниковых растений особо солеустойчивой оказалась селитрянкa. По исследованиям И. А. Крупенникова (1944), это растение выдерживает высокое содержание солей в почве, достигающее до 8% Cl, 13% SO₄ и 30% по плотному остатку. В листьях селитрянки обнаружено около 14% Cl, а общее количество солей (по плотному остатку) — до 57% от сухого веса растения.

Поглощенные непитательные соли, по мнению Б. А. Келлера, играют существенную роль в жизни галофитов как регуляторы водоотдачи органами растения. Вследствие большого накопления солей галофиты имеют высокое осмотическое давление клеточного

сока. Благодаря большой сосущей силе корневой системы, превышающей осмотическое давление почвенного раствора, галофиты способны поглощать воду из засоленной почвы.

Своеобразные условия засоленных почв накладывают глубокий отпечаток на обмен веществ галофитов. Обычно интенсивность обмена веществ (фотосинтез, дыхание, водообмен, ферментативные реакции) у галофитов ниже, чем у гликофитов, и он более уравновешен в отношении высокого содержания солей в почве (Генкель, 1950, 1954). Повышение вязкости и снижение эластичности протоплазмы у галофитов по сравнению с гликофитами изменяют их водный режим и засухоустойчивость.

У галофитов наряду с возрастанием жаростойкости наблюдается снижение способности переносить обезвоживание (Генкель, 1950, 1954).

Специальные исследования свидетельствуют о большой приспособляемости галофитов в процессе онтогенеза к относительно высокой концентрации солей в почве. При этом была установлена тесная связь процессов формообразования у галофитов с условиями окружающей среды.

Благодаря высокой приспособленности галофитов к солям они могут заселять такие засоленные почвы, на которых невозможна жизнь гликофитов. Гликофиты, к которым относятся все культурные растения, в отличие от галофитов, характеризуются отрицательным отношением к избытку воднорастворимых солей в почве. Вследствие длительной культуры на незасоленных почвах эти растения не имеют характерных морфологоанатомических признаков, свойственных галофитам, и распространение их на засоленных почвах ограничено высоким содержанием солей.

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ

Возможность ведения культуры на засоленных землях определяется концентрацией солей в корнеобитаемом слое почвы. Обычно принято считать, что если количество солей превышает 0,5% (от веса почвы), то на такой почве вести культуру нецелесообразно, и эта почва считается сильно засоленной. Средне засоленные почвы, имеющие концентрацию солей 0,2—0,5%, используются в сельском хозяйстве, но обычно при этом засолении получается пониженный урожай. При засолении 0,1—0,2% вполне возможно произрастание всех полевых культур, а такие почвы относятся к незасоленным (Розов, 1934).

Культурные растения имеют различную солевыносливость, и по устойчивости к солям их условно разбивают на группы. Из многих предложенных классификаций солеустойчивости растений приведем лишь экспериментальные данные В. Е. Кабаева (1953) и А. П. Оганесяна (1954), характеризующие различную степень солеустойчивости сельскохозяйственных бахчевых, овощных и некоторых плодовых культур.

Из данных табл. 41—43 видно, что культурные растения по-разному реагируют на концентрацию солей в почвенном растворе. Нужно отметить также, что для явления солеустойчивости растений имеют значение такие факты, как механический состав почвы, ее влажность в течение вегетационного периода, запас питательных солей и другие условия (климат, микрорельеф). Естественно, что вследствие многообразия факторов, отрицательно действующих на растение, и их непостоянства в условиях засоления, трудно точно определить концентрацию солей, при которой растения будут еще солеустойчивыми. Интенсивные исследования в этом направлении, несомненно, дали положительные результаты с точки зрения оценки степени солеустойчивости разнообразных сельскохозяйственных культур. В настоящее время этому вопросу уделяется большое внимание, о чем свидетельствуют материалы обзорных статей (Hayward a. Bernstein, 1958).

Т а б л и ц а 41

**Предельная солеустойчивость сельскохозяйственных культур
в первый период их развития (по Кабаеву, 1953)**

Культура	Нормальное развитие растений при содержании хлора в процентах на воздушно-сухую почву (предельные величины)		
	в Голодной степи	в Бухарской области	в Ферганской области
Подсолнечник	0,080	0,058	0,058
Кукуруза	0,040	0,030	—
Ячмень	0,040	0,038	—
Просо	0,040	—	0,015
Свекла сахарная и кормовая	0,040	0,035	0,045
Хлопчатник	0,030	—	0,045
Пшеница	0,030	0,040	0,024
Овес	0,030	—	0,032
Люцерна	0,020	0,022	0,010
Маш	0,008	—	0,015
Джугара	—	—	0,038
Кунжут	—	—	0,015
Фасоль	—	—	0,015

Значительное число работ посвящено изучению роста, развития и формирования урожая растений в условиях засоленного субстрата. Такого рода исследования, характеризующие определенную солеустойчивость растения, представляют несомненный интерес для понимания действия солей на растение, находящееся на различных этапах онтогенеза. Кроме того, эти показатели используются селекционерами при выведении солеустойчивых сортов и агрономами-практиками — при характеристике сорта.

Многочисленные исследования по физиологии устойчивости сельскохозяйственных культур всесторонне осветили приспособительные реакции растений на засоленность почвы. В процессе при-

Солеустойчивость бахчевых и овощных культур
(по Кабаеву, 1953)

Культура	По содержанию хлора на воздушно-сухую почву, %	По содержанию хлора в почвенном растворе, г/л
	от — до	от — до
Тыква	0,007—0,020	0,40—1,40
Томаты	0,007—0,020	0,30—1,30
Капуста	0,007—0,020	0,30—1,20
Дыни	0,007—0,015	0,20—0,65
Лук	0,007—0,010	0,30—0,50
Арбузы	0,007—0,008	0,30—0,50
Огурцы	0,005—0,007	0,20—0,30

Таблица 43

Солеустойчивость некоторых плодовых культур
(по Оганесяну, 1954)

Группа растений	Группировка культур по их солеустойчивости	Степень засоления почв (по шкале В. А. Ковды)	Плотный остаток, %
I	унаби, лох, гранат дикий, миндаль, абрикос, слива, груша	солончаковые	2,0—3,0
II	шелковица, яблоня, фисташка	сильнозасоленные	1,2—2,0
III	персики, грецкий орех	среднезасоленные	0,6—1,2
IV	ежевика, хурма кавказская	слабозасоленные	0,3—0,5
V	хурма восточная	незасоленные	менее 0,3

способления у растений изменяются интенсивность фотосинтеза и дыхания, азотистый и углеводный обмен, активность ферментов и интенсивность водообмена. Наряду с этим у растений наблюдаются и значительные анатомо-морфологические изменения.

Стремление обобщить установленные факты привело к созданию представления о том, что гликофиты, произрастающие на засоленных почвах, характеризуются, подобно галофитам, пониженным обменом веществ. Однако установить строгую закономерность в изменении обмена веществ у культурных растений, произрастающих на засоленных почвах, представляет большую трудность. Это объясняется тем, что состояние растений, произрастающих на засоленных почвах, резко изменяется в зависимости от их биологических свойств и условий выращивания (степень и качество засоления, физико-химические свойства и влажность почвы, применяемая агротехника и т. д.). Естественно, что при таком разнообразии

отрицательно действующих факторов на биологически разнородные группы растений можно говорить лишь об условной закономерности в обмене веществ. Вследствие этого представление о том, что гликофиты, произрастающие на засоленных почвах, характеризуются, подобно галофитам, пониженным обменом веществ, не имеет строго выраженной закономерности.

СОЛЕВОЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

Многочисленными исследованиями показано, что засоление субстрата неизбежно приводит к перегрузке непитательными солями органов растения. Повышенное количество солей в органах растений в условиях засоленного субстрата установлено у различных сортов пшениц (Селаври и Ранцан, 1936; Сергеев, 1953; Сергеев и Лебедев, 1936), хлопчатника (Абуталибов, 1940; Новиков, 1942; Harris, Hoffman a. Hoffman, 1925), каучуконосов (Бурова, 1936), свеклы (Викулина, 1938), маиса (Pettinger, 1932), овса, льна, картофеля (Баславская, 1936), люпина, гречихи, табака (Мазаева, 1938), citrusовых (Ясор, 1940), кустарников и деревьев Каракумской пустыни (Кокина и Попова, 1940), у солончаковых растений (Келлер, 1920). Особенно высокое накопление солей в тканях было установлено в листьях томатов (6,6% хлора на сухой вес; Юрьева, 1934), в соломе многолетней пшеницы (16,31% хлора на золу соломы; Скосырева, 1944). Огромное скопление непитательных солей в тканях растения обуславливает своеобразную минерализацию органов, что часто наблюдается у растений с засоленных почв.

Неблагоприятное действие солей сопровождается нарушением в тканях растений нормального соотношения основных минеральных элементов, имеющих питательное значение. Во многих исследованиях указывается, что засоление почвы обуславливает неблагоприятное соотношение калия и кальция (Колосов, Самыгин и Сорокина, 1936; Мазаева, 1938; Ясор, 1940). Как показали работы В. А. Ковды (1949), избыток легкорастворимых солей в почве отрицательно действует на поступление минеральных веществ в растение. По его мнению, растение помимо солевого отравления испытывает и голодание в отношении необходимых питательных веществ.

Солевой баланс растений на засоленных почвах складывается из поступления питательных солей и солей, не имеющих питательного значения; последние в значительной степени являются балластом. Фрей-Висслинг (Frey-Wissling, 1935) считает, что сам организм ограничивает содержание солей, выделяя их обратно. Этот же автор указывает на возможные пути (осаждение, гуттация, внутреннее отложение), посредством которых растение освобождается от вредного действия солей, не имеющих питательного значения. В условиях засоления реакция культурных растений на высокое содержание непитательных солей в почве в

подавляющем большинстве направлена на ограничение проникновения их в растения. Наряду с этим существование растений на засоленных почвах определяется их способностью повышать внутреннюю сосущую силу по сравнению с осмотическим давлением внешнего раствора. Некоторые растения (например, солянки) поглощают значительное количество солей из внешнего раствора, используя их как осмотически деятельные вещества на повышение внутренней сосущей силы. Другая группа растений (пшеница, подсолнечник и другие гликофиты) повышает свою сосущую силу за счет накопления в тканях продуктов ассимиляции (Рихтер, 1927).

Все это указывает, что растения, приспособившиеся к засолению, целесообразно используют непитательные соли для поддержания своего жизненного уровня; растения же, не переносящие засоления, препятствуют проникновению солей, а поступившие соли тем или иным путем выводятся из сферы их воздействия на протоплазму клеток.

Относительно механизма поглощения солей и передвижения их по растению имеется несколько точек зрения, которые дают общее представление об указанных выше процессах.

Накопленный к настоящему времени материал свидетельствует о том, что поступление солей в растение регулируется проницаемостью тканей. Как указывает А. А. Рихтер (1927), непроницаемость тканей, корней, определяющая солестойкость растения, удерживается до определенного предела, после чего наблюдается своеобразный «прорыв» солей, отравляющих, а порой и приводящих к гибели растительный организм. Аналогичное предположение высказывают в своей работе П. А. Генкель, С. С. Колотова и Н. Н. Щербаков (1944). Авторы полагают, что у растений при высокой концентрации солей повреждается протоплазма клеток и избирательное поступление солей сменяется пассивным, что и приводит к ненормально высокому накоплению солей в органах растений. Эта точка зрения получила дальнейшее развитие в работе Е. З. Окниной (1945, 1953), которая показала, что при повреждении протоплазмы неуравненными растворами наблюдается не только активное, но и пассивное поступление хлора в клетки. Следует отметить, что при повреждении плазмы пассивное поступление веществ в клетки идет даже и при сравнительно невысоком содержании солей в окружающем растворе.

По вопросу о поступлении и накоплении солей в тканях растений на засоленных почвах имеются интересные исследования Е. И. Ратнера (1945, 1950), который исследовал зависимость между процессом транспирации и накоплением хлора. Минеральные соли, как указывает автор, поступают в растение не пассивно с транспирационным током, а поглощение их обусловлено внутренним состоянием организма, главным образом образом насыщенностью тканей растений минеральными элементами. Он полагает, что движение минеральных веществ из корня в наземные органы растений при низкой насыщенности тканей этими веществами идет по фло-

эме, тогда как при высокой насыщенности минеральные вещества передвигаются по ксилеме с транспирационным током. Насыщение тканей растения в условиях засоления достигается очень быстро и дальнейшее их поглощение определяется интенсивностью транспирации. Роль транспирационного тока возрастает тогда, когда корневая система из-за повреждения солями теряет свое регулирующее значение, и непитательные соли, увлекаемые транспирационным током, обильно накапливаются в органах растений. По мнению Ратнера, условия, снижающие транспирацию растений на засоленной почве без уменьшения оводненности тканей, будут иметь решающее значение при мероприятиях, направленных на повышение солеустойчивости растений.

✓ На основании наших предварительных опытов можно предполагать, что передвижение хлора из корня в наземные органы растения осуществляется преимущественно по ксилеме, тогда как ионы сульфата передвигаются и по ксилеме и по флоэме.

В последние годы ряд авторов (Arisz, 1954, 1958; Arisz a. Sol, 1956; Sol, 1958) приходят к выводу о том, что поступление солей в клетку осуществляется через плазмодесмы. В молодых клетках соли аккумулируются в митохондриях и других частях протоплазмы, а также связываются различными высокомолекулярными веществами. В старых клетках соли из протоплазмы переходят в вакуоль, где и накапливаются. Поглощение и передвижение хлора, по мнению авторов, связаны с обменом веществ в проводящих пучках и идут с затратой энергии. Соответствующие опыты показали, что сахароза в течение первых часов снижает поступление хлора в клетку вследствие дегидратации протоплазмы, что изменяет ее проводимость для ионов. По истечении определенного времени сахароза, используемая как энергетический материал, ускоряет поглощение хлора. Наряду с этим было установлено, что в условиях освещения повышается поглощение хлора, который из неосвещенной части листа перемещается в освещенную.

Представляет интерес то, что некоторые ингибиторы дыхания, такие, как азид натрия, снижают накопление хлора в вакуолях, арсенит, цианистый калий и азотнокислый уранил снижает поглощение хлора, а азид натрия снижает интенсивность передвижения хлора по сосудистым пучкам, но не оказывает влияния на передвижение хлора по клеткам паренхимы.

✓ Вышеуказанные авторы установили также, что фотосинтезирующие листья и листья, обработанные сахарозой в отсутствие света и углекислоты, сохраняют на некоторое время способность к интенсивному поглощению хлора из внешнего раствора. На основании этого они делают вывод о том, что у фотосинтезирующих листьев и у листьев, обработанных сахарозой, образуются специфическое «сахарозное вещество» и «световое вещество», которые сохраняются активными в течение 24 ч.

В свете развиваемых этими авторами взглядов представляют несомненный интерес более ранние исследования М. Г. Абуталибо-

ва (1940) и В. А. Новикова (1949), которые отмечали, что растения при затенении выносят более высокое засоление, чем в нормальных условиях освещения. Установлено также, что при уменьшении интенсивности света снижается и поступление хлора в органы растения. Уменьшение интенсивности света при увеличении засоленности почвы не снижает, а даже несколько повышает урожай растений, что дало повод Новикову высказать представление, что солеустойчивость растений связана с их светоустойчивостью.

По мнению Г. З. Березенко (1950, 1960), не только содержание солей влияет на фотосинтез, но и фотосинтез оказывает влияние на соленакопление в листьях виноградной лозы. При отсутствии фотосинтеза содержание солей в листьях растений значительно возрастает.

Таким образом, не остается сомнения, что механизм поглощения и передвижения ионов, и в частности ионов хлора, тесно связан не только с транспирационным током, но и с обменом вещества. При этом в какой-то мере выясняется значение света и сахаразы, увеличение содержания которой у растений засоленных почв отмечалось нами (Строгонов, 1949) и многими другими авторами.

Реакция растений на избыточное накопление солей проявляется в выделении солей через органы на поверхность, сбрасывании листьев, переполненных солями, с целью «рассоления» (Келлер, 1923; Иконников, 1934; Frey-Wissling, 1935).

ЗАЩИТНО-ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫЕ РЕАКЦИИ

Многочисленные исследования по физиологии приспособления дали повод к выдвиганию различных точек зрения, гипотез и теорий о природе устойчивости растений к действию солей. Нередко природу солеустойчивости растений связывают с величинами осмотического давления клеточного сока, сосущей силы клетки и проницаемостью ее протоплазмы.

Еще в 1927 г. А. А. Рихтер указывал, что солеустойчивость растений покоится на соленапроницаемости протоплазмы клеток. По его мнению, создание солеустойчивых форм должно идти в этом направлении.

Однако наряду с этим в явлении солеустойчивости растений большое значение имеют защитно-приспособительные реакции, основа которых покоится на перестройке обмена веществ применительно к условиям засоленных почв. В частности, Н. М. Тулайков (1922), излагая результаты американских исследователей, указывает, что на солонцовых почвах Калифорнии были обнаружены растения, содержащие большое количество довольно сильной органической кислоты неустановленной природы. Он полагает, что подобные растения способны выделять какие-то кислоты, которые нейтрализуют щелочность в зоне развития корневой системы.

Некоторые исследователи рассматривают снижение интенсивности обмена веществ как приспособительное свойство растений

к засолению и указывают на то, что подобные реакции растительных организмов наблюдаются не только при действии солей, но и при низких температурах и засухе. Согласно Л. И. Сергееву (1953), на разных стадиях развития растений механизм их устойчивости к различным обезвоживающим факторам внешней среды (засуха, низкие температуры, засоление) является единым.

По мнению Арнольда (Arnold, 1955), в солеустойчивости растений имеет большое значение отношение адсорбированных ионов к свободным. Он указывает, что поглощение хлора корнями увеличивает количество свободных ионов, влияние которых и сказывается на растениях. Д. П. Проценко (1956) приходит к выводу, что солеустойчивые растения по сравнению с несолеустойчивыми быстрее перестраивают свои жизненные функции в процессе приспособления к условиям засоления.

В последние годы А. А. Шахов (1956) выдвинул коллоидно-биологическую теорию солеустойчивости растений. Согласно автору, в основе этой «теории лежат положения: о разнокачественности приспособительного процесса и повышении гидрофильности плазмы как специфическом влиянии ионов солей, о создании в поколениях галорезистентного типа обмена веществ и об активных эколого-биологических реакциях растений на засоление почвы».

Одной из защитно-приспособительных реакций растений к засолению почвы, по нашему мнению, является связывание минеральных элементов органическими веществами растительной клетки (Строгонов и Остапенко, 1941; Строгонов, 1946, 1949). Такими веществами могут быть трудно высаливаемые гидрофильные белки — альбумины, предохраняющие коллоиды плазмы от коагулирующего действия электролитов. В системе электролиты — гидрофобные коллоиды, альбумины повышают устойчивость гидрофобного коллоида против коагулирующего действия солей (Рубинштейн, 1932). Еще в ранних исследованиях (Воконгу, 1887) было показано, что альбумины входят в состав клеточного сока и они широко распространены у зеленых растений. Альбумины рассматриваются как защитные вещества при изменении концентрации Н-ионов и содержания воды в клетке, а также при поступлении солей в клетку (Lloyd a. Shore, 1938).

Определение альбуминов объемным методом (Строгонов и Остапенко, 1941) показало, что с возрастанием степени засоленности почвы повышается и содержание этих веществ в тканях хлопчатника (табл. 44).

Очевидно, белковый обмен у хлопчатника, развивающегося в условиях засоления, претерпевает существенные изменения, в результате чего повышается роль защитных веществ биокolloидов клетки против ядовитого действия солей.

На основании этого мы пришли к выводу, что альбумины листа выполняют роль защитных веществ биокolloидов плазмы. Не исключена возможность, что эти защитные вещества обуславливают нормальную функцию хлорофиллового зерна в присутствии избы-

Количество альбумина в листьях хлопчатника в зависимости от засоленности участка (в см³ на 1 г сырого веса листьев) (по Строгонову и Остапенко, 1941)

Дата опыта	Положение листа на стебле	Количество альбумина		
		засоление участка:		
		слабое	среднее	сильное
15/VII	10	0,12	0,18	0,24
2/VIII	4	следы	0,09	0,15
2/VIII	7	0,01	0,36	0,12
2/VIII	10	0,03	0,06	0,10
2/VIII	13	0,02	0,03	0,05
11/IX	10	0,12	0,12	0,21
11/IX	13	0,09	0,21	0,18

точного количества электролитов, стабилизируя его как явного лиофоба в клеточном протопласте (Neish, 1939). В связи с этим возникло предположение, что защитная роль альбуминов проявляется в нейтрализации ядовитых свойств поступающего в ткани Cl-иона или в переводе его в неактивное состояние.

Предпосылкой для выдвижения этого предположения послужили литературные данные, указывающие на связывание ионов органических веществами растительной клетки. Д. А. Сабинин (1940), разбирая вопрос поступления и накопления минеральных элементов в растительной клетке, указывает, что многие катионы и анионы, например основных и кислых прижизненных красок, накапливающиеся в клеточном соке, образуют соединения с дубильными веществами, белками и другими компонентами клеточного сока. Указание на возможность существования органо-минеральных соединений можно найти и в труде Лепешкина (Lepeschkin, 1937), который указывает на трудность освобождения альбумина от солей посредством диализа. Кроме того, имеются опыты, указывающие на связывание ионов минеральных солей органическими веществами растительной клетки. Так, удельная электропроводность раствора хлористого калия в присутствии сахарозы уменьшается на 40% по сравнению с электропроводностью раствора чистой соли (Eaton, 1930). В другом случае прибавление раствора хлористого калия к соку растений не давало той суммы электропроводности, которой следовало бы ожидать исходя из определения электропроводности в растворе хлористого калия и в соке растений в отдельности (Mason, 1919). Приведенные работы указывают на связывание ионов органическим веществом, вследствие чего и наблюдается несоответствие электропроводности в системах хлористый калий — сахароза и хлористый калий — сок растений. Более того, Б. А. Келлер (1940) при анализе водной вытяжки *Anabasis salsa* обнаружил огромное количество органо-минеральных соединений

(очевидно, соли органических кислот), что дало основание ему назвать это растение «органо-минеральной солянкой».

Специальными опытами установлена возможность связывания Cl-иона альбумином в условиях *in vitro* (Строгонов, 1946). Кроме того, по мере возрастания количества альбумина в реагирующей смеси увеличивается и количество связанного хлора (табл. 45).

Таблица 45

Содержание свободного Cl-иона в среде в зависимости от количества альбумина (по Строгонову, 1946)

Состав среды	Количество несвязанного хлора, мг	% хлора по отношению к контролю	
		несвязанного	связанного
12 мг NaCl (контроль)	7,10	100,0	0
12 мг NaCl + 1 мг альбумина	6,74	94,9	5,1
12 мг NaCl + 2 мг альбумина	6,03	84,9	15,1

Дальнейшие исследования показали, что хлор, поступивший в листья хлопчатника, находится как в свободном, так и в связанном состоянии. Количество связанного хлора изменяется по сортам и связано с условиями местообитания растения. На сильно засоленной почве в листьях хлопчатника (сорт 31-Ф) количество связанного хлора значительно повышается, достигая 44% от общего содержания его (табл. 46).

Проведенные опыты показывают возможность связывания хлора альбумином *in vitro* и наличие двух форм хлора в тканях листа, т. е. свободного Cl-иона и хлора, находящегося в связанном состоянии и поэтому потерявшего свою ядовитость. Позднее Г. Р. Матухин и др. (1957) экспериментально установили также присутствие

Таблица 46

Содержание связанного и свободного хлора в листьях хлопчатника в мг на 1 г сухого веса (по Строгонову, 1946)

Дата опыта	Сорт	Содержание хлора							
		при слабом засолении				при сильном засолении			
		общий	свободный	связанный	связанный, % от общего	общий	свободный	связанный	связанный, % от общего
26/IX	C-460	6,4	4,3	2,1	32,8	6,4	4,3	2,1	32,8
14/X	31-Ф	3,5	2,8	0,7	20,0	5,0	2,8	2,2	44,0

двух форм хлора в листьях ячменя. Авторы показали, что по мере приспособления растений к засолению почвы количество свободного хлора уменьшается и соответственно увеличивается количество связанного хлора.

В некоторых работах рассмотрены иные пути связывания минеральных ионов. Установлено (Баславская, 1946), что солянки могут накапливать большое количество органических кислот, содержание которых у некоторых растений достигает 25% и выше на сухое вещество. Причем органические кислоты находятся в растениях преимущественно в форме легкорастворимых солей.

Е. И. Ратнер (1950, 1953) показал возможность связывания минеральных ионов с органическими кислотами. Кроме того, согласно мнению этого исследователя, между галофитами и культурными растениями по реакции их на засоление имеется существенное различие. В частности, суккулентность солянок (сведа) он объясняет в основном усиленным поступлением в их органы ионов хлора, тогда как проявление суккулентности у сахарной свеклы обусловлено накоплением в органах этого растения главным образом щелочных катионов.

А. А. Шахов и Е. С. Качинская (1947) показали, что у *Salsola soda*, выращенной в условиях оптимального засоления, электропроводность диализированного клеточного сока заметно повышается по сравнению с растениями других вариантов. Авторы пришли к выводу, что у подобных растений происходит интенсивное связывание минеральных ионов.

Г. З. Березенко (1950, 1960) считает, что одной из защитно-приспособительных реакций виноградной лозы к засолению почвы является связывание минеральных ионов продуктами, возникающими в процессе фотосинтеза.

Большой интерес представляют исследования Б. М. Голуш (1954) о подвижности солей в растениях. Автор исследовала формы соединений элементов, находящихся в растениях, по отношению их растворимости в воде. Было изучено большое число растений, относящихся к различным экологическим группам и произрастающих в Муганской и Мильской степях Азербайджана. Полученные данные позволили автору сделать вывод, что в растениях имеется большое количество минеральных элементов, не прочно связанных с органическими веществами. По ее мнению, «такие рыхлосвязанные органо-минеральные комплексы солей дают возможность растению быстро реагировать на изменяющиеся условия среды и активно к ним приспосабливаться».

Особенно большое значение явлению связывания минеральных ионов в солеустойчивости растений придает П. А. Генкель (1950, 1954). Согласно его представлениям, различия в приспособительных реакциях галофитов и гликофитов скорее всего носят не качественный, а количественный характер. У галофитов процессы приспособления идут значительно быстрее и глубже, чем у гликофитов. Он указывает, что процессы приспособления гликофитов со-

провожаются пониженной интенсивностью обмена веществ, и это служит своего рода показателем перестройки и стабилизации обмена приспособившегося растения. Основываясь на опытах с электродиализом и на данных о высокой чувствительности клеток галофитов к красителям, Генкель приходит к выводу о том, что белки протоплазмы приспособившегося растения приобретают свойство вступать в лабильное соединение с катионами и анионами солей. Последнее определяет специфику обмена веществ и сопротивляемость приспособившегося растения по отношению к ядовитому действию солей.

Каждая из приведенных выше точек зрения на солеустойчивость растений представляет несомненно определенный интерес и дополняет одна другую в познании этого сложного явления. Однако каждая из установленных закономерностей в отдельности не охватывает всех тех многообразных защитно-приспособительных реакций, которые возникают у растений в условиях засоления. Кроме того, основа высказанных допущений покоится главным образом на ответных реакциях растений на засоление без должного понимания механизма действия солей на растительный организм.

МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ СОЛЕЙ

Проблема солеустойчивости в настоящее время достигла того уровня, когда дальнейшее развитие ее определяется успехом изучения механизма действия солей на растение. Однако, несмотря на то что в современной физиологии солеустойчивости растений этот вопрос занимает центральное место, наши представления о механизме действия солей мало отличаются от тех представлений, которые имелись еще в начале текущего столетия.

Следует отметить, что при разграничении осмотического и ионного действия солей на растительный организм возникают большие методические затруднения. Это объясняется тем, что ответные реакции растений на двоякое действие солей проявляются одновременно. Без разграничения этих двух отрицательно действующих факторов на растение создается впечатление, что реакция растений обусловлена лишь «солевой концентрацией», которую, как справедливо отмечает А. А. Рихтер (1927), привыкли связывать с ходом водоснабжения растительного организма. На основе подобных представлений и возникла известная теория Шимпера (Schimper, 1898) о физиологической сухости засоленных почв. Согласно этой теории, растения, произрастающие на засоленных почвах, рассматривались с точки зрения формы, строения и функций как ксерофиты. На этом основании был сделан вывод, что галофиты и ксерофиты физиологически и анатомически приспособлены к недостатку воды в почве.

Последующими исследованиями было установлено, что галофиты и ксерофиты это далеко не однородные группы в

физиолого-анатомическом отношении; в частности, многие галофиты являются также интенсивно транспирирующими растениями (Келлер, 1921; Генкель, 1946; Chermeson, 1910; Delf, 1911; Fitting, 1911).

Взгляды Шимпера на то, что выживаемость галофитов на сильно засоленных почвах обусловлена высоким осмотическим давлением их клеточного сока, превышающим осмотическое давление почвенного раствора, до сих пор разделяются многими исследователями. Отсюда возникло представление о том, что солеустойчивость культурных растений, как и у галофитов, определяется их способностью повышать сосущие силы клеток до превышения осмотического давления почвенного раствора. При этом механизм действия солей сводился к частному обезвоживанию клеток вследствие недостаточной водообеспеченности растений, произрастающих на засоленных почвах.

Однако имеется немало фактов, которые не согласуются с осмотической теорией. Так, например, еще в 1916 г. Шулл (Shull, 1916) установил, что воздушно-сухие семена *Xanthium pennsylvanicum* способны впитывать воду с силой до 1000 атм. Из данных исследований этого автора видно, что в течение 48 ч при 30,4 атм осмотического давления раствора семена поглощают воды до 31,1% в пересчете на их воздушно-сухой вес (табл. 47).

Иначе говоря, при 30 атм осмотического давления раствора семена растений поглощают такое количество воды, которое создает условия для их прорастания. В частности, известно, что семена проса начинают прорастать уже при поглощении 30% воды от их сухого веса.

Обратимся к рассмотрению осмотического давления почвенных растворов засоленных почв. В. А. Ковда (1946) указывает на то, что в центральной Фергане в зависимости от степени засоления почвы осмотическое давление почвенного раствора колеблется в пределах от 1,37 до 2,4, 3,9 атм. Причем осмотическое давление почвенного раствора до 4,3 атм не оказывает отрицательного влияния на растения, при 4,3—5,2 атм растения уже угнетаются, а при 8,5 атм семена не дают всходов. Следовательно, задержку прорастания семян на засоленных почвах нельзя объяснить лишь одной причиной—высоким осмотическим давлением почвенного раствора.

Оригинальную точку зрения на значение осмотического давления почвенного раствора для растений в природных условиях выдвигает С. Н. Рыжов (1948). Автор указывает, что на засоленных почвах (слабо и средне засоленных) оптимальная влажность почвы должна колебаться в том же интервале, как и на незасоленных почвах. По его данным, осмотическое давление почвенного раствора до и после поливов изменяется незначительно, в то время как водоотдача, или сила, с которой вода удерживается почвой, изменяется в больших размерах. Иначе говоря, с понижением влажности скорость передвижения воды и водоотдача затухают быстрее, чем возрастает концентрация почвенного раствора. Это

Поглощение воды семенами *Xanthium* из растворов с определенным осмотическим давлением при 23,5°C (по Shull, 1916)

Концентрация растворов	Осмотическое давление раствора, атм	Поглощенная вода, % (в пересчете на воздушно-сухой вес)			
		1 ч	7 ч	24 ч	48 ч
Вода	0,0	16,39	48,78	51,18	51,58
Раствор NaCl 0,2 М	7,6	17,12	45,00	45,93	45,52
» » 0,4 М	15,2	14,36	38,08	40,33	40,27
» » 0,6 М	22,8	13,80	32,41	34,77	35,18
» » 0,8 М	30,4	13,13	29,21	31,12	31,12
» » 1,0 М	38,0	11,90	25,42	26,21	26,73
» » 2,0 М	72,0	8,19	18,25	18,60	18,55
» » 4,0 М	130,0	4,81	9,84	11,00	11,76
Насыщенный раствор NaCl	375,0	3,42	5,24	6,21	6,35

положение иллюстрируется следующим примером: если слабо засоленная почва имеет при 18% весовой влажности (70% от полевой влагоемкости) осмотическое давление 2,5 атм и водоотдачу 0,08 г/см²/ч, то при снижении влажности до 17% (или до 66,3% от влагоемкости) концентрация почвенного раствора повышается до 2,65 атм, а водоотдача уменьшается до 0,04 г/см²/ч. Таким образом, водоотдача уменьшается в два раза, а осмотическое давление повышается лишь на 0,15 атм. В свете этих высказываний представляет определенный интерес также наблюдение автора, что на средне засоленных почвах, где осмотическое давление почвенного раствора не превышает 3—5 атм, рост и развитие растений угнетаются, а часть из них в молодом возрасте погибает.

Господство осмотической теории отрицательно сказывалось и на толковании установленных фактов. Стремление объяснить наблюдаемое явление с позиции осмотической теории нередко приводило исследователей к противоречию между данными эксперимента и теми выводами, которые были сделаны на основе этих данных. В этом отношении показательны опыты Н. М. Тулайкова (1912).

По мнению Тулайкова, интенсивность роста и развития растений на засоленной почве определяется величиной осмотического давления почвенного раствора, а не специфическим действием ионов. Полученные же им результаты исследования свидетельствуют больше о том, что осмотическое действие солей на растение имело подчиненное значение и четко проявилось токсическое действие ионов хлора.

Тулайков поставил цель проследить влияние возрастающего осмотического давления почвенного раствора на рост и формирование урожая пшеницы белотурки (табл. 48). При засолении почвы в одном варианте был использован сернокислый, а в другом — хлористый натрий. Здесь важным является то, что засоле-

ние почвы производилось изосмотическими концентрациями солей, имеющими один и тот же катион (Na), но разные анионы (SO_4, Cl).

Как видно из данных табл. 48, при засолении почвы сернокислым натрием по мере возрастания осмотического давления почвенного раствора наблюдается заметное угнетение роста и снижение урожая растений. Однако при засолении почвы хлористым натрием эта закономерность проявляется более резко. Более того, в условиях засоления сернокислым натрием растения всех вариантов опыта выжили и дали урожай, тогда как на почвах, засоленных хлористым натрием при 20 атм осмотического давления почвенного раствора, растения не дали урожая, а при 30 атм они погибли.

Т а б л и ц а 48

Урожай пшеницы белотурки при засолении почвы сернокислым и хлористым натрием (по Тулайкову, 1912)

Урожай, г	Контроль (почва незасо- лена)	5 атм		10 атм		15 атм		20 атм		30 атм	
		Na_2SO_4	NaCl	Na_2SO_4	NaCl	Na_2SO_4	NaCl	Na_2SO_4	NaCl	Na_2SO_4	NaCl
Общий	31,2	31,4	24,5	21,9	11,9	17,3	4,2	12,6	1,2	2,23	—
Зерна	7,1	8,9	5,1	4,6	2,6	3,9	0,6	6,6	—	0,12	—

В начале текущего столетия возникло представление, допускающее токсическое действие солей на растительный организм. В данном случае, несомненно, сказалось влияние открытия закономерностей физиологического антагонизма ионов в животных организмах.

Первые исследования с растительными организмами в этом направлении были проведены Остергаутом (Osterhaut, 1906, 1907), который использовал в своих опытах как морские, так и сухопутные растения. В первой серии опытов с морскими растениями было установлено, что раствор хлористого натрия, соответствующий по концентрации морской воде, вызывает интоксикацию морских растений. Однако токсичность хлористого натрия для растений резко снижается при внесении в раствор небольшого количества солей калия, кальция и магния. Подобные закономерности были установлены автором в последующих опытах и с наземными растениями. Таким образом, явление антагонизма ионов и положительное действие на растение уравновешенных растворов свидетельствовали о возможности солевой интоксикации растительного организма.

Несколько позже было уже отчетливо показано (Neger, 1913), что действие солей на растение может осуществляться в двух различных направлениях — в токсическом и в осмотическом.

Экспериментальные доказательства о двояком действии солей на растение получены лишь в 1927 г. А. А. Рихтером, который

провел принципиально важные исследования по этому вопросу и тем самым заложил основу для нового направления в изучении солеустойчивости растений. В этой работе подчеркивается, что растения, произрастающие в условиях засоления, одновременно реагируют на осмотическое и ионное действие солей. Впервые используя в опытах уравновешенный по ионной ядовитости раствор, Рихтер установил токсическое действие солей, физиологическую специфичность ответных реакций растений на засоление, а также возможность повышения солеустойчивости растений.

Несмотря на многочисленные исследования, проведенные в этом направлении, вопрос о механизме действия солей до настоящего времени остается нерешенным. В проблеме солеустойчивости растений возникло два направления; согласно одному, — неблагоприятное действие солей на растение объясняется осмотическим давлением внешнего раствора, согласно другому — токсическим действием солей.

Имеются исследования (Magistad, Ayers, Wadleigh a. Gauch, 1943), в которых авторы приходят к выводу, что рост и развитие растений в условиях засоления определяются в большей мере осмотической концентрацией солей, чем специфическим действием ионов. В других работах (Hayward a. Spurr, 1944) утверждается, что осмотическое давление субстрата является одним из первичных факторов, контролирующих рост, развитие растений и поглощение воды корнями. При этом не отрицается и специфическое влияние отдельных солей и ионов на ростовые процессы растения и на функцию поглощения корнями воды. Высказывается представление (Long, 1943), что соли действуют на растение в двух независимых друг от друга направлениях; с одной стороны, высокое осмотическое давление субстрата нарушает водообмен у растения, а с другой — соли оказывают токсическое влияние непосредственно на протоплазму.

Однако многие авторы утверждают, что различия в росте и в обмене веществ растений, подвергнутых действию солей, зависят не от осмотического давления субстрата, а от специфичности токсического действия отдельных солей и ионов (Kim Choon Min, 1958; Philip, 1958, 1958a; Uhvits, 1946). Более того имеются высказывания о том, что устойчивость некоторых культур зависит главным образом от их приспособления к токсическому действию солей; при этом устойчивость к засухе и солеустойчивость не всегда коррелируют (Vanden, 1952).

Подобное противоречие с нашей точки зрения объясняется тем, что в исследованиях, за некоторым исключением, не предусматривается разграничение токсического и осмотического действия солей на растение. Одни авторы при определении засоления субстрата пользуются процентными, нормальными или молярными растворами солей, другие — степень засоления выражают по аниону соли в процентах. При сопоставлении действия на растение одной соли с другой ни при одном из всех употребляемых способов выражения

степени засоленности не создается равное осмотическое давление в субстратах (табл. 49).

Разнообразие в выражениях степени засоленности субстрата осложняет сопоставление результатов различных исследований, вследствие чего нередко одному и тому же факту даются противо-

Таблица 49

Осмотическое давление изопроцентных, изонормальных, изомолярных растворов сернокислого и хлористого натрия по точке замерзания (по Строгонову, 1962)

Соль	1 %-ный раствор	0,1 %-ный раствор	0,1 М раствор	0,1 % по анвону
Na_2SO_4	3,79	2,70	5,18	0,56
NaCl	7,10	4,21	4,21	1,10

положные объяснения. Поэтому при обобщении установленных фактов и закономерностей возникают большие затруднения.

Установление степени токсичности ионов и механизма действия солей на растение, естественно, следует решать лишь в условиях одностороннего засоления субстрата при равном осмотическом дав-

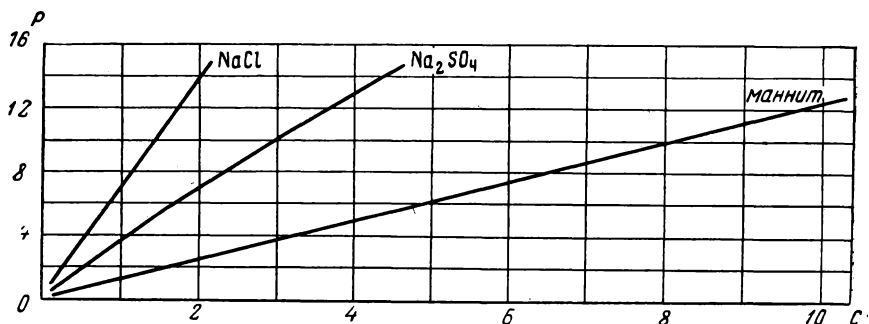


Рис. 42. Осмотическое давление растворов NaCl , Na_2SO_4 и маннита: по оси абсцисс — осмотическое давление в атмосферах (P), по оси ординат — концентрация растворов в процентах (C)

лении. При этом наряду с солями целесообразно использовать маннит, который не оказывает токсического действия на растение и не используется клеткой в качестве питательного вещества, но способен поддерживать осмотическое давление внешней среды на определенном уровне.

Изоосмотическую концентрацию солей и маннита можно легко найти с помощью специальных графиков (рис. 42), рассчитанных нами по точке замерзания растворов, что несомненно является более точным, чем теоретические расчеты по формуле, которая при-

менима лишь к идеальным, т. е. к очень сильно разведенным, растворам.

Техника расчетов заключалась в том, что для растворов, имеющих различную концентрацию, было найдено по физико-химическим таблицам (Landolt, Börnstein, Roth, Scheel, 1923) понижение точки их замерзания. Затем по формуле

$$P = \frac{\Delta}{1,86} \cdot 22,4,$$

где P — осмотическое давление раствора, Δ — понижение температуры замерзания раствора, 1,86 — понижение температуры замерзания молярного раствора неэлектролита, 22,4 — осмотическое давление молярного раствора неэлектролита, — рассчитывалось осмотическое давление растворов. Пользуясь графиками, где по оси абсцисс приведены концентрации растворов ($g/100\text{ мл}$), а по оси ординат — осмотическое давление ($атм$), по концентрации раствора можно быстро и точно установить его осмотическое давление, а известное осмотическое давление раствора позволяет найти его концентрацию. Наличие таких графиков значительно облегчает и упрощает приготовление изоосмотических растворов, так как, пользуясь ими, легко установить требуемое количество вещества для содания определенного осмотического давления в субстрате.

С точки зрения разбираемого вопроса представляют интерес те исследования, в которых при определении степени токсичности ионов использовались изоосмотические растворы солей. Было выявлено (Hayward a. Long 1941), что при засолении питательной среды Na_2SO_4 и NaCl анатомо-физиологические изменения у томатов идут неодинаково. Результаты этих опытов показывают, что при изоосмотических концентрациях солей Na_2SO_4 более сильно угнетает рост и развитие растений, чем NaCl , но в то же время в присутствии NaCl листья растений приобретают большую суккулентность, чем при Na_2SO_4 . Другими исследованиями (Wadleigh a. Gauch, 1944) установлено, что при высоких изоосмотических концентрациях Na_2SO_4 по сравнению с NaCl оказывает более сильное токсическое действие на растения гваюлы. Подобная закономерность установлена и для растений льна (Hauwald a. Uhvits, 1944). Далее, в опытах с 12 разнообразными сельскохозяйственными культурами (сахарная свекла, томаты, люцерна, лук, морковь и др.) показано, что при равном осмотическом давлении для одних растений наиболее токсичным является Na_2SO_4 , а для других — NaCl (Magistad, Ayers, Wadeigh a. Gauch, 1943). Таким образом, результаты ряда исследований, проведенных в условиях равного осмотического давления, свидетельствуют о том, что для многих растений NaCl является менее вредной солью по сравнению с Na_2SO_4 . Из этого следует, что широко распространенное мнение о том, что хлористые соли оказывают более сильное токсическое действие на растение, чем сернокислые, не всегда соответствует действительности.

**Прорастание семян люцерны на изоосмотических растворах
хлористого натрия и маннита (по Uhvits, 1946)**

Название вещества	Осмотическое давление, атм	% прорастания по дням					
		1	2	4	6	8	10
Вода	0,1	36	82	86	86	88	87
NaCl	1	38	82	86	87	89	89
»	3	22	73	84	84	87	90
»	5	6	62	72	79	83	86
»	7	0	27	57	66	83	84
»	9	0	8	20	51	67	63
»	12	0	0	0,7	8	15	14
»	15	0	0	0	0	0	2
Вода	0,1	58	84	84	90	88	88
Маннит	1	59	80	86	85	88	87
»	3	46	80	88	86	89	83
»	5	26	74	87	86	87	84
»	7	4	58	81	82	85	86
»	9	0	30	76	66	83	83
»	12	0	3	31	36	60	71
»	15	0	0	2	6	24	57

Представляет несомненный интерес опыт, поставленный с целью изучения токсического и осмотического действия солей на прорастание семян люцерны (Uhvits, 1946). Использовались изоосмотические растворы NaCl и маннита.

Как видно из данных табл. 50, при условии одинакового осмотического давления растворов NaCl оказывает более сильное, чем маннит, действие на прорастание семян; особенно резко это проявляется при высоком осмотическом давлении растворов (9 атм и выше). Так, например, при 15 атм осмотического давления на 10-й день количество проросших семян на растворе NaCl равнялось 2%, тогда как на растворе маннита — 57%. Результаты этого опыта свидетельствуют о том, что интенсивность прорастания семян определяется в большей мере степенью токсичности соли, чем осмотическим давлением среды.

Наши исследования (Строгонов, 1961) показали, что при строгом разграничении токсического и осмотического действия солей на растения более четко выявляется и специфическое действие ионов. В этом убеждает опыт, где изолированные корни люцерны выращивались в течение семи дней на питательной среде: в одну серию колб вносился NaCl, а в другую — маннит в изоосмотической концентрации (табл. 51).

Мы полагаем, что осмотическое давление почвенного раствора имеет большое значение лишь в условиях чрезмерного засоления, когда в полной мере проявляется «физиологическая сухость» почвы. Действительно, в этих условиях подавляется всасывание воды, вследствие чего семена не прорастают, а взрослые растения гиб-

Влияние хлористого натрия и маннита на рост изолированных корней люцерны (по Строгонову, 1961)

Варианты опыта	Прирост главного корня за семь дней		Примечание
	мм	% от контроля	
Контроль	140	100,0	интенсивный рост главного корня и боковых корней; корень на поверхности питательной среды
NaCl	15	10,7	сильное торможение роста главного корня; боковые корни не образуются; корень побурел, разбух, опустился на дно колбы
Маннит	80	57,1	относительно интенсивный рост главного корня и боковых корней; корень на поверхности питательной среды

нут. На менее засоленных почвах, при наличии возможности поглощения воды растениями, определяющим фактором их существования, несомненно, является степень токсичности солей.

Так как механизм токсического действия солей на клетку до настоящего времени не изучен, то о токсическом действии солей на растение обычно судят по изменению содержания тех или иных веществ и по изменению интенсивности того или иного процесса. Подобный подход не вскрывает механизма токсического действия солей, так как наблюдаемый параллелизм не всегда означает причинную зависимость.

С нашей точки зрения наиболее перспективным путем познания механизма токсического действия солей является изучение последовательного превращения обмена веществ в растении с целью установления и выделения промежуточных продуктов измененного обмена, отрицательно действующих на растительный организм. Мы глубоко убеждены в том, что солевое отравление растений является не следствием прямого действия солей как таковых, а результатом накопления токсических продуктов измененного обмена веществ.

ОБРАЗОВАНИЕ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ У РАСТЕНИЙ

В настоящее время не вызывает сомнения, что азотный обмен растений, произрастающих в условиях засоления, претерпевает существенные изменения. Прежде всего следует подчеркнуть, что у растений в этих условиях происходит нарушение процессов синтеза и распада белка, что непосредственно связано с образованием и накоплением промежуточных азотистых продуктов обмена.

Нарушение азотного обмена растений (хлопчатник) в услови-

ях засоления сопровождается значительным накоплением аммиака. Образование его в тканях растений можно объяснить, с одной стороны, глубоким распадом белковых веществ, а с другой стороны— он может явиться побочным продуктом превращения таких азотистых веществ, как амины и диамины. Естественно, что накопление такого токсического вещества, как аммиак, будет отрицательно влиять на течение физиологических процессов растения (Строгонов и Остапенко, 1946).

Изменение интенсивности и направленности превращения азотистых веществ у растений при засолении заметно отражается на обмене свободных аминокислот. Исследования М. А. Тер-Карапетяна и Б. А. Акопян (1957, 1960), проведенные с факультативным галофитом гебелией, показали, что у растений, произрастающих на засоленной почве с преобладанием сернокислых солей, происходит повышение содержания серина, тирозина, валина, лейцина, а количество аргинина, пролина, триптофана, аспарагиновой и глутаминовой кислот уменьшается. Результаты исследования А. В. Соловьева (1960) свидетельствуют о том, что в листьях томатов при одностороннем засолении среды хлористым и сернокислым натрием повышается содержание пролина, лизина, глутаминовой и аспарагиновой кислот, а также амида глутаминна. У солероса в этих условиях количество свободных аминокислот снижается по сравнению с контрольными растениями. Накопление аминокислот в листьях томатов под влиянием засоления автор объясняет недопотреблением поступающих азотистых веществ на ростовые процессы и нарушением белкового обмена. Действие же засоления на солерос определяет иные закономерности изменения содержания свободных аминокислот в силу его приспособления к существованию на засоленных почвах в процессе филогенеза.

Результаты наших исследований показывают, что накопление свободных аминокислот зависит не только от концентрации солей, но и от биологических свойств растений. Так, например, в надземных органах конских бобов повышается содержание четырнадцати аминокислот, у подсолнечника — одиннадцати, а у ячменя — девяти аминокислот. В корнях наиболее интенсивное накопление аминокислот идет у подсолнечника, затем у конских бобов и менее всего у ячменя (Шевякова, Строгонов, 1962) (табл. 52).

Накопление свободных аминокислот имеет большое значение для жизнедеятельности растений, произрастающих на засоленных почвах. В частности, установленное нами содержание амидов глутаминна и аспарагина следует рассматривать как своеобразную защитно-приспособительную реакцию к связыванию аммиака, который может образоваться вследствие распада белка, а также при активизации процессов дезаминирования и дезамидирования. Следовательно, в данном случае дикарбоновые аминокислоты могут рассматриваться как своеобразные акцепторы аммиака, парализующие его токсическое на клетки действие.

Ряд аминокислот оказывает отрицательное влияние на расте-

Накопление свободных аминокислот у конских бобов, ячменя и подсолнечника в условиях засоления (по Строгонову, 1961)

Органы растения	Растения		
	конские бобы	ячмень	подсолнечник
Листья	аспарагиновая кислота, аспарагин, глутаминовая кислота, глутамин, серин, гликокол, пролин, лизин, аргинин, ацетилгломосерин, треонин, фенилаланин, лейцин, триптофан	аспарагиновая кислота, аспарагин, глутаминовая кислота, глутамин, серин, гликокол, пролин, аланин, тирозин	аспарагиновая кислота, аспарагин, глутаминовая кислота, глутамин, серин, гликокол, пролин, аргинин, тирозин, валин, лейцин
Корни	глутаминовая кислота, пролин, лизин, гистидин, аргинин, аспарагиновая кислота	глутаминовая кислота, пролин, глутамин	глутаминовая кислота, пролин, аргинин, аспарагиновая кислота, аспарагин, глутамин, треонин, аланин, фенилаланин, лейцин

ния. Имеются данные, что некоторые аминокислоты оказывают токсическое действие на рост изолированных корней овса (Harris, 1953), а оксипролин, лейцин, изолейцин, аланин, тирозин — на проростки табака, пшеницы и кукурузы (Ратнер, Колосов, Ухина и др., 1956; Steinberg, 1949; Newton, 1956).

Некоторые аминокислоты, например фенилаланин, оказывают сильное формативное действие на растение (Ратнер с сотрудниками, 1956). Накопление тирозина и фенилаланина может способствовать образованию меланинов, придающих темную окраску некрозам, которые можно часто видеть у растений в условиях засоления. Накопление аргинина, лизина и глутаминовой кислоты может служить субстратом для ряда ферментов, что приводит к накоплению таких промежуточных продуктов обмена, как путресцин и кадаверин.

Возможность образования путресцина в растениях (при калийном голодании) и то, что это вещество оказывает сильное ядовитое действие на них, не вызывают сомнения (Richards, 1954; Coleman a. Richards, 1956).

Установлено, что путресцин в 5—8 раз превышает токсичность NaCl, а при введении его в растение на листьях появляются такие же некрозы, как и при внезапном отравлении NaCl (Строгонов, 1960; Строгонов, Шевякова, Лапина, 1960; Строгонов, Шевякова, 1962). Наряду с этим установлено, что солевое воздействие обуславливает значительное накопление путресцина в органах растений (рис. 43).

Определение содержания нелетучих аминов и диаминов показало, что у контрольных растений амины обнаруживаются только в

листьях бобов, и то в очень малых количествах, а в листьях подсолнечника и ячменя они практически отсутствуют. У конских бобов, подвергнутых действию солей, появляется значительное количество аминов; у ячменя и подсолнечника этого не наблюдалось. Обнаружено, что в листьях растений, выращенных в присутствии хлористого натрия, наряду с увеличением набора аминов повышается и содержание отдельных аминов. У растений в отсутствие засоления содержится всего два амина, а при засолении — до 12. Среди выявленных аминов хроматографически идентифицированы

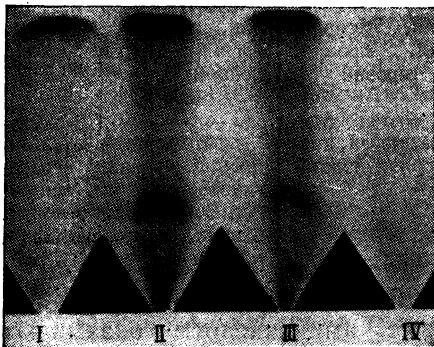


Рис. 43. Накопление путресцина при отравлении конских бобов хлористым натрием:

метчик путресцина (I), восходящая хроматограмма вытяжек из листьев растений, отравленных хлористым натрием (II), путресцином (III), из листьев контрольных растений (IV). Растворитель: изопропанол — 25%-ный аммиак — вода (10 : 1 : 1). Проявитель: 0,2%-ный нингидрин в 96 %-ном этаноле

путресцин и, возможно, кадаверин, присутствующие только в растениях, подвергающихся действию засоления.

Отсутствие аминов у подсолнечника и ячменя дает повод предполагать, что образование аминов в растениях обусловлено специфичностью и направленностью их обмена. Кроме того, и устойчивость к солям, возможно, в той или иной степени связана с интенсивностью образования и накопления подобных веществ.

Накопление и дальнейшее превращение путресцина обусловлены биологическими свойствами растений, концентрацией и соотношением солей в субстрате. У растений в условиях засоления пре-

вращение аргинина может ограничиться лишь образованием и накоплением путресцина вследствие подавления солями активности диаминоксидазы. По нашим данным, в некоторых растениях активность диаминоксидазы значительно снижается в присутствии солей. При подавлении диаминоксидазы у таких растений подавляется и процесс окислительного дезаминирования, что задерживает дальнейшее превращение путресцина. Отсутствие путресцина в тканях растений объясняется его дезаминированием с образованием промежуточных продуктов, в частности аммиака и аминокислот — пролина. Превращение путресцина может идти и в направлении окислительного дезаминирования с накоплением таких промежуточных продуктов, как аммиак и перекись водорода. Накопление подобных ядовитых продуктов и обуславливает подавление жизнедеятельности, а нередко и гибель растений в условиях засоления.

Однако, учитывая многообразие биологических форм растений и разнообразие изменений обмена веществ в растениях, можно

предполагать, что при засолении образуются и иные токсические вещества с иными путями превращения. Таким образом, можно говорить о том, что изменение азотного обмена растений в условиях засоления обуславливает накопление ряда промежуточных продуктов, которые, с одной стороны, могут выполнять защитную функцию, являясь акцепторами аммиака, а с другой — вызывать самоотравление растений.

На рис. 44 приведена схема, где показано накопление и превращение некоторых продуктов обмена у растений, произрастающих в условиях засоления. Необходимо подчеркнуть, что эта схема не претендует на полноту, и только в общих чертах характеризует изменение азотного обмена.

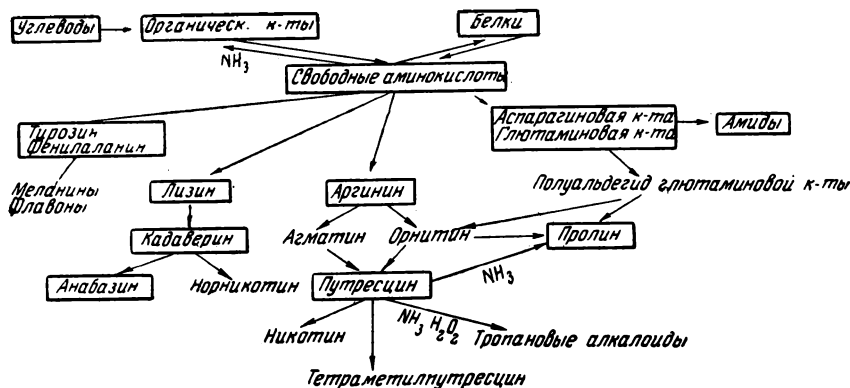


Рис. 44. Накопление некоторых продуктов азотного обмена у растений в условиях засоления

Свободные аминокислоты являются исходными продуктами для образования ряда веществ, оказывающих большое влияние на жизнедеятельность растений засоленных почв. Свободные аминокислоты могут накапливаться или в результате подавления синтеза белка, или вследствие его распада при отравлении растений солями. Накопление свободных аминокислот может идти и за счет органических кислот.

Аспарагиновая и глютаминовая кислоты, с одной стороны, могут выполнять функции акцепторов NH_3 , а с другой — через полуальдегид глютаминовой кислоты образуют пролин или орнитин. Образование орнитина может идти и за счет аминокислоты аргинина. В дальнейшем орнитин дает путресцин. Накопление аргинина через агматин может также привести к образованию путресцина. Дальнейшее превращение путресцина обуславливает накопление тропановых алкалоидов, никотина и тетраметилпутресцина.

Повышенное содержание лизина может привести к накоплению кадаверина, вещества, сильно ядовитого для растений. Дальнейшее превращение кадаверина идет по линии образования таких алка-

лоидов, как норникотин и анабазин. По сообщению Л. К. Клышева (1957), анабазис, произрастающий в условиях хлоридного засоления, характеризуется высоким содержанием анабазина, тогда как у растений при сульфатном засолении содержание этого алкалоида резко снижается. Не исключена возможность, что снижение анабазина у растений в условиях сильного сульфатного засоления является результатом подавления активности диаминоксидазы и сопровождается накоплением кадаверина. В связи с этим представляет большой интерес точка зрения автора, который рассматривает алкалоиды как акцепторы и донаторы активного водорода в окислительно-восстановительных процессах, протекающих в растениях.

Такие аминокислоты, как тирозин и фенилаланин, образуют меланины и флавоны, т. е. темноокрашенные вещества, придающие характерную окраску некрозам у растений, отравленных солями.

Таковы в общих чертах нарушения азотного обмена у растений, произрастающих в условиях засоления, и физиологическое значение отдельных промежуточных продуктов обмена.

ЗНАЧЕНИЕ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ЗАСОЛЕНИЯ ДЛЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Как уже указывалось, разграничение токсического и осмотического действия солей на растение, особенно в естественных условиях произрастания, является трудно выполнимой задачей. Трудно установить и специфическое действие отдельных солей на растение. Очевидно, этим обстоятельством объясняется то, что во многих исследованиях по физиологии растений отрицательное действие засоления рассматривается лишь с точки зрения количества солей в почве и не учитывается их качественное соотношение. Вместе с тем, засоленные почвы имеют самые разнообразные соотношения солей, которые определяют различные типы солевого состава почв. Естественно, что соотношение солей в почве, различающихся по токсичности, определяет условия существования и выживаемость растений на засоленных почвах. Отсутствие учета специфического действия солей на растение является основной причиной возникающей несогласованности результатов и выводов многих авторов, изучавших физиологию солеустойчивости растений.

Распространение засоленных почв вообще и, в частности, в Советском Союзе подчинено определенной закономерности. Большие площади засоленных земель имеют определенный устойчивый состав солей как в самой почве, так и в грунтовых водах, определяя тем самым качество засоления, т. е. тип солевого состава почвы. Вследствие этого в естественных условиях засоление почвы представлено сульфатным, хлоридным, карбонатным и другими типами, создающими самые разнообразные условия для произрастания растений.

Выше уже было указано, что действие солей на растение осуществляется как в осмотическом, так и в токсическом направлении.

ях. В условиях преобладания менее вредных солей в субстрате растения подвергаются главным образом осмотическому действию, тогда как преобладание более вредных солей обуславливает интоксикацию растений. Естественно, что в условиях различного соотношения солей, различающихся между собой по токсичности, ответные реакции растений будут далеко не одинаковы.

А. Ф. Баталин был первым исследователем, который указал на большую роль качества засоления почвы в жизни растений (Баталин, 1875; Batalin, 1884). В опытах с галофитами, в частности с солеросом (*Salicornia herbacea*), он наблюдал четко выраженное различие в действии хлористого натрия и сернокислого магния. Внешние различия в изменении растений под влиянием этих солей были настолько велики, что, по образному выражению автора, усердный систематик отнес бы их к разным видам.

Большой вклад в разработку рассматриваемого вопроса внес известный ботаник-эколог Б. А. Келлер. Еще в 1910 г. он подчеркивал необходимость глубокого изучения значения качества засоления для растений засоленных почв. Установленная Келлером избирательная способность галофитов в отношении ионов дала повод ему назвать некоторые из них хлоридными, хлоридно-сульфатными и органо-минеральными растениями. Характерно, что эти группы растений, встречаясь вместе на одной почве, сохраняют присущий им внутренний солевой химизм. Таким образом, избирательная способность галофитов является их свойством, благодаря которому удовлетворяется наследственно обусловленная потребность в тех или иных анионах, что свидетельствует о приуроченности растений к определенному качеству засоления.

По мере разработки проблемы борьбы с засолением почв постепенно стала выявляться большая роль качества засоления и в солеустойчивости культурных растений. Было подмечено, что реакция культурных растений изменяется не только от общего содержания солей, но и от качества засоления почвы. Поэтому при классификации солеустойчивости культурных растений нередко стали предусматривать как общее содержание солей в почве, так и содержание наиболее распространенных анионов в засоленных почвах.

К сожалению, в исследованиях по физиологии солеустойчивости культурных растений значению разнокачественности засоления до последних лет не уделялось внимания. Лишь в последние годы появились работы, в которых солеустойчивость растений изучалась уже с учетом типа солевого состава почвы (Сергеева, 1952; Пиуновский, 1952, 1956; Агабабян, 1955; Белкина, 1954; Петросян, 1960; Саидов, 1960; Матухин и Жуковская, 1961).

Начиная с 1950 г. мы неоднократно указывали в своих работах, что характерные физиолого-анатомические изменения растений определяются не столько общей концентрацией солей, сколько их соотношением (Строгонов, 1950, 1958, 1960, 1961; Строгонов и Иванникова, 1954, 1954 а, 1960; Строгонов и Мурадова, 1960; Строгонов,

Окнина, 1961; Строгонов, Клешнин и Иваницкая, 1953). Результаты исследований, проведенные как в условиях вегетационного домика, так и в условиях поля, позволили прийти к выводу, что типы солевого состава почвы оказывают большое влияние на физиологическое строение надземных и подземных органов растений. При постановке вегетационных опытов мы стремились создать для растений условия, приближающиеся к различным типам солевого состава естественно засоленных почв. Основываясь на исследовании В. А. Ковды (1947) о составе и концентрации солей в засоленных почвах Средней Азии и Закавказья, нами были составлены смеси солей, которые по своему составу соответствовали хлоридно-сульфатному (преобладание сульфатов), сульфатно-хлоридному (преобладание хлоридов), сульфатному и хлоридному засолению (табл. 53).

Т а б л и ц а 53

Соотношение солей в смеси в % от общего количества солей
(по Строгонову, 1961)

Тип солевого состава	Соли						
	Na ₂ SO ₄	MgSO ₄	CaSO ₄	NaCl	KCl	MgCl ₂	CaCO ₃
Хлоридно-сульфатный	25	62	3	3	2	5	—
Сульфатно-хлоридный	22	10	5	43	2	18	—
Сульфатный	35	28	20	10	—	—	7
Хлоридный	—	10	1	78	—	2	9

Различная степень засоления достигалась путем внесения в почву сосудов неодинакового количества смеси солей. Контрольные растения выращивались без засоления.

В результате опытов было выявлено, что интенсивность роста, развития и формирования урожая растений на засоленных почвах определяется не только общим содержанием солей, но и типом солевого состава почвы (рис. 45, 46). Реакция растений на качество засоления почвы проявляется начиная с прорастания семян. При равном процентном содержании солей в почве при сульфатно-хлоридном и хлоридном засолении создаются худшие условия для прорастания семян, роста и развития растений, чем при хлоридно-сульфатном и сульфатном засолении (табл. 54).

Установленные закономерности по влиянию качества засоления на рост и развитие культурных растений в условиях вегетационного домика практически однозначны и для растений, произрастающих в полевых условиях на естественно засоленных почвах (табл. 55).

По-иному реагируют на засоление и его качество такие галофиты, как *Salicornia herbacea* и *Suaeda glauca*. В противоположность культурным растениям для солероса и сведы наличие опре-

деленного количества солей в почве создает благоприятные условия для их роста и развития. Характерно то, что и эти растения имеют четко выраженную реакцию на качество засоления субстрата.

Механизм отрицательного действия солей на ростовые процессы растения до настоящего времени является мало изученным вопро-



Рис. 45. Растения хлопчатника, выращенные при различной концентрации хлоридно-сульфатного засоления:

1 — контроль, 2 — 0,3%, 3 — 0,5%, 4 — 0,8%, 5 — 1,4%



Рис. 46. Растения хлопчатника, выращенные при различной концентрации сульфатно-хлоридного засоления:

1 — контроль, 2 — 0,3%, 3 — 0,5%, 4 — 0,8%, 5 — 1,4%

сом. Наши исследования показывают, что при крайне неблагоприятных условиях, нередко возникающих на засоленных почвах (низкая влажность почвы, высокая концентрация солей), действие солей на растение вызывает изменение в состоянии протоплазмы клеток, результатом чего является ее отхождение от клеточных

Таблица 54

Изменение роста и развития хлопчатника в зависимости от концентрации солей в почве и качества засоления (по Строгонову, 1961)

Тип солевого состава почвы	Концентрация солей в почве, %	Высота растения, см	Диаметр стебля, см	Число узлов	Число листьев			Сухой вес, г			
					главного стебля	симподиальных и моноподиальных ветвей	Общее число плодовых элементов	листьев	стебля + черешков	плодовых элементов	общий вес надземных органов
Контроль	—	77,8	0,85	15,6	9,6	34,0	14,2	12,13	15,01	7,02	34,16
Сульфатный	0,3	71,7	0,74	13,7	11,0	24,0	12,5	11,11	12,44	7,99	31,54
»	0,5	62,7	0,72	14,3	9,3	19,0	11,0	8,54	10,15	6,34	25,03
»	0,8	60,0	0,73	13,6	8,7	19,9	9,2	8,18	9,76	6,79	24,73
»	1,4	51,9	0,64	13,0	9,7	17,0	9,6	7,10	7,62	6,71	21,43
Хлоридный	0,3	61,0	0,69	13,7	9,7	24,8	9,4	7,64	8,47	5,66	21,77
»	0,5	42,9	0,64	11,7	8,0	14,7	6,2	4,91	5,11	3,48	13,50
»	0,8	38,0	0,57	13,0	9,0	16,0	5,0	4,78	4,08	1,23	10,09
»	1,4	16,3	0,49	10,3	5,6	6,7	3,6	2,28	1,59	0,8	4,67

Таблица 55

Изменение урожая хлопчатника в зависимости от качества засоления почвы в полевых условиях (по Строгонову и Мурадовой, 1960)

Показатели, определяющие урожай	Засоление	
	сульфатно-хлоридное	хлоридно-сульфатное
Число растений на гектар, тыс.	59,0	65,2
Вес хлопка-сырца одной коробочки, г.	4,1	4,6
Вес хлопка-сырца одного куста, г.	26,7	46,0
Урожай хлопка-сырца, ц/га	15,7	30,0

стенок. При этом происходит разобщение плазмодесм и нарушение между некоторыми клетками межклеточных связей. Это явление более ярко выражено у растений, произрастающих в условиях хлоридного засоления по сравнению с сульфатным. Изменение в состоянии протоплазмы, приводящее к разобщению клеток, нарушает между ними физиологическую взаимосвязь и согласованность в процессах водообмена и обмена веществ. Разобщение клеток, особенно в наиболее интенсивно растущих органах (точка роста), обуславливает торможение или прекращение ростовых процессов.

Явление отхождения протоплазмы от клеточных стенок процесс обратимый. У растений в благоприятных условиях (рассоление субстрата) восстанавливается нормальное состояние протоплазмы и межклеточная связь, результатом чего является резкое повыше-

ние интенсивности ростовых процессов. Процесс отхождения протоплазмы рассматривается нами как защитно-приспособительная реакция, позволяющая растительному организму войти в состояние покоя и противостоять неблагоприятно действующим факторам внешней среды (Строгонов, Окнина, 1961).

Различные типы солевого состава оказывают глубокое влияние и на анатомическое строение надземных и подземных органов растений.

Характерно, что анатомо-структурные изменения растений обуславливаются не столько общей концентрацией солей, сколько их соотношением, т. е. типом солевого состава почвы.

Влияние качества засоления на анатомо-структурные изменения органов растений (хлопчатник) проявляется на самых ранних этапах его развития. Соответствующие наблюдения показывают, что в условиях засоления в конусе нарастания стебля нарушаются процессы заложения листовых бугорков и дифференцировка их в листьях. При этом у растений в условиях хлоридного засоления заложение листовых бугорков тормозится в меньшей мере, чем их дифференцировка, при сульфатном же засолении действие солей проявляется значительно слабее и в равной степени на том и другом процессе.

Формирование листа хлопчатника в условиях разнокачественного засоления накладывает глубокий отпечаток на его анатомическое строение. Характерной особенностью растений с хлоридного засоления по сравнению с сульфатным являются уменьшение размеров площади листа, увеличение размеров клеток эпидермиса, уменьшение числа устьиц на единицу площади листа, утолщение листовой пластинки за счет разрастания палисадной и губчатой паренхимы (табл. 56, рис. 47).

Экспериментальные данные свидетельствуют о том, что у растений в условиях сульфатного засоления в большей мере подавляют-

Таблица 56

Изменение анатомического строения листа хлопчатника при разных типах солевого состава почвы (по Строгонову, 1958)

Тип засоления	Содержание солей в почве, %	Площадь листа, см ²	Площадь одной клетки, мк ²	Число клеток на всей площади листа, тыс.	Число устьиц в поле зрения микроскопа	Размеры замыкающих клеток устьиц		Толщина листа, мк	Высота паренхимы, мк	
						продольный, мк	поперечный, мк		столбчатой	губчатой
Контроль (без засоления)	—	50,2	1812	27704	13,5	28,7	20,9	210,6	90,0	90,8
Сульфатный	0,8	25,1	849	27208	15,0	25,4	20,5	280,8	136,0	137,6
Хлоридный	0,8	20,5	2728	7505	7,4	28,2	20,8	315,8	138,4	149,4

ся процессы растяжения клеток, чем их новообразование, а при хлоридном засолении резко подавляется новообразование клеток, но стимулируется их растяжение.

Влияние разнокачественности засоления сказывается и на анатомическом строении стебля хлопчатника. По сравнению с суль-

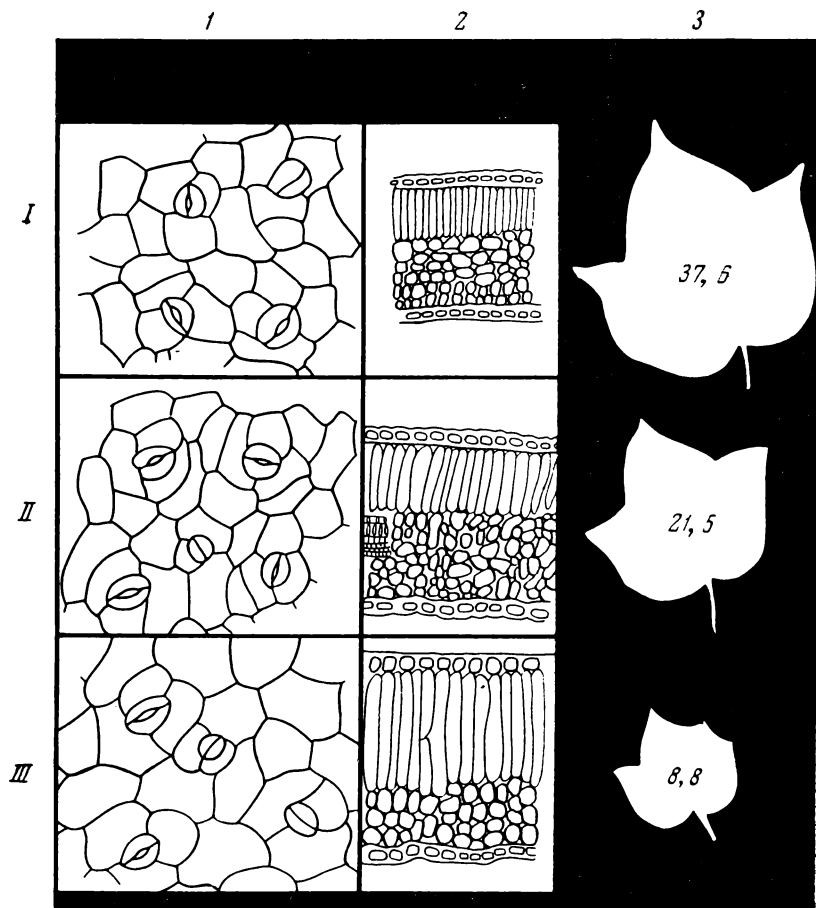


Рис. 47. Изменение анатомического строения листа хлопчатника (10-дневный) в зависимости от качества засоления:

I — контроль, *II* — сульфатное засоление, *III* — хлоридное засоление; 1 — верхний эпидермис ($\times 400$), 2 — толщина листа ($\times 200$), 3 — площадь листа в $см^2$

фатным в условиях хлоридного засоления более четко выражено увеличение толщины коры, сердцевины и уменьшение толщины древесины (по радиусам). Наряду с этим у растений с хлоридного засоления снижаются степень дифференциации водопроводящей системы и размеры просветов сосудов. Иначе говоря, у растений, про-

израстающих в условиях хлоридного засоления, четко проявляются признаки и свойства галосуккулентности, тогда как при сульфатном засолении — галоксеричности.

Специфическое влияние качества засоления на анатомо-структурные изменения растений имеет место как в условиях вегетационного домика, так и в условиях поля (Мурадова, 1959; Иваницкая, 1960; Строгонов, 1958, 1960).

Следует подчеркнуть, что явление галосуккулентности и галоксеричности у растений определяется не только качеством засоления субстрата, но в большой мере зависит от биологических свойств растений. В этом убеждает нас тот факт, что хлопчатник, томаты, конские бобы в условиях хлоридного засоления приобретают признаки галосуккулентности, тогда как в этих же условиях анатомо-структурные изменения органов ячменя идут явно в сторону ксероморфизма.

Значение биологической природы растений в реакциях на качество засоления особо отчетливо проявляется у *Salicornia herbacea*. Это растение с ярко выраженной суккулентностью, как известно, произрастает на почвах с хлоридным засолением. Наши опыты показали, что при выращивании солероса на незасоленной почве и в условиях сульфатного засоления анатомо-структурные изменения идут у него в направлении галоксеричности, а на хлоридном засолении — галосуккулентности.

Большое влияние оказывает качество засоления и на водообмен растений.

У растений в условиях сульфатного засоления по сравнению с растениями хлоридного засоления снижается содержание общей и связанной воды и повышается интенсивность транспирации. У таких растений снижаются и сосущая сила листа, осмотическое давление клеточного сока, вязкость протоплазмы, а также степень гидрофильности коллоидов.

Растения с сульфатного засоления имеют и более высокую эластичность протоплазмы и более устойчивую коллоидную систему, чем растения с хлоридного засоления (табл. 57, 58).

Таблица 57

Водообмен хлопчатника в условиях разнокачественного засоления
(по Строгонову, 1961)

Тип солевого состава почвы	Общее содержание воды, %	Связанная вода в % от общей воды	Интенсивность транспирации, г/м ² за час	Температурный градиент листьев, Δt	Поглощение листовой энергии в % от падающей энергии	Энергия, идущая на транспирацию, в % от поглощаемой энергии
Контроль . . .	75,1	45,0	188,4	4,2	51,3	33,8
Сульфатный . .	75,0	50,7	243,6	2,1	55,9	77,8
Хлоридный . .	83,7	59,0	109,8	5,3	64,0	60,5

Растения в условиях сульфатного засоления более энергично поглощают воду из почвы и значительно интенсивнее расходуют ее в процессе транспирации, чем растения с хлоридного засоления. Это объясняется тем, что энергия, поглощенная листом в условиях сульфатного засоления, в большей степени расходуется на повышение интенсивности транспирации, что обуславливает снижение температуры тканей листа. При хлоридном засолении поглощенная листом лучистая энергия при пониженной интенсивности процесса транспирации в большей степени идет на повышение температуры листьев.

Изменения в функциях и в форме растений, обусловленные качеством засоления, определяют и различные пути их водоснабжения. Обеспеченность водой у растений при сульфатном засолении достигается главным образом путем интенсивного роста корней и сильно развитых водопроводящих систем корня и стебля, а при хлоридном засолении за счет повышения сосущей силы листа. Таким образом, качество засоления субстрата и определяет интенсивность водообмена растений. В соответствии с этим водный режим растений изменяется в зависимости от типа солевого состава почвы.

Наблюдаемое изменение в интенсивности водообмена мы склонны объяснить специфическими реакциями растений на действие ионов SO_4 и Cl . В условиях сульфатного засоления интенсивный водообмен снижает температуру листа, что, в свою очередь, снижает токсическое действие проникающих в клетку солей. Это положение основано на общеизвестных фактах — степень самоохлаждения листа обуславливается интенсивностью его транспирации, а с понижением температуры снижается токсическое действие солей на растение.

В условиях хлоридного засоления у растений наблюдается иная реакция на солевое воздействие. Проникающие в растения соли обуславливают резкое снижение интенсивности транспирации и увеличение объема клеток, которые берут на себя как бы водозапасающую функцию. При этом повышение содержания воды в клетке может идти не только в вакуоле, но и в самой протоплазме в силу ее набухания. На возможность набухания протоплазмы у галофитов под влиянием ионов хлора указывал еще в 1928 г. Штокер (Stocker, 1928).

С этой точки зрения объяснимы имеющиеся в литературе противоречия по вопросу об интенсивности водообмена растений, произрастающих в природных условиях. В условиях поля водообмен растений также изменяется в зависимости от качества засоления почвы.

Наши исследования, проведенные в условиях поля при хлоридно-сульфатном засолении, показывают, что расход воды хлопчатником на процесс транспирации зависит от степени угнетения растений; чем больше угнетено растение, тем меньше оно расходует воды на процесс транспирации, так как испаряющая поверхность

Таблица 58

Изменение физико-химических свойств протоплазмы листьев хлопчатника в зависимости от типа солевого состава почвы (по Строгонову и Иваницкой, 1954)

Тип солевого состава почвы	Сосущая сила, атм	Осмотическое давление, атм	Вязкость протоплазмы клеток эпидермиса. Время плазмолиза, мин	Эластичность протоплазмы клеток эпидермиса. Время обрыва протоплазмы, мин		Устойчивость к обезвоживанию					
				начало	полное	число живых клеток в поле зрения	содержание воды в листе				
							до опыта	после опыта через:			
				5 ч	15 ч						
Контроль	8,17	9,58	15	45	—	3,7	77,71	61,52	5,10		
Хлоридно-сульфатный	12,27	9,61	54	20	—	26,5	77,07	67,39	7,71		
Сульфатно-хлоридный	18,57	13,25	136	10	20	14,6	79,49	69,87	10,72		

Таблица 59

Изменение содержания минеральных элементов в листьях хлопчатника в зависимости от качества засоления почвы (в % на абсолютно сухое вещество) (по Строгонову, 1961)

Тип солевого состава почвы	Элементы										
	общий N	P ₂ O ₅	K	Na	Ca	Mg	SiO ₂	Fe ₂ O ₃	Al ₂ O ₃	Cl	SO ₄
Контроль	4,323	0,982	2,436	0,126	2,092	0,784	2,708	0,235	0,546	0,471	0,492
Сульфатный	4,425	0,759	2,518	0,432	1,831	1,097	4,030	0,179	0,654	0,833	0,853
Хлоридный	3,034	0,607	2,277	2,736	1,875	0,806	2,551	0,223	0,855	3,170	0,426

у сильно угнетенного хлопчатника значительно меньше, чем у неугнетенных растений.

Однако при близком залегании грунтовых вод интенсивность транспирации хлопчатника возрастает по мере увеличения засоленности почвы. Иначе говоря, и в условиях засоления при хорошем водоснабжении не исключена высокая интенсивность водообмена растений.

На основании изложенного мы не можем полностью принять категорическое утверждение о том, что снижение интенсивности водообмена является показателем приспособления растений к засолению почвы. Подобная точка зрения приемлема лишь в отношении растений, произрастающих в условиях преобладания хлористых солей в субстрате. Следует отметить и то, что понятие о физиологической сухости засоленной почвы, которое развивал Шимпер (Schimper, 1898), при объяснении ксероморфности солончаковых растений может быть принято условно лишь к сульфатному типу сильно засоленной почвы.

Изучается также соотношение минеральных элементов в листьях растений в зависимости от качества засоления почвы (табл. 59).

У растений в условиях сульфатного засоления по сравнению с хлоридным увеличивается содержание P_2O_5 , K, Mg, SiO_2 , SO_4 и снижается количество Na, F_2O_3 , Al_2O_3 , Cl, тогда как содержание Ca практически не изменяется. Однако если сопоставить соотношение Na и Ca у растений в условиях разнокачественного засоления, то оно будет далеко не одинаковым, что несомненно отражается на интенсивности хода ряда физиологических процессов, в частности на синтезе пектиновых веществ.

В исследованиях Г. Р. Матухина и Н. В. Жуковской (1961), проведенных с радиоактивным фосфором P^{32} , также указывается, что интенсивность поступления этого элемента в органы ячменя и томатов зависит от типа солевого состава почвы. Авторами установлено, что в условиях сульфатно-хлоридного и хлоридного засоления поступление фосфора в растения снижается по сравнению с хлоридно-сульфатным и сульфатным засолением.

Следовательно, в условиях засоления происходит явное нарушение количественного соотношения в минеральных элементах растения, причем оно более резко выражено при хлоридном, чем при сульфатном, засолении. Иначе говоря, при сульфатном засолении минеральное питание растений складывается более благоприятно, чем при хлоридном засолении.

Специфическое действие ионов на растение проявляется особенно четко в условиях сильного засоления или при резком повышении концентрации солей в субстрате.

В условиях сильного засоления нередко наблюдается солевое отравление растений. Первые признаки солевого отравления внешне проявляются у одних растений в выцветании хлорофилла, у других — в побурении отдельных участков листа. Выцветание хлоро-

филла сопровождается снижением прочности связи зеленого пигмента с белками хлоропластов. Это состояние некробиоза имеет обратимый характер. В благоприятных условиях ранее пожелтевшие участки листа приобретают зеленую окраску.

Прогрессирующий некробиоз вызывает резкое нарушение обмена веществ, что приводит к накоплению промежуточных продуктов обмена веществ, токсически действующих на растение.

Некоторые косвенные данные позволяют отметить, что вещества, образуемые в некрозах у растений при хлоридном и сульфатном засолении, различаются как по химическим свойствам, так и по характеру своего распределения. Есть основание полагать также, что клетки, находящиеся в состоянии некробиоза и в посмертном состоянии, являются своеобразными центрами по образованию токсических веществ. Эти вещества, передвигаясь по нормальным клеткам и отравляя их, обуславливают тем самым прогрессирующий некробиоз клеток и некроз отдельных участков органа.

При явно выраженном солевом отравлении растений в резкой форме проявляется ионный эффект. Под ионным эффектом мы понимаем ответную реакцию растений, которая проявляется в характером изменения обмена веществ или в специфическом морфолого-анатомическом изменении под влиянием определенных ионов. В наших опытах ионный эффект мы наблюдали, когда при внезапном засолении Na_2SO_4 гибель растений сопровождалась отмиранием и сбрасыванием листьев, тогда как при отравлении отмершие листья не опадали. В данном случае, очевидно, сказывается специфическое действие ионов Cl и SO_4 на процессы, обуславливающие ускорение или замедление отделяющего слоя у листьев растения (Строгонов, 1958).

Наряду с этим в листьях солеотравленных растений снижается степень оводненности тканей, падает содержание глюкозы, повышается количество свободных аминокислот и резко возрастает активность пероксидазы. Подобное изменение в обмене веществ наиболее резко проявляется у растений, подвергавшихся внезапному засолению NaCl .

Сильное засоление почвы, вызывая солевое отравление отдельных растений, в то же время является условием, при котором резко проявляются индивидуальные свойства растений. Именно в этих условиях у растений в процессе их приспособления возникают и разнообразные формообразовательные и формативные изменения. Таким образом, биологическая разнокачественность отдельных растений в пределах сорта дает возможность изучать явление индивидуальной солеустойчивости и вести методом индивидуального и группового отбора выделение наиболее приспособленных к засолению почвы экземпляров.

Активная сопротивляемость растений вполне устанавливается по выцветанию хлорофилла листьев хлопчатника, вегетирующего на почвах с различной степенью засоления. В условиях опыта в

листьях растений с более засоленной почвы выцветание хлорофилла идет значительно медленнее и в меньшем размере, чем в листьях растений, обитающих на менее засоленной почве. Наблюдения за солевым отравлением хлопчатника в условиях естественного засоления позволяют считать, что степень выцветания хлорофилла обусловлена приспособлением растений к вредному действию солей. Попытка применить эту реакцию с целью определения солеустойчивости сортов хлопчатника, вегетирующих в отсутствие засоления, не дала положительных результатов. Очевидно, данная реакция является не признаком солеустойчивости сорта, а свойством приспособившегося растения, т. е. солеустойчивость сорта проявляется только при условии воздействия солей на растения. В этом отношении мы имеем некоторую аналогию с засухоустойчивостью и морозоустойчивостью (Строгонов, 1949).

Характерные физиолого-анатомические изменения растений, произрастающих в условиях разнокачественного засоления, обуславливают и различное отношение их к другим неблагоприятным факторам внешней среды. Растения, произрастающие в условиях хлоридного засоления, имеют более высокую степень солеустойчивости, но в то же время они менее засухоустойчивы, жароустойчивы и холодоустойчивы по сравнению с растениями с сульфатного засоления (Строгонов, 1958).

Представляет интерес тот факт, что качество засоления субстрата вызывает у растений специфические приспособительные реакции к той или иной соли. Доказательством этому могут служить результаты исследования П. А. Генкеля (1960) по применению метода предпосевого повышения солеустойчивости растений с учетом качества засоления почвы. На основании его опытов можно сказать, что в условиях засоления почвы Na_2SO_4 предпосевная обработка семян проса MgSO_4 дает больший эффект, чем обработка семян NaCl . Однако при засолении почвы NaCl больший эффект получается уже от обработки семян NaCl , чем от MgSO_4 . Следовательно, обработка семян солями NaCl и MgSO_4 вызывает у растений специфические приспособительные изменения; в одном случае повышается устойчивость к NaCl , а в другом — к Na_2SO_4 .

ЗНАЧЕНИЕ РАЗНОКАЧЕСТВЕННОСТИ ЗАСОЛЕНИЯ ДЛЯ НИЗШИХ ОРГАНИЗМОВ

Результаты наших исследований показывают, что почвенные микроорганизмы, как и высшие растения, по-разному реагируют на различные типы солевого состава почвы. Так, например, в корневой зоне хлопчатника в условиях хлоридного засоления (0,3%) возрастает число актиномицетов и грибов (из рода *Penicillium* и грибов, разрушающих клетчатку). При сульфатном засолении увеличивается число грибов из рода мукоровых. В видовом составе бактериальной флоры наблюдается некоторая перегруппировка.

При хлоридном засолении возрастает число *Bac. megatherium*, при сульфатном засолении — число *Bac. mesentericus*, *Bac. cereus*, *Bac. idosus* и *Bac. agglomeratus*.

Очевидно, корневые выделения растений играют существенную роль в жизнедеятельности почвенных микроорганизмов, а в условиях засоления нередко определяют и степень их солеустойчивости. В условиях незасоленной почвы корневые выделения растений стимулируют рост азотобактера, неспорообразующих бактерий, пигментных, флуоресцирующих и микобактерий. Наряду с этим наблюдается уменьшение числа миксобактерий, грибов, разрушающих клетчатку, и грибов-нитрификаторов.

Есть основания полагать, что корни растений, произрастающие на разных типах солевого состава почвы, вследствие измененного обмена веществ выделяют во внешнюю среду вещества с неодинаковой интенсивностью и разнородные по химическому строению и биологической значимости для микроорганизмов. Вследствие этого в ризосфере растений, произрастающих на разных типах солевого состава почвы, бактериальный и грибной состав изменяется как в количественном, так и качественном отношении (Наумова, Строгонов, 1958).

КЛАССИФИКАЦИЯ ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВ В СВЯЗИ С СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬЮ РАСТЕНИЙ

Факты, установленные нами, и данные других авторов убеждают нас в том, что качество засоления почв имеет большое значение в солеустойчивости как для высших, так и для низших организмов.

Между тем до настоящего времени нет единой общепринятой подробной классификации засоленных почв, которая учитывала бы качество засоления. Отсутствие такой классификации нередко является причиной ряда недоразумений и неясностей при описании опытов и интерпретации полученных результатов. Это побудило нас совместно с почвоведом (Ковда, Егоров, Муратова и Строгонов, 1960) разработать классификацию почв для полевых сельскохозяйственных культур, обладающих средней солеустойчивостью. Приведенные в табл. 60 градации по степени засоления почв даны с учетом достаточного водоснабжения растений.

Выше уже отмечалось, что засоление почвы создает неблагоприятные условия для роста, развития и формирования урожая растений. Величина урожая в условиях засоления определяется многими причинами и в первую очередь биологической природой растения, количеством и качеством солей в почве и эффективностью агротехнических мероприятий. Вследствие этого борьба с засолением почв ведется как в направлении использования мелиоративных мероприятий, так и применения специальных агроприемов и биологических методов повышения солеустойчивости растений.

**Классификация засоленных почв по степени и качеству засоления для полевых культур
(по Ковде, Егорову, Муратову и Строгонову, 1960)**

Состояние с.-х. растений, характеризующихся средней солеустойчивостью	Степень засоления почв	Тип солевого состава почвы						
		содовый	хлоридно-содовый и содово-хлоридный	сульфатно-содовый и содово-сульфатный	хлоридный	сульфатно-хлоридный	хлоридно-сульфатный	сульфатный
		содержание водорастворимых солей (сумма солей или плотный остаток) в горизонте максимального скопления солей в пределах 0—60 см, %			содержание водорастворимых солей (сумма солей или плотный остаток) в среднем для слоя 0—100 см, %			
Хороший рост и развитие (выпадов растений нет, урожай нормальный)	практически незасоленные (или очень слабо засоленные)	< 0,10	< 0,15	< 0,15	< 0,15	< 0,20	< 0,25	< 0,30
Слабое угнетение (выпады растений и снижение урожая на 10—20%)	слабо засоленные	0,10—0,20	0,15—0,25	0,15—0,30	0,15—0,30	0,20—0,30	0,25—0,40	0,30—0,60
Среднее угнетение (выпады растений и снижение урожая на 20—50%)	средне засоленные	0,20—0,30	0,25—0,40	0,30—0,50	0,30—0,50	0,30—0,60	0,40—0,70	0,60—1,0
Сильное угнетение (выпады растений и снижение урожая на 50—80%)	сильно засоленные	0,30—0,50	0,40—0,60	0,50—0,70	0,50—0,80	0,60—1,0	0,70—1,20	1,0—2,0
Выживают единичные растения (урожай практически отсутствует)	солончаки	> 0,50	> 0,60	> 0,70	> 0,80	> 1,0	> 1,20	> 2,0

В настоящее время уже можно говорить о том, что растения приспосабливаются не вообще к засолению, а к отдельному типу солевого состава почвы. Своеобразные условия, создаваемые различными типами солевого состава почвы, и биологические свойства растительного организма определяют пути приспособления растений к засоленному субстрату. Образно говоря, типы солевого состава почвы являются своеобразными формообразующими факторами, создающими в пределах сорта и вида экологические формы растений с характерными физиологическими и анатомо-морфологическими признаками.

Поскольку для сельского хозяйства представляют ценность не вообще солеустойчивые растения, а растения, совмещающие свойства солеустойчивости и продуктивности, т. е. урожайности, в связи с этим следует различать биологическую и агрономическую солеустойчивость растений (Строгонов, 1958). Биологическая солеустойчивость — это способность растений в условиях сильного засоления осуществлять полный цикл своего развития с пониженной интенсивностью накопления органического вещества. У таких растений подавляются процессы роста, развития и формирования урожая. По внешнему виду это низкорослые растения с резко сниженным урожаем, и для сельского хозяйства они не представляют практической ценности. Агрономическая солеустойчивость — это способность растений в условиях умеренного засоления осуществлять полный цикл своего развития и давать в этих условиях продукцию, удовлетворяющую практику сельского хозяйства. Эти растения обладают большим диапазоном приспособительных реакций к засолению почвы. Обмен веществ у таких растений уравновешен в отношении условий засоленных почв.

Физиология солеустойчивости растений является теоретической основой для разработки специальных агротехнических мероприятий, методов повышения солеустойчивости растений, селекции при выведении солеустойчивых сортов и в организации семеноводства в районах с засоленными почвами.

На основании результатов собственных исследований и анализа литературных данных мы приходим к выводу, что степень солеустойчивости растений нельзя характеризовать лишь по содержанию хлора или общим содержанием солей в почве, так как одни растения устойчивы к хлористым солям, но неустойчивы к сернокислым, а другие характеризуются устойчивостью к сернокислым, но неустойчивы к хлористым и т. д.

Вследствие этого при разработке классификации солеустойчивости культурных растений необходимо указывать предельную концентрацию солей определенного типа солевого состава почвы. Подобный способ оценки солеустойчивости растений позволит установить степень сульфатостойчивости, хлоридостойчивости, содоустойчи-

ности и солонцеустойчивости различных сельскохозяйственных культур.

В свете этих представлений с нашей точки зрения возникает необходимость общее понятие о солеустойчивости растений разделить на сульфатоустойчивость, хлоридоустойчивость, содоустойчивость и солонцеустойчивость (Строгонов, 1960).

Учитывая специфические реакции растений на качество засоления, практические мероприятия, используемые с целью повышения урожая сельскохозяйственных культур, должны быть строго дифференцированы в зависимости от типа солевого состава почвы.

При получении солеустойчивых сортов могут быть использованы методы искусственного отбора и внутрисортного скрещивания, длительного культивирования растений на засоленной почве и предпосевного повышения солеустойчивости.

Получение солеустойчивых форм растений представляет интерес не только для повышения их урожая, но имеет большое значение и при освоении засоленных и мелиоративных земель. Без закрепления сельскохозяйственными культурами освоенных засоленных земель (еще окончательно не промытых) они вновь могут засоляться, иногда в большей степени, чем до начала их освоения. Поэтому на рассоленных почвах вводится специальный переходный севооборот, в котором используются растения-освоители. В качестве освоителей высеваются такие солеустойчивые растения, как подсолнечник, свекла, озимый ячмень, сорго, чумиза, шабдар, суданка, люцерна и многие другие культуры. Культуры-освоители и особенно травосмеси, по данным многих авторов, значительно улучшают водно-физические свойства почвы вследствие выноса большого количества натрия (например, подсолнечник), что приводит к изменению состава поглощенных оснований. Благодаря обильной надземной и подземной массе они обогащают почву питательными веществами и восстанавливают ее структуру. Расходуя большое количество воды на транспирацию за счет главным образом пониженных горизонтов, они способствуют снижению уровня грунтовых вод и интенсивности капиллярного передвижения солей к поверхности почвы. Таким образом, при сочетании мелиоративных и агротехнических мероприятий растения-освоители могут способствовать рассолению почвы и значительно повысить ее плодородие.

МЕТОДЫ ПОВЫШЕНИЯ СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Установленные закономерности в приспособлении растений к засолению почвы и закреплению свойств солеустойчивости в потопстве послужили основой для разработки разнообразных методов повышения солеустойчивости растений. Многочисленные исследования свидетельствуют о целесообразности в районах с засоленными почвами широкого использования семян и посадочного материала местного происхождения (Сергеев, 1936; Кружилин, 1940; Аманов, 1942; Строгонов, 1950, 1954, 1958; Бурьгин, 1952;

Цветкова, 1953; Севастьянов, 1954; Шахов, 1956; Матухин, 1958, 1960; Агакишиев, 1957). Мы рекомендуем использовать потомство лишь тех растений, произрастающих на засоленной почве, которые обладают наиболее ярко выраженными свойствами приспособления и высокой продуктивностью. Такие растения, в частности хлопчатник, нередко можно встретить на солончаковых пятнах, на поверхности которых четко вырисовываются выцветы солей. При разном потомстве таких растений на засоленных почвах и при повторном отборе семян наиболее приспособленных и урожайных растений можно значительно повысить солеустойчивость и урожайность данного сорта. Это обосновывается тем, что при ежегодно повторяющихся условиях внешней среды (засоление) приспособительные свойства и продуктивность растений повышаются и закрепляются в потомстве.

Таблица 61

Урожай томатов в условиях засоления по годам (по Матухину и Бойко, 1954)

Вариант опыта	Вес воздушно-сухой массы, г на 1 растение	Общий вес плодов	
		г	%
Контроль (без засоления)	32,0	344,85	303,4
Год вегетации — 1-й	11,37	111,80	100,0
» » — 2-й	14,85	124,87	110,8
» » — 3-й	16,30	133,20	119,1
» » — 4-й	17,06	139,59	124,1
» » — 5-й	18,78	168,97	151,1

Согласно исследованиям Г. Р. Матухина и Л. А. Бойко (1954), устойчивость растений к засолению почвы, приобретаемая в течение вегетации, передается потомству, а растения последующих поколений отличаются повышенной солеустойчивостью и урожайностью. Авторы провели опыты с томатами, которые в течение нескольких лет выращивались на искусственно засоленной почве (табл. 61).

Исходя из представления о том, что растения в начальной фазе развития наиболее легко приспособляются к условиям внешней среды, П. А. Генкель с сотрудниками разработал ряд методов повышения солеустойчивости растений (Генкель и Колотова, 1940; Генкель, 1954, 1960). В основу этих методов положен принцип солевого воздействия на семена, причем время обработки семян и применяемые концентрации солей изменялись в зависимости от биологических свойств растений и условий выращивания (степень и качество засоления). Испытания предложенных методов предпосевного повышения солеустойчивости растений показали, что с помощью их можно значительно повысить урожай различных сельскохозяйственных культур на засоленных почвах (табл. 62; рис. 48, 49).

Представляет интерес то, что, по данным авторов, свойства солеустойчивости, приобретенные растениями после однократной обработки семян, передаются потомству. Предложенный П. А. Генкелем принцип предпосевного повышения солеустойчивости растений путем солевых воздействий лежит в основе различных способов, разработанных В. А. Ковдой (1947), А. К. Носовым (1953), Д. Агакишиевым (1954), Л. Н. Горевым (1954).

Как известно, в силу неравномерного накопления солей даже в пределах одного поля наблюдается различная степень засоления



Рис. 48. Влияние предпосевных обработок семян на урожай проса при засолении почвы Na_2SO_4 (0,3% на сухую почву по SO_4):

1 — семена не обрабатывались, 2 — семена обрабатывались раствором MgSO_4 (0,2%), 3 — семена обрабатывались раствором NaCl (3%)



Рис. 49. Влияние предпосевных обработок семян на урожай проса при засолении почвы NaCl (0,3% на сухую почву по Cl):

1 — семена не обрабатывались, 2 — семена обрабатывались раствором NaCl (3%), 3 — семена обрабатывались раствором MgSO_4 (0,1%)

почвы. Наряду с практически незасоленной почвой на поле встречаются сильно засоленные участки и солончаковые пятна. Вследствие этого на отдельных участках поля хлопчатник резко различается как по урожайности, так и по степени приспособления, т. е. по солеустойчивости. Растения, произрастающие на слабо засоленных участках, дают относительно высокий урожай, но степень приспособления их к засоленности почвы сравнительно невелика. У хлопчатника на сильно засоленном участке наблюдается обратная закономерность — низкая урожайность сочетается с высокой приспособляемостью к засолению. В связи с этим возникла мысль, что при выведении солеустойчивых сортов следует использовать

Таблица 62

Влияние предпосевной обработки семян на урожай проса в условиях засоления
(по Генкелю, 1954 и Цветковой, 1953)

Степень засоления участка	Вариант опыта	Урожай	
		ц/га	%
Средняя	необработанные семена обработанные 3%-ным раствором NaCl	7,0	100
		10,3	147
Сильная	» 6%-ным » необработанные семена обработанные 3%-ным раствором NaCl	9,5	135
		6,0	100
»	» 6%-ным »	7,8	130
»	» 6%-ным »	8,7	145

внутрисортовое скрещивание растений, различно приспособленных к засолению почвы. Наши опыты (Строгонов, 1950, 1954, 1958) показывают, что внутрисортовое скрещивание хлопчатника, различающегося между собой по степени приспособления и по урожайности, заметно увеличивает вес сырца коробочки (табл. 63).

Таблица 63

Влияние внутрисортового скрещивания хлопчатника на вес сырца коробочки
(по Строгонову, 1954)

Засоление участка	Вариант опыта	Средний вес сырца коробочки	
		г	% от контроля
Слабое	контроль * опыт **	6,01	100,0
		7,28	121,1
Сильное	контроль опыт	4,65	100,0
		5,27	113,3

* Без внутрисортового скрещивания.

** С внутрисортовым скрещиванием.

У хлопчатника, выращенного из семян от внутрисортового скрещивания, в условиях засоления повышается солеустойчивость и урожайность по сравнению с контрольными растениями (табл. 64).

Поскольку в описанных выше опытах использовалось внутрисортовое скрещивание, то естественно, что расщепления признаков у потомства не наблюдалось. Это дает право рекомендовать раз-

работанный и теоретически обоснованный нами метод внутрисортového скрещивания как средство повышения солеустойчивости и продуктивности растений.

Таблица 64

Урожай хлопчатника, выращенного из семян от внутрисортových скрещиваний (по Строгонову, 1954)

Заселение участка	Вариант опыта	Число коробочек на куст			Вес сырца, г	
		18/IX	11/X	всего	одной коробочки	одного куста
Слабое	контроль*	4,6	6,7	11,3	5,69	64,3
»	опыт**	6,3	7,7	14,0	6,10	85,4
Сильное	контроль	3,7	8,6	12,3	6,10	75,0
»	опыт	4,8	12,3	17,1	5,68	97,1

* Без внутрисортového скрещивания.

** С внутрисортovým скрещиванием.

ДИАГНОСТИКА СОЛЕУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Весьма важно уметь диагностировать степень солеустойчивости растений. На современном уровне развития науки в этом вопросе основными методами могут быть взяты методы сравнительной оценки солеустойчивости; иногда за стандарт берется наиболее солеустойчивый сорт растений. При использовании сравнительных методов наиболее правильные показатели можно получить лишь при диагностике систематически близких форм, т. е. лучше всего форм в пределах вида (сортовой состав).

Методы диагностики солеустойчивости растений могут приобрести большое значение для семеноводческой и селекционной работы. Отбор семян у солеустойчивых растений для этой цели должен, по нашему мнению, проводиться с предварительной диагностикой на солеустойчивость тех именно растений, которые отличаются наибольшей урожайностью на засоленной почве.

Одним из методов оценки солеустойчивости может служить проращивание семян в солевых растворах. Однако недостатком данного метода является то, что он дает представление лишь о солеустойчивости растений в начальные фазы их развития, в то время как для полного представления необходимо знать степень солеустойчивости растений в течение всего онтогенеза, так как это свойство не остается постоянным, а меняется в зависимости от фазы развития.

В свое время нами (Строгонов и Остапенко, 1941) был предложен метод определения солеустойчивости растений по интенсивности разрушения хлорофилла у листьев, помещенных черешками в растворы солей. Этот метод основан на признании наличия устойчивой системы хлорофилл — белок у растений, обладающих повы-

шенной солеустойчивостью (Строгонов и Иваницкая, 1954). Листья растений, срезанные под водой, помещают в водную вытяжку из засоленной почвы, в соленую грунтовую воду или в растворы солей с концентрацией солей 2—4%. Для предохранения листьев от подвядания опыт производят на рассеянном свете. Показателем степени солеустойчивости растений является быстрота появления солевых пятен вследствие разрушения хлорофилла под влиянием солей. У солеустойчивых растений разрушение хлорофилла обычно начинается позже и идет менее интенсивно, чем у несолеустойчивых растений (рис. 50).

П. А. Генкелем и С. С. Колотовой (1943) был предложен сравнительный макроскопический метод определения солеустойчивости хлопчатника. Отрезанные от растения листья хлопчатника погружают черешками в 0,1 М раствор хлористого, или лучше сернокислого натрия. Колбы с растениями экспонируют на прямом солнечном свете. Через 30—

60 мин на листьях появляются пятна от солевых ожогов. Быстрота появления солевых ожогов и их площадь на листе служат мерилем степени солеустойчивости, которая выражается по пятибалльной глазомерной шкале (нет пятен, очень слабые пятна, слабые, сильные и очень сильные пятна). Кроме того, был разработан микроскопический метод определения солеустойчивости, применимый для разных растений. По этому методу срезы растения (эпидермис листа) погружают на несколько часов в 1,0 М раствор NaCl, затем подсчитывают число плазмолизированных клеток, встречающихся в поле зрения микроскопа и выводят среднюю величину (из подсчета пяти полей зрения). Время выдерживания срезов в солевом растворе определяется предварительным опытом (Генкель, 1950). Однако все эти методы применимы лишь к растениям, выращиваемым в условиях засоления.

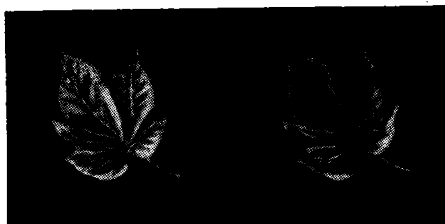


Рис. 50. Интенсивность разрушения хлорофилла у листьев несолеустойчивого (слева) и солеустойчивого (справа) хлопчатника, помещенных черешками в растворы солей

АГРОТЕХНИЧЕСКИЕ МЕРОПРИЯТИЯ НА ЗАСОЛЕННЫХ ПОЧВАХ

Помимо прямых методов разрабатываются и такие косвенные методы повышения солеустойчивости растений, как предпосевная замочка и яровизация семян в растворах питательных веществ и микроэлементов (Аманов, 1942; Новиков, 1949; Школьник, 1950). Все эти мероприятия, несомненно, создают благоприятные условия для роста и формирования урожая растений в условиях засоления.

Как уже было указано, промывные и чрезмерные вегетационные поливы, обедняя почву питательными веществами, не всегда обес-

печивают ее полную рассоляемость. Естественно, что подобные почвы для повышения их плодородия следует обогащать минеральными и особенно органическими удобрениями. Необходимо принимать меры и к повышению плодородия слабо и средне засоленных почв, так как в этих условиях некоторые питательные вещества, как например PO_4 , переходят в трудноусвояемую форму. В. А. Ковда (1940, 1947, 1949) провел широкие исследования нарушения минерального питания растений, произрастающих на засоленных почвах. Для характеристики расстройств минерального питания растений достаточно привести данные из его работы по минеральному составу всходов хлопчатника, угнетенного солями (табл. 65).

Таблица 65

Минеральный состав всходов хлопчатника в % на абсолютно сухое вещество (по Ковде, 1949)

Состояние хлопчатника	SiO_2	Al_2O_3	Fe_2O_3	P_2O_5	Cl	SO_4	Ca	Mg	K	Na	Всего минеральных веществ
Нормальное	0,72	0,47	0,08	0,58	1,54	3,83	3,35	0,81	4,67	0,41	16,10
Слабо угнетенные	1,26	0,06	0,11	0,47	0,85	3,34	3,55	0,87	3,34	0,20	14,17
Угнетенные	5,16	0,19	0,46	1,62	1,56	2,03	1,83	0,87	3,50	0,54	17,00
Сильно угнетенные	5,02	0,14	0,41	2,11	2,84	3,05	1,26	1,10	3,54	1,22	20,73

В угнетенных растениях, особенно в фазу всходов, значительно повышается содержание SiO_2 (в 4—5 раз), Al_2O_3 (в 3—5 раз), P_2O_5 (в 3—5 раз), Cl (в 2—3 раза), Mg и Na (в 2—6 раз). При этом наблюдается недостаточное поступление таких важных элементов минерального питания, как Ca, Fe, K, Mn. По мнению автора (1947), «физиологическая недоступность» этих питательных веществ для растений в условиях засоления объясняется тем, что высокая концентрация солей в почве понижает степень диссоциации и способствует выпадению части соединений из раствора в осадок. Кроме того, высокое осмотическое давление почвенного раствора затрудняет поступление минеральных веществ в корни растения.

По данным опытов И. Липкинда (1939), на фоне сильного хлоридного засоления почвы наблюдается пониженное поступление нитратов в органы хлопчатника. Согласно мнению А. В. Владимировой (1935), Cl, поступая в большем количестве в растение, чем SO_4 , обуславливает и большее поглощение NH_4 за счет снижения поступления NO_3 .

Как показали наши исследования (Строгонов, 1949, 1958; Строгонов и Остапенко, 1946), проведенные в Ферганской долине, вынос и накопление азота хлопчатником в течение вегетации идет с

Вынос азота целым растением на участках с различным засолением в мг на одно растение (по Строгонову, 1949)

Дата		Засоление участка		
опыта	полива	слабое	среднее	сильное
23/V	—	7,4	4,2	3,6
28/V	—	8,9	5,0	3,7
3/VI	4/VI	13,4	6,6	4,2
9/VI	»	25,8	20,4	3,8
15/VI	—	49,5	22,6	6,6
27/VI	28/VI	1125,0	51,7	17,5
9/VII	—	391,4	179,8	58,6
15/VII	16/VII	458,8	170,5	61,0
21/VII	—	805,4	342,5	92,5
2/VIII	3/VIII	1122,1	676,9	314,2
8/VIII	—	1058,8	496,5	315,7
20/VIII	—	1369,2	916,1	609,3
26/VIII	—	1281,3	1070,1	957,2

различной интенсивностью и зависят как от степени засоления и содержания воды в почве, так и от возраста.

Из данных табл. 66 видно, что с повышением засоления почвы вынос и накопление азота хлопчатником резко снижаются. При неблагоприятных условиях водного режима накопление азота в большей степени снижается у растений со среднее и сильно засоленных участков. Хлопчатник с сильно засоленной почвы медленнее реагирует на полив по сравнению с хлопчатником со слабо засоленных участков. У растений с сильно засоленной почвы остается последствие «водного голодания».

Расстройство минерального питания и дефицит важнейших элементов естественно нарушают цикл развития растений на засоленных почвах. Казалось бы, наиболее простым путем улучшения минерального питания растений является внесение в засоленную почву удобрений и особенно подкормок в течение вегетационного периода. Но, как указывает В. А. Ковда (1947), внесение удобрений и подкормки не всегда дают должный эффект. Высокая концентрация почвенного раствора засоленных почв приводит к тому, что некоторые питательные вещества (например, PO_4) могут переходить в осадок. Легко же растворимые удобрения, такие, как аммонийные и калийные соли азотной и серной кислот и в особенности калийная соль, будут способствовать повышению концентрации солей в почве и увеличению их токсичности для растений. Поэтому эффективность использования удобрений с целью повышения солеустойчивости растений может быть решена лишь при одновременном уменьшении количества легкорастворимых солей в почве. Поэтому для улучшения минерального питания расте-

ний на засоленных почвах рекомендуется более широко использовать органические удобрения и, в частности, навоз, а также внекорневые подкормки в сочетании с минеральными удобрениями, внесимые в почву.

При внесении навоза улучшается структура почвы, происходит обогащение питательными веществами и повышается водопроницаемость, что способствует ее рассолению вследствие снижения интенсивности процессов капиллярного выноса солей в верхние горизонты почвы. Эффективность навоза в условиях засоления можно продемонстрировать, в частности, опытами, проведенными в Барабе В. А. Бабашиной и Н. Ф. Сульдиной (1946). Авторы показали, что внесение в почву 20 т навоза повышает урожай свеклы на 31,3 ц/га по сравнению с неудобренной почвой, а при внесении 40 т урожай увеличивается на 50,5 ц/га.

Изучение водообмена и водоснабжения растений, произрастающих на засоленных почвах, проводится как с точки зрения изменения физиологии водного режима растений, так и с целью теоретического обоснования и разработки рациональных поливных режимов для различных сельскохозяйственных культур. Соответствующие опыты показывают, что расход воды растением за вегетационный период по мере возрастания засоленности почвы резко снижается (табл. 67).

Таблица 67

Расход воды хлопчатником за вегетационный период на участках с различным засолением в Мильской степи Азербайджана (по Строгонову, 1958)

Степень засоления участка	Расход воды одним кустом хлопчатника, кг					Расход воды за вегетационный период	
	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	одним кустом хлопчатника, кг	хлопчатником, м ³ /га
Слабая . .	1,20	11,88	57,46	62,94	22,62	156,10	6514
Сильная . .	0,66	7,52	30,52	36,57	17,08	92,35	2695

Это объясняется тем, что у растений на засоленной почве нарушается водообмен, резко сокращается общая испаряющая площадь и главным образом площадь листовой поверхности. Вследствие этого и неодинаковой густоты стояния разница в количестве воды, израсходованной за вегетационный период на различно засоленных участках, достигает значительных величин.

Нарушение водного режима растений в условиях засоления и повышения их отзывчивости на задержку очередного полива вызвало необходимость проведения специальных исследований с целью выяснения нижнего предела оптимальной влажности почвы. В этом направлении обстоятельные исследования были проведены

Изменение водного режима хлопчатника на засоленной почве в зависимости от условий водоснабжения (по Рыжову, 1948)

Показатели	Орошаемый участок			Подсушенный участок		
	23/VII	29/VII	3/VIII	23/VII	29/VII	3/VIII
Содержание воды в листьях, %	80,10	76,10	76,90	76,50	73,80	71,40
Транспирация, г/ч на 1 г сырого в-ва листа	1,48	0,97	0,96	1,04	0,62	0,60
Сосушая сила листьев, атм	8,96	10,08	12,32	12,32	14,56	14,56
Влажность почвы, % к весу	21,60	19,10	18,80	20,10	18,10	16,30
Влажность почвы, % к влагоемкости . .	81,40	72,00	70,90	75,80	68,30	61,30

С. Н. Рыжовым (1948) с хлопчатником на средне засоленных, а по хлору — сильно засоленных почвах Ферганской долины Узбекистана.

Исследования проводились на орошаемом и подсушенном участках. Данные по изменению водного режима хлопчатника и почвы приведены в табл. 68.

Характеристика состояния хлопчатника в конце вегетации и данные урожая хлопка-сырца приведены в табл. 69.

Таблица 69

Изменение роста, развития и формирования урожая хлопчатника на засоленной почве в зависимости от условий водоснабжения (по Рыжову, 1948)

Варианты опыта	Высота растений, см	Число плодовых мест	Листьев:				Число коробочек	Вес одного растения, г	Доморозный сбор, г/га
			опало	подсохло	осталось	всего			
Орошаемый участок	74,6	23,0	6,0	2	30,2	38,3	11,2	58,6	20,50
Подсушенный участок	44,0	13,4	10,7	10	18,6	39,3	3,0	26,4	6,49

Данные табл. 68 показывают, что в условиях засоления при недостаточном водоснабжении в листьях хлопчатника снижается содержание воды и интенсивность транспирации, тогда как сосушая сила клеток возрастает. Недостаток воды в почве при засолении подавляет процессы роста, развития и накопления органической массы, результатом чего является резкое снижение урожая хлопка-сырца. На основании опытов С. Н. Рыжов (1948) приходит к выводу, что при влажности около 70% хлопчатник на засоленных почвах начинает испытывать недостаток в водоснабжении, а при влажности 60% — очень резко снижает урожай. По его мнению, влажность почвы перед поливами можно опускать не ниже 70% от

полевой влагоемкости независимо от плодородия фона, засоления почв (слабое) и минерализации грунтовых вод (слабая и средняя).

Таким образом, при разработке мероприятий, улучшающих водоснабжение растений на засоленных почвах, предусматривается снижение водоудерживающей силы почвы, разбавление концентрации солей в почвенном растворе и максимальное удовлетворение растений водой в течение всего вегетационного периода. Учитывая это, С. Н. Рыжов (1948), А. Т. Крапивина (1948), М. Д. Кушнirenко (1950), И. Н. Бейдеман (1954), X. Ф. Гумарова (1957) и др. рекомендуют на засоленных почвах в течение вегетационного периода поддерживать повышенную влажность почвы в корнеобитаемой зоне, что можно достигнуть путем частых поливов небольшими нормами и поливов при более повышенной влажности почвы. Кроме того, А. А. Шахов (1956) рекомендует менее солеустойчивые растения поливать более часто, а солеустойчивые — реже и большими нормами.

В последнее время начинают применять на засоленных почвах новый способ орошения путем дождевания. Это значительно улучшает водно-воздушный режим почв, снижает расход поливной воды и улучшает условия водоснабжения растений. Кроме того, при дождевании снижается уровень грунтовых вод. При таком способе полива урожай хлопка-сырца на засоленных почвах повышается на 4—5, а трав на 4,7 ц/га по сравнению с поливом по бороздам (Рымарь, 1953).

Несомненно, что рациональное орошение, обеспечивающее благоприятные условия водоснабжения растений, в сочетании с совершенными способами минерального питания будет содействовать как повышению урожая сельскохозяйственных культур, так и рассолению почвы. Следует отметить, что одновременное действие воды и питательных веществ может быть даже выше суммы отдельного влияния каждого из этих факторов (Рыжов, 1948).

Нам представляется, что применение дифференцированной агротехники на засоленных почвах позволит наиболее рационально и своевременно использовать поливную воду, удобрения и предохранить почву от вторичного засоления. Как уже указывалось, хлопчатник, произрастающий на одном поле, но на различно засоленных участках, в течение вегетации расходует воду на транспирацию крайне неравномерно.

Хлопчатник слабо засоленных участков в пересчете на гектар в течение вегетации расходует воды на процесс транспирации 6514 м^3 , тогда как в условиях сильного засоления всего лишь 2695 м^3 . Естественно, что при одновременном и равномерном поливе поля одни участки часто недополиваются, другие подвергаются переувлажнению, что при близком залегании грунтовых вод нередко обуславливают вторичное засоление почвы и ее заболачивание. Это исключает возможность создания оптимального водного режима соответственно состоянию растений и приводит к непроизводительному расходу большого количества поливной воды.

Аналогичная закономерность наблюдается и по минеральному питанию растений на засоленных почвах. Растение, произрастающее на одном поле, но не в одинаковых условиях засоления, с различной интенсивностью поглощает из почвы и накапливает в своих органах минеральные вещества. Так, например, по нашим расчетам, у хлопчатника слабо засоленных участков вынос азота на гектар равняется 98 кг, при среднем засолении он снижается до 71 кг, а при сильном — падает до 27 кг. Эти данные свидетельствуют о том, что потребность растений в воде и азоте изменяется не только в зависимости от роста и развития, но и от степени засоленности почвы. Способ выборочного внесения удобрений и внекорневые подкормки дают возможность лучше удовлетворить потребность растений в минеральных веществах и экономно расходовать удобрения.

Применение дифференцированной агротехники на засоленных почвах практически вполне осуществимо. Хотя засоление и концентрируется на отдельных участках поля, тем не менее выявляется одна общая закономерность, выражающаяся в том, что благодаря уклону орошаемого поля нижняя часть его бывает засолена в большей степени, чем верхняя. Поэтому вполне возможно нижнюю часть поля отделить от верхней и в зависимости от состояния растений производить поливы и внесение удобрений. Иначе говоря, на засоленных почвах должна применяться подвижная, дифференцированная агротехника.

В. М. Легостаев (1957) выдвинул положение о том, что засоление почвы в основном вызывается транспирацией культурными растениями слабо минерализованных грунтовых вод. Он указывает, что если транспирация растений и испарение грунтовой воды поверхностью почвы окажутся больше, чем оросительной, то при близком залегании минерализованных грунтовых вод неизбежно будет происходить засоление корнеобитаемого слоя почвы. И далее автор подчеркивает, что при снижении нормы вегетационных поливов недостающую влагу для своего развития растения берут из запаса грунтовых вод, причем в количестве, обратно пропорциональном размеру поливных норм. В результате находящиеся в грунтовых водах соли отлагаются в корнеобитаемом слое почвы.

По нашему мнению (Долгов, Строгонов, 1958), точка зрения Легостаева справедлива лишь в отношении начального процесса накопления солей в почве, при котором у растений еще не проявляются внешние признаки угнетения и они дают вполне удовлетворительные и даже повышенные урожаи (при хорошем водоснабжении). По мере дальнейшего накопления солей в почве, вызывающих явные признаки угнетения и даже гибель растений, идет главным образом физическое испарение капиллярно поднявшихся к поверхности почвы минерализованных грунтовых вод.

Следовательно, необходимо различать два этапа накопления солей в почве: начальный — биологический и завершающий — физический. Отсюда режим вегетационных поливов и осенне-зимних промывок должен быть построен с таким расчетом, чтобы ежегод-

но сбрасывать в грунтовые воды накопившиеся в корнеобитаемой зоне за вегетационный период соли и тем самым не допускать до критической (токсической) засоленности. Во избежание прогрессивного накопления солей в грунтовых водах необходимо также систематически удалять их за пределы поля путем дренажа.

В орошаемом земледелии важно решить вопрос и о возможности использования на орошение сельскохозяйственных культур минерализованных вод. Возможность использования солевых дренажно-грунтовых вод для поливной воды резко ограничивается вследствие содержания в них значительного количества вредных для растений солей. Поливные свойства грунтовых дренажных вод в первую очередь зависят от концентрации и состава растворенных в них солей и степени солеустойчивости растений. По исследованиям Е. М. Ковальской (1958), растения особенно чувствительны к засолению в самом начале вегетации и во время образования генеративных органов, в фазу бутонизации и цветения. Таким образом, на протяжении индивидуального развития растения его солеустойчивость не остается одинаковой. Некоторое снижение солеустойчивости в критический, в отношении засоления, период заставляет с большей осторожностью относиться к поливу соленой водой в этот период развития растений. Кроме того, как уже было отмечено выше, в условиях хлоридного засоления интенсивность транспирации растений резко снижается, тогда как у растений сульфатного засоления она значительно возрастает. Вследствие этого расход воды растениями на транспирацию в течение вегетационного периода будет изменяться и в зависимости от химизма поливной воды. В табл. 70 в качестве примера приведены данные, иллюстрирующие значение концентрации солей в поливной воде для урожая хлопка-сырца.

Урожай хлопка-сырца (см. табл. 70) находится в прямой зависимости от концентрации солей в поливной воде; чем выше концентрация солей в поливной воде, тем ниже урожай. Однако следует отметить, что использование соленых грунтово-дренажных вод для

Таблица 70

Урожай хлопка-сырца в зависимости от концентрации солей в поливной воде, ц/га (по Кабаеву, 1954)

Концентрация солей в поливной воде, г/л	Доморозный урожай хлопка-сырца		Общий урожай хлопка-сырца		Общий урожай хлопка-сырца за 2 года
	1952 г.	1953 г.	1952 г.	1953 г.	
0,2—0,5	27,93	29,36	36,18	30,25	66,43
2—2,6	24,02	24,90	34,88	25,11	59,99
4—5,2	23,93	20,44	31,37	20,85	52,22
6—7,8	22,74	18,38	28,63	19,01	47,64
8—10,4	23,95	18,95	28,71	19,34	48,05

орошения небезопасно для засоления почвы. Многие исследователи указывают на то, что длительное и неосторожное использование соленых вод может привести к значительному засолению почвы.

Обобщая данные ряда авторов, следует считать, что поливная вода с содержанием солей не более 1 г/л еще пригодна для орошения, а пользование водой с содержанием солей более 3 г/л не рекомендуется. Подобное деление, однако, является условным. В практике сельского хозяйства нередко используется для орошения вода при наличии в ней до 10 г/л солей без большого ущерба для урожая. Определяющими условиями использования соленых вод для полива являются содержание и соотношение солей в ней, количество оросительной воды и способ ее применения, физико-химические свойства почвы и возможность ее засоления, а также климатические особенности района — иначе говоря, все те факторы, которые, в свою очередь, и определяют водный режим растений. При условии искусственного дренажа и природного стока можно успешно использовать соленые грунтово-дренажные воды определенной концентрации, с учетом качества засоления, и получать урожай сельскохозяйственных культур там, где это встречает до сих пор серьезные препятствия.

В настоящее время нет сомнения в том, что при разработке практических мероприятий по борьбе с засолением почв необходимо строго учитывать химизм типов солевого состава почв. Иначе говоря, разработка агромероприятий, методов повышения солеустойчивости растений, селекция на солеустойчивость и семеноводство должны вестись с учетом химизма солевого состава почвы.

ЛИТЕРАТУРА

- Абуталибов М. Г. Тр. Бот. ин-та Азерб. филиала АН СССР, 9. Баку, 1940. Агабабян В. Р. Изв. АН Арм. ССР, 1953, 6, 12; 1955, 8, 8; Агакишиев Д. Автореф. канд. дисс. Ашхабад, 1954; Тр. Ин-та землед. АН Туркм. ССР, 1. Ашхабад, 1957. Аманов Х. Тр. Узб. филиала АН СССР, 1942, сер. 11, 5. Бабашина В. А. и Сульдина Н. Ф. Тр. Убинской опытно-мелиорат. станции, вып. 1. Новосибирск, 1946. Баславская С. С. Тр. Научн. ин-та по удобрениям и инсектофунгицидам, 130. М., 1936; Бюл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., 1946, 51, 2. Баталин А. Ф. Тр. СПб. об-ва естествоиспыт., 1875, 6. Бейдемман И. Н. Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, 9. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1954. Белкина В. И. Тр. шестой сессии АН Туркм. ССР 23—25 ноября 1953. Ашхабад, 1954. Березенко Г. З. Изв. АН Узб. ССР, 1950, 1; Тр. Ин-та им. Шредера, 24, II. Ташкент, 1960. Буровая Б. Н. Сб. «Физиол. и анатомия каучуконосов». М.—Л., Сельхозгиз, 1936. Бурьгин В. А. Автореф. докт. дисс. Ташкент, 1952. Викулина Л. А. Тр. Биол. н-и ин-та при Пермск. ун-те, 1938, 8, 1—2. Владимиров А. В. Химизм соц. землед., 1935, 3. Генкель П. А. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 5, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; Сб. «Пробл. бот.», 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950; «Тимирязевские чтения», 12. М., Изд-во АН СССР, 1954; Изв. АН СССР, сер. биол., 1960, 4. Генкель П. А. и Колотова С. С. Изв. АН СССР, сер. биол., 1940, 4; ДАН СССР, 1943, 39, 5. Генкель П. А. и Шахов А. А. Бот. ж., 1945, 30, 4. Генкель П. А., Колотова С. С. и Щербаков Н. Н. ДАН СССР, 1944, 42, 1. Голуш Б. М. Бот. ж., 1954, 39, 4. Горев Л. Н. Автореф. докт. дисс. М., 1954. Гумарова Х. Ф. Тр. Ин-та генет. и физиол. раст. АН Узб. ССР, 1. Ташкент, 1957. Долгов С. И., Строгонов Б. П. Хлопководство, 1958, 10. Иваничная Е. Ф. Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960.

Иконников С. И. Бюллетень 3. Сельхозгиз, 1934. Кабаев В. Е. Соц. сельск. хоз-во Узбекистана, 1953, 1; Тр. шестой сессии АН Туркм. ССР 23—25 ноября 1953. Ашхабад, 1954. Келлер Б. А. Дневник XII съезда русск. естествоиспыт., и врачей в Москве. М., 1910; Журн. Русск. бот. об-ва, 1920, 5; Вестн. опыт. дела. Воронеж, 1921, 1—2; Сб. «Итоги работ с.-х. опытно-учрежд. Средне-Черноземн. обл.», 1. Воронеж, 1923; Тр. лаб. эволюц. экол. раст. Моск. бот. сада АН СССР, 1. М., Изд-во АН СССР, 1940; Избр. соч. М., Изд-во АН СССР, 1951. Клышев Л. К. Автореф. докт. дисс. Л., 1957. Ковальская Е. М. Физиол. раст., 1958, 5, 5. Ковда В. А. Солончаки и солонцы. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1937; Соц. сельск. хоз-во Узбекистана, 1940; 7—8; Происхождение и режим засоленных почв. 1—II. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946—1947; Изв. Туркм. филиала АН СССР, 1949, 3; Значение дренажа в повышении плодородия почв. М., Изд-во АН СССР, 1956. Ковда В. А., Егоров В. В., Муратова В. С. и Строгонов Б. П. Бот. ж., 1960, 45, 8. Кокина С. И. и Попова З. Т. Бот. ж. СССР, 1940, 25, 6. Колосов И. И., Самыгин Ю. А. и Сорокина М. И. Тр. Комиссии по ирригацион., 8. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936. Крапивина А. Т. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1948. Кружилин А. С. Соц. зерновое хоз-во, 1940, 5. Крупенников И. А. Бот. ж. СССР, 1944, 29, 2—3. Кушниренко М. Д. Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 7, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950. Легостаев В. М. Хлопководство, 1957, 10. Липкинд И. Сов. хлопок, 1939, 7. Мазаева М. М. Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, 2. Матухин Г. Р. Автореф. докт. дисс. М., 1958; Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Матухин Г. Р. и Бойко Л. А. ДАН СССР, 1954, 96, 2; Уч. зап. Ростовск. ун-та, 1957, 28, 5. Матухин Г. Р. и Жуковская Н. В. Тезисы докл. конф. 6—10 февраля 1961. М., Изд-во АН СССР, 1961. Мурадова Н. Д. Автореф. канд. дисс. Кировабад, 1959. Наумова Н. А., Строгонов Б. П. Тр. Ин-та микробиол. АН СССР, 5. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1958. Новиков В. А. Тр. Узб. филиала АН СССР, сер. 11, 5. Ташкент, 1942; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 6, 2. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949. Новиков В. А., Садовская Р. О. ДАН СССР, 1939, 23, 3. Носов А. К. Тр. четвертой сессии АН Туркм. ССР. Ашхабад, 1953. Оганесян А. П. Сад и огород, 1954, 7. Окнина Е. З. Реф. н.-и. работ за 1944 г., ОБН АН СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945; Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 8, 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1953. Петросян Г. П. Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Пиунровский Б. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1952, 4; Научн. зап. Моск. ин-та инженеров водного х-ва, 1956, 10. Проценко Д. П. Выдавецтво Київського державного університету ім. Т. Г. Шевченка. Київ, 1956. Ратнер Е. И. Изв. АН СССР, сер. биол., 1945, 5; Минеральное питание растений и поглощательная способность почв. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950; ДАН СССР, 1953, 88, 2. Ратнер Е. И., Колосов И. И., Ухина С. Ф., Доброхотова И. Н. Казуто О. Н. Изв. АН СССР, сер. биол., 1956, 6. Рихтер А. А. Журн. опытно-агрономии Юго-Востока, 1927, 3, 2. Розов Л. П. Бюллетень 3. М., Сельхозгиз, 1934. Рубинштейн Д. Л. Физико-химические основы биологии. М.—Л., Госмедиздат, 1932. Рыжов С. Н. Орошение хлопчатника в Ферганской долине. Ташкент, 1948. Рымарь П. Сов. хлопководство, 1953, 8. Сабинин Д. А. Минеральное питание растений. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940. Саидов Д. К. Автореф. докт. дисс. Ташкент, 1960. Севастьянов В. И. Автореф. канд. дисс. Ростов-на-Дону, 1954. Селаври А. К. и Ранцан В. А. Тр. Комиссии по ирригацион., 8. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936. Сергеев Л. И. Тр. Комиссии по ирригацион., 8. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1936; Выносливость растений. М., «Советская наука», 1953; Сергеев Л. И. и Лебедев А. М. К теории физиологической стойкости культурных злаков. Бот. ж. СССР, 1936, 21, 2. Сергеев К. А. Бюл. Главн. бот. сада, 1952, 2. Скосырева А. Н. Вестн. АН СССР, 1944, 6. Соловьев В. А. Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Строгонов Б. П. ДАН СССР, 1946, 54, 9; Физиология солеустойчивости хлопчатника. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949; Сов. хлопководство, 1950, 42; Журн. общей биол., 1954, 15, 6; Acta Bot. Sinica, 1957, 6, 2; Растения и засоленные почвы. М., Изд-во АН СССР, 1958; Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960; в кн.: «Хлопчатник», т. 4. Ташкент, Изд-во

АН Узб. ССР, 1960а; Автореф. докт. дисс. Алма-Ата, 1961; Физиологические основы солеустойчивости растений (при разнокачественном засолении почвы). М. Изд-во АН СССР, 1962. Строгонов Б. П. и Остапенко Л. А. ДАН СССР, 1941, 30, 1; Докл. Всесоюзн. совещ. по физиол. раст., 1. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1946; ДАН СССР, 1946а, 54, 4. Строгонов Б. П. и Иваницкая Е. Ф. ДАН СССР, 1954, 98, 3; Физиол. раст., 1954а; 1, 2; Тезисы докл. выездн. сессии ОБН АН СССР. Казань, 1960. Строгонов Б. П. и Мурадова Н. Д. Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Строгонов Б. П., Окнина Е. З. Физиол. раст., 1961, 8, 1. Строгонов Б. П., Шевякова Н. И. Усп. совр. биол., 1962, 53, 4. Строгонов Б. П., Клешнин А. Ф. и Иваницкая Е. Ф. ДАН СССР, 1953, 93, 1. Строгонов Б. П., Шевякова Н. И. и Лапина Л. П. Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Тер-Карапетян М. А. и Акопян Б. А. ДАН Арм. ССР, 1957, 25, 3; Тр. конф. по физиол. устойчивости раст. М., Изд-во АН СССР, 1960. Торн Д. и Петерсон Х. Орошаемые земли. М., ИЛ, 1952. Тулайков Н. М. Журн. опытно-агрономии, 1912, 13, 1; Солонцы, их улучшение и использование, изд. 2. М., Госиздат, 1922. Федоров Б. В. Определение степени засоления почв по растительному покрову. Ташкент, 1930; Тр. шестой сессии АН Туркм. ССР, Ашхабад, 1954. Цветкова И. В. Автореф. канд. дисс. М., 1953. Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., Изд-во АН СССР, 1956. Шахов А. А. и Качинская Е. С. ДАН СССР, 1947, 58, 8. Школьник М. Я. Значение микроэлементов в жизни растений и в земледелии. М., Изд-во АН СССР, 1950. Юрьева А. В. Изв. АН СССР, сер. 7, 1934, 6. Arisz W. H. Nature, 1954, 174, 4422; Acta Bot. Neerland., 1958, 7, 1. Arisz W. H. a. Sol H. H. Acta Bot. Neerland., 1956, 5, 3. Arnold A. Bot. Studien. Iena, 1955. Batalin A. Bull. Congr. Int. de botanique et d'horticulture a St. Petersburg, 1884. Borkorny T. Jahrb. Wiss. Bot., 1887, 18. Chermезон H. Ann. Sci. Nat., 9 ser., bot., 1910, 12. Coleman R. G. a. Richards F. J. Ann. Bot., N. S., 1956, 20, 79. Delf E. M. Ann. Bot., 1911, 25. Eaton Fr. M. J. Agr. Res., 1930, 40, 9. Fitting H. Ztschr. Bot., 1911, 3. Frey-Wissling A. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin, 1935. Haas A. R. C. Soil Sci., 1945, 60, 1. Halket A. D. Ann. Bot., 1915, 29. Harris G. P. Nature, 1953, 172, 4387. Harris J. A., Hoffman C. T. a. Hoffman W. E. J. Agr. Res., 1925, 31, 7. Hayward H. E. a. Long E. M. Bot. Gaz., 1941, 102, 3. Hayward H. E. a. Uhvits R. J. Amer. Soc. Agr., 1944, 36. Hayward H. E. a. Spurr W. B. Bot. Gaz., 1944, 106, 2. Hayward H. E. a. Bernstein L. Bot. Rev., 1958, 24, 8—10. Jacop A. R. Gottwick u. Schulte. Argew. Bot., 1940, 22, 4. Kim Choon Min. Physiol. Plant., 1958, 11, 3. Landolt, Börnstein A., Roth, K. Scheel. Physikalisch-chemische Tabellen, Bd. 2. Berlin, 1923. Lesage P. Rev. Gen., Bot., 1890, 2. Lepeschkin V. Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod. Protoplasma. Berlin, 1937. Lloyd D. J. a. Shore A. Chemistry of the proteins. London, 1938. Long E. M. Amer. J. Bot., 1943, 30, 8. Magistad O. C. Bot. Rev., 1945, 2, 4. Magistad O. C., Ayers A. D., Wadleigh C. H. a. Gauch H. G. Plant Physiol., 1943, 18, 2. Mason T. G. Roy Dublin Soc. Sci. Proc. N. S. 1919, 15, 46. Montfort C. Flora, 1927, 21, 1. Neger Fr. W. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie). Stuttgart, 1913. Neish A. C. Biochem. J., 1939, 33, 3. Newton W. Canad. Phytopath. Soc. Proc., 1956, 24. Osterhaut W. I. V. Bot. Gaz., 1906, 42, 1907, 44. Pettinger N. A. J. Agr. Res., 1932, 44, 12. Philip J. R. Plant Physiol., 1958, 33, 4; 1958a. Richards F. J. Rapp. et communs. Huitieme Cong. Int. Bot., Paris, Sec. 11—12, 1954. Ruhland W. Jahrb. Wiss. Bot., 1915, 55, 3. Schimper A. F. Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage. Iena, 1898. Schratz E. Jahrb. Wiss. Bot., 1934, 80, 1. Shull C. A. Bot. Gaz., 1916, 62. Sol H. H. Acta Bot. Neerland., 1958, 7, 2. Steinberg R. A. J. Agr. Res., 1949, 78, 12. Stocker O. Ergebn. Biol., 1928, 3. Strogonov B. P. UNESCO (NS/AZ), Paris, 20 March, 1959, 422; Int. Commission on Irrigation a. Drainage. Fourth. Cong. R. II, Question 13, 1960. Uhvits R. Amer. J. Bot., 1946, 33, 4. Uphof J. C. Th. Bot. Rev., 1941, 7, 1. Van Eijk M. Recueil des Travaux bot. Neerland., 1939, 36, 2. Wadleigh C. H. a. Gauch H. G. Soil Sci., 1944, 58, 4.

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К МИКРООРГАНИЗМАМ

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ФОРМЫ ПАРАЗИТИЗМА

Согласно теории возникновения жизни, выдвинутой А. И. Опариным и получившей всеобщее признание, первичные формы живых существ относились по типу питания к гетеротрофам. Они питались за счет органического вещества, возникшего абиогенно, в результате чисто химических реакций. В ходе эволюции у первичных гетеротрофов должна была возникнуть способность использования органических веществ, образуемых другими гетеротрофами.

Процесс совершенствования способов питания за счет веществ абиологического происхождения должен был достигнуть качественно нового состояния после возникновения автотрофных организмов. Есть все основания считать, что различные направления эволюционного развития первоначальных форм жизни включали и первичные формы паразитизма.

Одним из могущественных факторов, формирующих свойства живых организмов, является влияние организмов, с которыми они находятся в постоянном взаимодействии. Поэтому, в неразрывной связи с процессами эволюции свойств паразитизма, в живой природе должны были возникнуть и развиться свойства устойчивости, обеспечивающие организм возможность устранить или ослабить вредные последствия от вмешательства в их жизнь со стороны определенных форм других организмов.

Нет необходимости доказывать, что способностью к выживанию и дальнейшей эволюции обладали лишь те формы живых существ, которые были в состоянии сделать вещества, входящие в состав их тканей, менее доступными для других организмов, чем вещества, образовавшиеся абиогенно или заключенные в мертвых тканях.

По мере совершенствования средств нападения должны были совершенствоваться и средства защиты. Эволюция свойств, обеспечивающих высокую агрессивность организмов, развивавшихся в направлении паразитизма, должна была сочетаться с совершен-

ствованием защитных приспособлений автотрофов, с усилением устойчивости по отношению к гетеротрофам.

Трудно признать правильными господствующие в настоящее время взгляды, постулирующие, что предками современных паразитических организмов могли быть только организмы, ранее характеризовавшиеся самостоятельным образом жизни. Несомненно, в отдельных случаях развитие могло идти по линии утери автотрофными организмами способности к самостоятельному питанию, как это, например, имеет место в случае цветковых паразитов. Однако переход к паразитизму от самостоятельного образа жизни нельзя рассматривать как единственный путь, исключаяющий генетическую связь паразитических организмов с гетеротрофами, возникшими на самых первых этапах становления жизни.

Совместное существование различных видов и типов живых существ неизбежно связано с выработкой у них свойств взаимоприспособленности, выражающейся в формах, разнообразие которых поистине бесконечно. По характеру воздействия, оказываемого отдельными организмами друг на друга, отношения между ними делятся на две основные группы — симбиотические и антагонистические.

Симбиотические отношения, создающие благоприятные условия для каждого из участвующих организмов, могут охватывать более или менее широкий круг процессов или функций, свойственных партнерам, и могут быть связанными с большей или меньшей специализацией последних. Наиболее совершенными формами симбиоза являются такие, когда в результате содружества организмов получается единый организм, обладающий общим «телом» и единым обменом веществ. Примером такого симбиоза является лишайник, организм, состоящий из водоросли и гриба, полностью утративших способность к раздельному существованию.

Вместе с тем известно большое количество симбионтов, оказывающих друг на друга стимулирующее влияние, но способных к самостоятельному развитию. К этой группе явлений симбиоза относятся, например, взаимоотношения растений с почвенными микроорганизмами, играющими огромную роль в питании высших растений (микориза, бактериориза).

Исследования последних лет показали, что симбиоз значительно больше распространен в растительном мире, чем это представлялось ранее. Выясняется, что стерильность тканей здоровых растений является не правилом, а скорее исключением. В большинстве случаев в здоровых растительных тканях присутствуют различные представители грибной и бактериальной микрофлоры, не вызывающие никаких видимых повреждений.

Характер взаимоотношений симбионтов не является стабильным. Изменение внешних условий может различно сказываться на каждом из партнеров, ослабляя одного и благоприятствуя другому. В результате симбиотические отношения могут переходить в

паразитические. Так, например, клубеньковые бактерии и бобовые растения известны как типичные симбионты. Однако при ослабленности бактериальных клеток они, проникнув в корни растения, подвергаются в них растворению. В этом случае растение выступает в роли паразита. Напротив, при ослаблении растения, например при недостаточном освещении, клубеньковые бактерии бурно размножаются, нанося определенный вред растению. Аналогичное явление перехода симбиотических отношений в паразитические описано для пшеницы и микоризных грибов. Характер взаимоотношений в этом случае определяется влажностью почвы (Дорохова, 1955).

Взаимодействие между организмами может иметь и другой характер — антагонистический. Одну из форм антагонистических отношений представляет собой паразитизм.

Приведенные примеры наряду с другими многочисленными наблюдениями указывают на большую вероятность приобретения и закрепления паразитических свойств у одного из партнеров-симбионтов. Наряду с этим вполне законна точка зрения, подкрепленная большим фактическим материалом, о возникновении паразитизма путем последовательной эволюции сапрофитных организмов. Хорошо изучена способность микроорганизмов выделять физиологически активные вещества, в частности вещества, обладающие антибиотическим действием, помогающие им в борьбе за питательный субстрат с представителями других видов микроорганизмов.

Среди грибов и бактерий, поселяющихся на отмерших тканях растений, могли возникнуть формы, активные выделения которых оказывали токсическое воздействие на близко расположенные живые, но ослабленные ткани растений. При этом такие микроорганизмы получали новые источники питания, что доставляло им преимущества перед другими микроорганизмами. Путем естественного отбора и приспособления к новым условиям существования вырабатывались формы, все более активно влияющие на живую растительную ткань и способные бороться с многообразными защитными средствами растения. Дальнейшая эволюция может идти как в сторону все большей агрессивности, так и в сторону приспособления к обмену веществ растения, к уменьшению патогенности.

Существуют, бесспорно, и другие пути и стимулы появления паразитизма. Интересны в этом отношении исследования по возникновению гетеротрофности у так называемых зеленых или цветковых паразитов.

В качестве первопричины утери способности этой группы паразитов к самостоятельному образу жизни указывалась возможность нарушения процессов светового питания, обмена минеральных солей и органических веществ, нарушения в водном режиме растения и т. д.

Резюмируя, можно сказать, что в ходе эволюции паразитизм мог возникать многими и разнообразными путями. Среди этих путей надо упомянуть и самый древний, восходящий к эпохе возник-

новения первичных живых организмов, и приспособление гетеротрофных сапрофитных организмов к использованию питательных веществ живых растений, и появление паразитических свойств у одного из симбионтов, и переход автотрофных организмов к паразитизму в результате более или менее случайных обстоятельств, как это имеет место у цветковых паразитов.

Различия путей эволюционного развития, приводящих к паразитизму, находят свое отражение в многообразии форм паразитических отношений.

Паразитические отношения, так же как и отношения симбиотические, могут выражаться в различной степени приспособленности партнеров и утери паразитом способности к самостоятельному существованию. Наряду с облигатными паразитами, не способными существовать вне живых клеток растения-хозяина, имеются полусапрофитные организмы, хорошо развивающиеся на мертвом субстрате. Эти крайние формы связаны рядом переходных типов.

Большое разнообразие наблюдается также и в степени агрессивности паразитических организмов. В природе встречаются все переходы от паразитов, приводящих пораженные растения к полной гибели, до организмов, паразитизм которых приносит лишь незначительный ущерб растению-хозяину, находящемуся с ними в отношениях, близких к симбиотическим.

Различия между степенью паразитизма, степенью агрессивности определяются в основном способом питания, присущим паразиту, и связаны со степенью его специализации.

Наиболее совершенной формой паразитизма микроорганизмов на высших растениях признается истинный, или облигатный, паразитизм. Облигатные паразиты способны питаться лишь за счет живых клеток растения и не могут развиваться на каком-либо питательном субстрате, кроме растения-хозяина, специфического для данного паразита. Поскольку с прекращением жизни клетки отмирает и проникший в нее паразит, выделение паразитом высокоактивных токсических веществ было бы губительным не только для растения-хозяина, но и для самого паразита. В силу этого воздействие на обмен веществ растительной клетки, оказываемое истинным паразитом, должно быть более мягким, что требует большой приспособленности всех процессов, протекающих в тканях гетеротрофа, к обмену веществ растения. Естественно, что облигатные паразиты являются высокоспециализированными организмами, способными поражать только определенные виды, а иногда и сорта растений. Растение, поражаемое облигатным паразитом, должно быть мощным и жизнеспособным, чтобы паразит, зависящий от существования растения, мог достигнуть репродуктивной стадии.

Противоположный характер отношений складывается между растением и паразитом, относящимся к группе полупаразитов, или полусапрофитов. Паразиты этого типа не способны проникать в живую клетку и питаются за счет тканей, предварительно убитых их токсическими выделениями. Обязательным условием такого

воздействия на растение является способность микроорганизма синтезировать высокотоксические вещества, а также набор экстрацеллюлярных ферментов, позволяющих паразиту превращать вещества, находящиеся в убитых растительных клетках, в доступную для усвоения форму. Такие паразиты не обладают, как правило, узкой специализацией и способны поражать большое количество разнообразных растений. Поскольку успех заражения зависит от гибели растительных тканей, вызванной вмешательством паразита, паразиты этого типа легче всего поражают растения ослабленные, с пониженной жизнеспособностью.

Эти крайние типы паразитизма связаны между собой большим количеством переходных форм. Сплошь и рядом один и тот же микроорганизм на различных фазах развития характеризуется различными способами питания.

Специализация, свойственная паразитическим организмам и в особенности облигатным паразитам, выражается в дифференциации вида паразита на отдельные расы, приуроченные к определенным видам растения-хозяина. Дальнейшее продолжение процесса дифференциации приводит к возникновению биотипов паразитов. Во многих случаях отдельные расы паразитов оказываются способными поражать лишь определенные органы и ткани растения. Так, например, некоторые расы овсяной головни локализируют свое развитие на тычинках, некоторые расы ячменной головни — на цветках и т. д.

Важно подчеркнуть, что обычно различия между расами паразита выражаются не в морфологических особенностях, а в способности поражать ту или иную разновидность хозяина.

Большая приспособляемость и пластичность, характерная для гетеротрофных микроорганизмов, является причиной того, что выводимые селекционерами сорта, устойчивые к заболеваниям, быстро теряют устойчивость. В селекционной практике известно, что примерно раз в 10 лет приходится заменять прежние устойчивые сорта новыми.

Совершенствование взаимоотношений между организмами является в эволюционном отношении прогрессивным, поскольку оно способствует выживаемости и распространению вида, связано с появлением ряда новых физиологических функций. Одновременно развитие симбиотических, так же как и паразитических, свойств нельзя не признать регрессивным, поскольку оно неминуемо связано с исчезновением ряда функций и морфологическим упрощением организмов, с утерей способности к самостоятельному существованию, с все большим связыванием судьбы одного вида с судьбой другого вида. Согласно Ф. Энгельсу, «главное тут то, что каждый прогресс в органическом развитии является вместе с тем и регрессом, ибо он закрепляет одностороннее развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях»¹.

¹ Ф. Энгельс. Диалектика природы. М., Госполитиздат, 1955, стр. 249.

Особенности питания

Для познания сущности паразитизма, так же как и для изучения защитных реакций растения, необходимо иметь достаточно полное представление о физиолого-биохимических особенностях фитопатогенных микроорганизмов, о характере их питания и путях воздействия этих организмов на ткани высших растений.

Характер использования различными патогенными грибами тех или иных питательных веществ варьирует в весьма широких пределах; он определяется исторически сложившейся приспособленностью этих организмов к определенным видам растений, к химическому составу и анатомо-морфологическим особенностям их тканей.

Способность использовать широкое разнообразие питательных субстратов наблюдается у факультативных паразитов, в особенности у тех, которые не в состоянии входить в симбиотические отношения с клетками растения и распространяются лишь по тканям, предварительно убитым токсическими выделениями гриба.

Факультативные паразиты образуют большое количество разнообразных ферментов, основная часть которых выделяется ими в окружающую среду. В число экстрацеллюлярных ферментов входят многочисленные ферменты, расщепляющие и переводящие в легко усвояемую форму различные питательные вещества растительной клетки, — белки, полимерные формы углеводов, пектиновые вещества, глюкозиды и ряд других соединений.

Большое влияние на состав выделяемых грибом ферментов оказывают особенности состава тканей растения, к которому адаптирован данный микроорганизм. Например, микроорганизмы, паразитирующие на тканях, богатых жировыми веществами, образуют значительные количества липазы. Грибы, паразитирующие на древесных породах, способны использовать лигнин и дубильные вещества.

Помимо выделения ферментов в окружающую среду, микроорганизмы могут воздействовать на питающий их субстрат путем контакта. Подобное действие может зависеть от ферментов, локализованных на поверхности клеток. Существует предположение (Sussman, 1957), что системы, синтезирующие экстрацеллюлярные ферменты, также имеют поверхностную локализацию.

Активность и качественный состав выделяемых ферментов изменяются в онтогенезе грибов. Известно, что споры при прорастании обладают относительно низкой ферментативной активностью. По мере развития гриба наступают изменения в ферментативном аппарате — расширяется число образующихся ферментов и возрастает их активность и количество. По достижении стадии спорообразования активность ферментов гриба резко снижается.

Исследования ферментативного аппарата факультативных паразитов не представляют больших трудностей, поскольку грибы, относящиеся к этой группе, могут выращиваться на искусственных средах. Значительно усложняется проведение такого изучения в случае облигатных паразитов, способных развиваться лишь в живой ткани. В. Ф. Купревич (1940) применил для этой группы микроорганизмов метод определения ферментативной активности у прорастающих спор. Получаемые при этом данные нельзя признать полными, поскольку ферментативный аппарат на протяжении развития микроорганизмов ни количественно, ни качественно не остается постоянным. Тем не менее сравнение прорастающих спор факультативных и облигатных паразитов позволило установить, что последние значительно менее богаты ферментами. Купревич считает, что протеолитические ферменты и амидазы, не обнаруженные им у облигатных паразитов, оказывают особенно разрушительное действие на растительные клетки. Отсутствие или их незначительная активность у облигатных паразитов приводит к тому, что внедрение последних в ткани растения-хозяина не вызывает у него резких нарушений в обмене веществ.

Хорошая вооруженность экстрацеллюлярными ферментами позволяет факультативным формам микроорганизмов использовать в качестве источников углерода и азота самые разнообразные органические вещества. Вместе с тем микроорганизмы этой группы хорошо развиваются и на средах, содержащих только неорганический азот, однако способность к усвоению различных соединений азота неодинакова у разных видов грибов.

Для жизнедеятельности грибов, как и для любого другого организма, необходимы различные минеральные элементы, в частности микроэлементы. Потребность грибов в микроэлементах в большой мере определяется тем, что вещества, относящиеся к этой группе, либо непосредственно входят в состав молекулы ряда ферментов, либо выполняют роль коферментов. Подробные сведения о роли минеральных элементов в жизни грибов можно найти в ряде сводок (см., например, Беккер, 1963).

Изучение потребности грибов в биологически активных веществах показывает, что многие представители грибной микрофлоры являются в этом отношении автотрофными. Некоторые авторы (Leonian a. Lilly, 1938) делят грибы на две группы — синтезирующие вещества, стимулирующие рост, и потребляющие их из внешней среды.

В обзоре работ по питанию грибов Штейнберг (Steinberg, 1950) указывает, что, по имеющимся экспериментальным данным, грибы являются автотрофными в отношении витаминов А, Д, Е и К, а также рибофлавина, аскорбиновой кислоты, фолиевой кислоты и витамина В₁₂. В некоторых случаях для развития грибов необходимы инозит и гипоксантин. Наиболее часто встречается потребность грибов в тиамине, биотине и пиридоксине.

Среди организмов, относящихся к грибам, нет облигатных анаэробов — все они в той или иной степени аэробны. Хорошая аэрация, как правило, ускоряет развитие грибов. Однако отдельные представители низших грибов обладают ферментативными системами, способными при недостатке кислорода осуществлять различные типы брожений и накапливать разнообразные промежуточные соединения (см. сводку Фостера, 1950). Эти свойства, как известно, широко используются в промышленности.

Общая дыхательная активность мицелия достигает высоких величин. Так, согласно С. П. Костычеву (1907), максимальное дыхание двухдневной культуры *Aspergillus niger* на хинной кислоте равняется 1874 мл CO_2 на 1 г сухого веса мицелия за 24 ч, т. е. оно в 7—10 раз выше интенсивности дыхания листьев зеленых растений. Данные такого порядка можно получить для высших растений лишь при изучении дыхания клеток меристемы. Интенсивность дыхания мицелия меняется с возрастом культуры.

В качестве дыхательного субстрата грибы способны использовать самые разнообразные соединения.

В условиях достаточной аэрации грибы окисляют углеводы до конечных продуктов распада — CO_2 и H_2O .

Вовлечение гексозы в окислительный метаболизм может осуществляться различными путями. Относительное значение гликолитического пути в дыхании фитопатогенных микроорганизмов еще недостаточно изучено. Аэробное окисление пирувата, образовавшегося в результате гликолиза, идет через цикл трикарбоновых кислот. Дегидрогеназы, катализирующие реакции этого цикла, найдены у различных грибов. В уредоспорах листовой ржавчины пшеницы обнаружены кислоты трикарбонового цикла — янтарная, молочная, лимонная, малоновая и аконитовая (Stapel, 1957). Однако вовлечение гексозы в цепь окислительных превращений может осуществляться и другим путем — гексозомонофосфатным. Об этом говорят результаты опытов с глюкозой, меченной C^{14} по первому и шестому атому, а также данные о присутствии в мицелии и спорах различных грибов дегидрогеназ глюкозо-6-фосфата и 6-фосфоглюконовой кислоты. Для *Fusarium solani* и некоторых других грибов показано, что дыхание спор и мицелия различается по относительной роли, принадлежащей в дыхании гексозомонофосфатному и гликолитическому путям окисления.

У *Agrobacterium tumefaciens* основным путем расщепления и окисления глюкозы является система Эмбдена—Дудорова (глюкоза \rightarrow глюкозо-6-Р \rightarrow Р-глюконовая кислота \rightarrow 2-кето-3-дезоксиглюкозо-6-Р-глюконовая кислота). Меньшее значение имеет пентозофосфатный путь и наименее активен путь гликолитический (Vardanis a. Nachster, 1961).

Завершающий этап окисления катализируется различными оксидазами — цитохромоксидазой, полифенолоксидазой и лакказой,

флавиновыми оксидазами. В окислительных процессах некоторых грибов принимает участие пероксидаза.

Соотношение активности отдельных окислительных ферментов не остается постоянным на протяжении жизненного цикла грибов. Для растений установлено, что завершающий этап окисления катализируется в их тканях одновременно несколькими оксидазами, относительное значение которых изменяется в зависимости от фазы развития растения и состояния факторов среды (Арциховская и Рубин, 1955; Рубин, 1955).

Наличие у зеленых растений многокомпонентной системы оксидаз может рассматриваться как важное приспособительное свойство, отвечающее специфическим особенностям строения этих организмов и условиям среды, к которым приурочена их жизнедеятельность. С этими особенностями должна быть в значительной степени связана способность зеленых растений существовать в условиях непрерывной смены температуры, освещения, влажности и других факторов среды.

Фитопатогенные грибы, так же как высшие растения, не способны регулировать условия внутренней среды, в которых протекают их жизненные процессы. Следовательно, можно думать, что и у этих организмов многокомпонентность завершающего этапа окисления может иметь существенное значение для приспособления дыхания к изменяющимся условиям среды.

О существовании аналогичных закономерностей у грибов указывают данные о том, что в погруженных гифах *Aspergillus*, находящихся в условиях затрудненной аэрации, функционирует главным образом цитохромная система (Taniya, 1942). Цитохромоксидаза способна проявлять свои каталитические функции при весьма низком парциальном давлении кислорода (см., например, Green, 1940; Арциховская и Рубин, 1955). Наряду с этим в воздушных гифах основная роль в активировании молекулярного кислорода принадлежит флавопротеиновым оксидазам, активность которых непрерывно возрастает при повышении концентрации кислорода (James a. Beever, 1950).

Приведенные материалы позволяют заключить, что высокая пластичность и приспособляемость, присущая фитопатогенным грибам, в значительной степени связана с особенностями их ферментативного аппарата, благодаря которым эти организмы способны использовать в качестве энергетического и пластического материала разнообразные химические соединения. Наряду с этим, важным средством, обеспечивающим микроорганизмам возможность осуществлять паразитический образ жизни, являются продукты жизнедеятельности, токсичные для тканей хозяина.

ПРОДУКТЫ ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Факультативные паразиты выделяют в окружающую среду помимо разнообразных ферментов вещества, оказывающие токсическое воздействие на клетки растения-хозяина. Бесклеточные филь-

траты жидкой среды после роста на ней паразитических микроорганизмов вызывают у растений симптомы соответствующего заболевания. Одновременно можно наблюдать изменения в обмене веществ, характерные для тканей, пораженных данным паразитом.

Химическая природа токсических веществ, образуемых патогенными микроорганизмами, разнообразна. Среди них имеются органические кислоты. Так, например, высокой фитотоксичностью обладает альтернариевая кислота (продукт метаболизма *Alternaria solani*) — ненасыщенная двухосновная кислота, эмпирическая формула которой $C_{21}H_{30}O_{18}$. Действие ее, зависящее, по-видимому, от β -дикарбонильной группировки (Braun и Pringle, 1959), строго специфично — она подавляет прорастание семян растений, принадлежащих к семейству Solanaceae, значительно меньше влияет на проростки растений, принадлежащих к другим семействам, и не влияет на рост бактерий. Однако вирулентность *Alternaria* не коррелирует с количеством синтезируемой грибом альтернариевой кислоты, что может служить указанием на присутствие в выделениях этого гриба наряду с альтернариевой кислотой и других веществ, обладающих токсическим действием.

Большое значение в выделениях патогенных грибов принадлежит белку и продуктам его распада. Высокая токсичность *Phytium irregulare* по отношению к свекле обусловлена белковоподобным веществом, которое проникает в растение с транспирационным током и вызывает интоксикацию листьев (Brandenburg, 1950).

Существенная роль в токсичности выделений грибов может принадлежать амидам, аминокислотам, мочеvine и аммиаку.

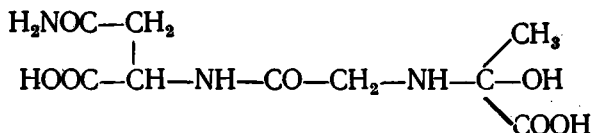
Токсическим началом в выделениях многих грибов и фитопатогенных бактерий являются полисахариды, вызывающие потемнение и закупорку сосудов и увядание растений. Имеются указания, что действие полисахаридов неспецифично и определяется лишь размером молекулы (Gäumann и Jaag, 1950). Однако исследования полисахаридной фракции токсинов *Phytophthora infestans* (Савельева и Рубин, 1963) и *Botrytis cinerea* (Аксенова и Рубин, 1964) показали, что действие этих полисахаридов строго специфично и не связано с размером молекулы.

В составе выделений грибов встречаются также значительные количества так называемых промежуточных продуктов обмена. С достоверностью обнаружены этиловый спирт, ацетальдегид, ацетон и ряд других веществ, причем строение многих из них еще не определено.

Токсическое действие патогенных микроорганизмов, как правило, обусловлено не одним каким-либо компонентом, а одновременным действием нескольких токсических веществ, ответственных за различные симптомы заболевания. С большой наглядностью это видно на наиболее изученном из токсинов, токсине *Fusarium lycopersici* Sacc., вызывающем болезнь увядания томатов.

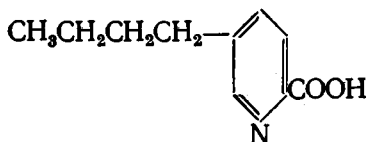
В выделениях *F. lycopersici* обнаружено три токсичных вещества — ликомаразмин, фузариновая кислота и вазинфускарин.

Дипептид ликомаразмин имеет предположительно следующее строение:

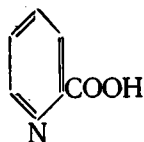


Значительно большей токсичностью, чем свободный ликомаразмин, обладает для томатов его комплекс с железом. Ликомаразмин ответствен за образование некрозов на кончиках и периферии листьев томатов, пораженных фузариозным вилтом (Gäumann, Naef-Roth u. Miescher, 1950).

Фузариновая кислота представляет собой 5-бутилпиколиновую кислоту. Пиколиновая кислота (α -пиридинкарбоновая кислота), входящая в молекулу фузариновой кислоты, токсичнее последней и, по-видимому, является действующим началом этого соединения.



Фузариновая кислота



Пиколиновая кислота

Способность образовывать в искусственной культуре фузариновую кислоту и ее дериват — дегидрофузариновую кислоту, обнаружена у шести видов *Fusarium*. Токсичность кислоты связана с сильным осмотическим воздействием, оказываемым ею на протоплазму растительных клеток уже в концентрации $2,8 \cdot 10^{-5}$ М (Gäumann, 1957). Кроме того, фузариновая кислота инактивирует порфиринсодержащие ферменты растения-хозяина (Tamari a. Kaji, 1954). Внешне действие фузариновой кислоты проявляется в образовании некрозов между жилками листа.

Как ликомаразмин, так и фузариновая кислота действуют лишь на восприимчивые сорта. По-видимому, именно влиянием этих соединений и определяется возможность внедрения и распространения паразита (Winstead a. Walker, 1954).

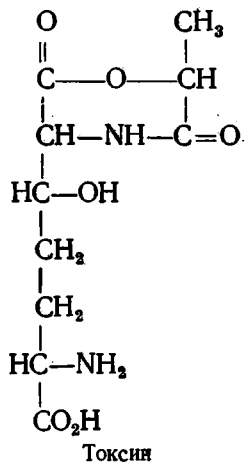
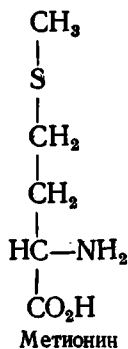
Третье токсическое вещество *F. lycopersici* получило название вазинфускарин (Gäumann, Stoll u. Kern, 1953). Его химическая природа не установлена, но на основании физико-химических свойств авторы относят вазинфускарин к специфическим ферментным белкам. Вещество это вызывает типичные признаки вилта томатов — покоричневение и закупорку проводящих сосудов.

Перечень биологически активных веществ, синтезируемых патогенными микроорганизмами, не ограничивается перечисленными группами соединений. Известно, что *Claviceps purpurea*, возбудитель спорыньи ржи, образует целый ряд алкалоидов, являющихся

производными лизергиновой кислоты. Возбудитель увядания арбузов — *Fusarium oxysporum niveum*, образует токсическое вещество фитонивеин, относящееся к стеринам и имеющее формулу $C_{29}H_{46}O_2$ (Hiroe a. Nisimura, 1956). Из культуры *Endothia parasitica* выделены биантрахинон, получивший название скирина, с эмпирической формулой $C_{30}H_{18}O_{10}$ и диапортин $C_{13}H_{14}O_5$. Оба эти соединения вызывают увядание молодых растений томатов.

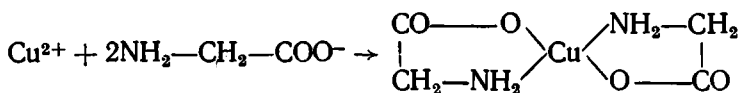
Разнообразие состава токсических веществ, выделяемых микроорганизмами, вполне соответствует многообразию форм воздействия, оказываемого этими веществами на растение. Однако механизм воздействия отдельных токсических соединений на процессы, протекающие в клетках растения-хозяина, исследован лишь для некоторых веществ; но и в этих случаях имеющиеся данные нельзя признать исчерпывающими.

Интересны данные о влиянии, оказываемом на обмен веществ растения-хозяина токсином фитопатогенной бактерии *Pseudomonas tabaci*, паразитирующей на листьях табака. При заражении этой бактерией на листовой пластинке табака появляется маленькое некротическое пятно, вокруг которого образуется кольцо некротизированной ткани диаметром 1—2 см. Пятно это свободно от бактерии и является результатом действия токсина. Брауну с соавторами (Braun, 1950; Wooley, Schaffner a. Braun, 1955) удалось показать, что действие токсина сводится к нарушению метионинового обмена. Действующее начало *Pseudomonas tabaci* представляет собой, по-видимому, лактон α -лактиламино- β -гидрокси- ϵ -аминопимеловой кислоты, являющейся антиметаболитом метионина.



Лишая клетки растения-хозяина этой важнейшей аминокислоты, служащей донатором метильных групп, токсин тем самым нарушает нормальный ход обмена веществ и вызывает последующую гибель тканей.

Из работ, посвященных механизму действия на растительные ткани грибных токсинов, следует отметить целую серию интересных исследований, проведенных главным образом в лаборатории Гоймана. В 1952 г. Гойман с сотрудниками (Gäumann, Kern u. Sauthoff, 1952) обнаружил, что ликомаразмин образует комплекс с железом, находящимся в протоплазме растения-хозяина. Было высказано предположение (Deuel, 1954), что токсины фитопатогенных микроорганизмов образуют с ионами металлов так называемые металлхелаты — циклические комплексные соединения, в которых ион металла принимает участие в образовании кольца. При этом ион или молекула «хелатообразователя» имеет одну или более активных групп, фиксирующих ионы металла. В качестве примера можно привести образование хелата бифункциональным анионом гликокола с медью:



Металлхелаты отличаются большой стабильностью и рядом свойств, определяющих их биологическое значение.

Многие вещества, встречающиеся в живой клетке, обладают хелатообразующей способностью, в частности хелатообразователями являются известные антибиотики. Химическое строение токсинов *Fusarium lycopersici* показывает, что как ликомаразмин, так и фузариновая кислота могут образовывать хелаты.

Способность связывать тяжелые металлы, имеющие большое значение для ферментативной деятельности клеток, определяет повреждающее действие, оказываемое токсинами на ткани растений. Модельный хелатообразователь (этилен-диамин-тетраацетат натрия) вызывает на молодых растениях томатов повреждение, сходные с повреждениями от ликомаразмину. Добавление к раствору испытуемого вещества ионов металлов,

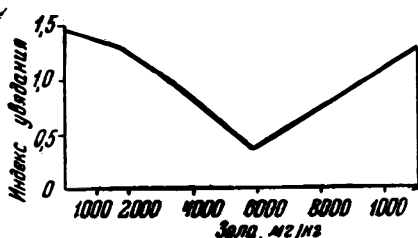


Рис. 51. Влияние возрастающих количеств золы томатных растений на степень увядания проростков томатов, вызванного ликомаразмином (по Gäumann a. Naef-Roth)

содержащихся в томатном растении (в виде золы), либо хлористого железа значительно снижает его токсичность (рис. 51). Авторы приходят к выводу, что одной из причин токсичности ликомаразмину является его хелатообразующая способность. Однако способность ликомаразмину связывать необходимые растению ионы тяжелых металлов не является единственным свойством, обуславливающим его токсичность.

Согласно Гойману, заслуживает большого внимания вызываемая ликомаразмином перегрузка определенных частей растения

железом (Gäumann, Naef-Roth u. Kern, 1955). Воднорастворимый комплекс ликомаразмина с железом при помощи транспирационного тока попадает в листья, где вследствие малой стабильности распадается, вызывает отравление листовой ткани железом.

Одной из причин токсичности выделений многих фитопатогенных грибов является вызываемое содержащимися в них веществами увеличение водопроницаемости клеток растения. Экспериментально установлено (Vachmann, 1957), что повышение проницаемости плазмы, вызываемое фузариновой кислотой, зависит от входящего в состав последней пиридинового кольца и присуще также

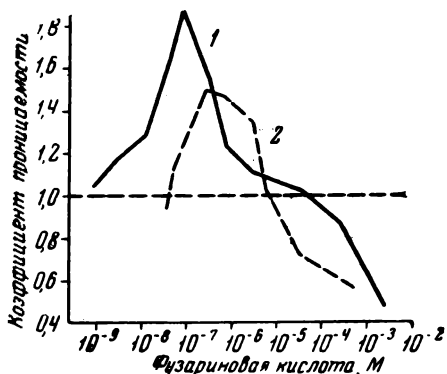


Рис. 52. Влияние возрастающих концентраций фузариновой кислоты на водопроницаемость клеток эпидермиса *Rhoeo* (1) и проростков томатов (2) (по Gäumann)

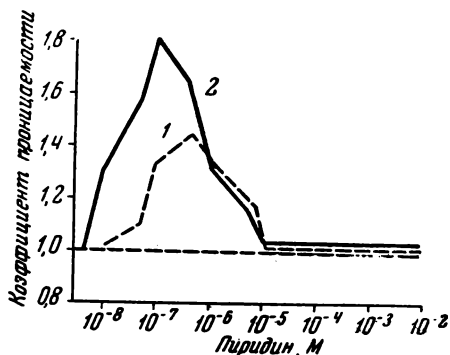


Рис. 53. Влияние возрастающих количеств пиридина на водопроницаемость *Spirogira* (1) и *Rhoeo* (2) (по Vachmann)

пиридину и многочисленным его производным — различным пиколиновым и никотиновым кислотам и др. (рис. 52, 53). Наиболее сильное влияние на водопроницаемость оказывают производные пиридина в концентрации 10^{-7} — 10^{-8} М; дальнейшее увеличение концентраций приводит к снижению токсичности. Однако действие этих веществ не является строго специфичным.

Помимо токсических веществ выделения паразитов содержат разнообразные ферменты, функции которых не ограничиваются одним лишь разложением сложных органических соединений и их превращением в легко усвояемую микроорганизмами форму.

Экзоферменты патогенных организмов являются, по-видимому, весьма важной составной частью токсина; во всяком случае они способны вызвать ряд симптомов заболевания, близких к эффекту, вызываемому токсином в целом.

Многие болезнетворные микроорганизмы растворяют клеточные стенки растений при помощи цитазы и гемицеллюлазы (см. сводку Janke, 1949). Однако особенно большое значение как фак-

тор деструкции тканей растения-хозяина имеют пектолитические ферменты.

Торнберри (Thorngberg, 1938) считает, что у патогенных микроорганизмов, внедрению которых предшествует растворение клеток растения-хозяина, протопектиназа должна рассматриваться как основной разрушающий агент.

Пектиновые ферменты, выделяемые возбудителями фузариозного вилта томатов, расщепляют пектиновые вещества клеток паренхиматических обкладок сосудов. При этом освобождаются фенольные вещества, претерпевающие окислительную конденсацию до темноокрашенных продуктов — меланинов, вызывающих покоричневение сосудов. Образующаяся же под действием пектинметилэстеразы полигалактуроновая кислота, диффундирующая в сосуды, образует нерастворимые пектаты кальция, которые закупоривают проводящие пути.

Вопрос о влиянии, оказываемом пектиновыми ферментами инфекционных организмов на ткани растения-хозяина, подробно рассматривается в работах Вуда и Штамана (Wood, 1959).

Приведенные материалы позволяют заключить, что токсическое действие, оказываемое микроорганизмами на ткани растения-хозяина, является результатом одновременного и многостороннего влияния различных физиологически активных веществ, среди которых существенная роль принадлежит ферментам.

Материалы эти относятся исключительно к факультативным паразитам, вопрос же о способности облигатных паразитов синтезировать токсические вещества и о составе этих веществ пока остается открытым. Известно, что облигатные паразиты способны питаться только за счет живых клеток растения, с которыми они, по крайней мере на начальных фазах заболевания, находятся в отношениях, близких к симбиотическим. Можно думать поэтому, что выделение облигатными паразитами сильнодействующих токсических веществ отнюдь не было бы полезным виду в борьбе за существование. Наоборот, имеются данные о том, что на начальных фазах развития облигатные паразиты могут оказывать на растение стимулирующее воздействие, что должно, в свою очередь, положительно влиять на развитие паразита.

Многие фитопатогенные микроорганизмы выделяют в окружающую среду вещества, стимулирующие разрастание тканей растения-хозяина — образование галлов, опухолей и т. п. На основании результатов ряда экспериментальных работ можно заключить, что на первых этапах заболевания разрастание тканей вызывается ростовыми веществами, выделяемыми возбудителем инфекции. Причиной дальнейшего разрастания тканей является, по-видимому, общее нарушение гормональной деятельности пораженной ткани под влиянием выделений паразита (см. сводку Braun, 1962).

Повышение содержания ауксинов наблюдается и при заболеваниях, не связанных с разрастанием тканей, например при поражении ржавчиной (см. Daly, 1958).

Большой интерес вызывают стимуляторы роста, выделяемые возбудителем болезни проростков риса *Fusarium moniliforme* (совершенная стадия этого гриба носит название *Gibberella fujikuroi*). Рядом японских авторов (Yabuta, Kambe, a. Hayashi, 1934; Seta a. Sumiki, 1952 и др.) установлено, что гриб этот образует группу соединений — гиббереллины, гиббереллиновая кислота, представляющих собой производные гибберена (1,7-диметилфлуорен).

Природа стимулирующего действия гиббереллинов на рост растительных тканей окончательно не выяснена. Имеется предположение (Pilet, 1957), основанное на исследовании действия смеси гиббереллинов А и Х на оксидазу β-индолилуксусной кислоты, что в основе действия этой группы стимуляторов лежит защита имеющих в растительных тканях ауксинов от окисления. Вместе с тем многие авторы считают, что действие гиббереллинов подобно действию ауксинов.

В настоящее время на гиббереллин обращено большое внимание, поскольку это вещество начали применять для ускорения роста и повышения урожайности ряда культурных растений.

К активным веществам, образуемым патогенными грибами, относятся также антибиотики, являющиеся матеральной основой явлений антагонизма между различными гетеротрофами. Способность синтезировать антибиотики, особенно резко выраженная у почвенных микроорганизмов, представляет собой важный фактор в борьбе за существование вида.

К настоящему времени получено большое количество экспериментальных данных о влиянии почвенной микрофлоры на заболевания растений, в особенности на болезни подземных частей растений. Так, заражение корней злаковых растений *Helminthosporium sativum*, *Ophiobolus graminis* и *Fusarium culmorum* существенно тормозится почвенной микрофлорой. Устойчивость различных двудольных растений к *Ophiobolus graminis* также определяется микоризой ризосферы.

Вместе с тем известны случаи, когда почвенная микрофлора стимулирует развитие болезни.

Широкие исследования в области антагонизма почвенных микроорганизмов и взаимоотношений последних с растениями ведутся Н. А. Красильниковым и его сотрудниками (Красильников, 1953, 1955, 1958).

Антагонистическое действие, оказываемое отдельными представителями почвенной микрофлоры на различные фитопатогенные микроорганизмы, может быть использовано в целях борьбы с болезнями растений как путем обогащения почвы микробами-антагонистами, так и путем применения антибиотических веществ в качестве лечебных препаратов. Оба эти метода при дальнейшей их разработке смогут найти широкое применение в практике сельского хозяйства.

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЯ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ И ОБМЕН ВЕЩЕСТВ МИКРООРГАНИЗМОВ

Обязательным условием для прорастания спор многих патогенных грибов является присутствие капельной воды, что установлено для *Puccinia coronata*, *Colletotrichum trifolii*, *Sclerotinia fructicola* и др. Вместе с тем споры многих видов грибов могут прорасти лишь в присутствии водяных паров, а капельножидкая вода в этом случае лишь тормозит прорастание.

Степень насыщения воздуха водяными парами, необходимая для прорастания, неодинакова для спор различных видов грибов. Так, споры *Peronospora nicotianae* требуют для прорастания 100%-ной влажности. Вместе с тем некоторые виды *Erysiphe* могут прорасти при влажности воздуха, близкой к нулю. Способность поглощать влагу при таком низком ее содержании в окружающей среде обусловлена свойственным спорам чрезвычайно высоким осмотическим давлением. В подавляющем большинстве случаев для успешного прорастания спор атмосфера должна быть в течение нескольких часов насыщена водяными парами. На протяжении этого времени должно произойти набухание споры, образование ростовой трубки и начаться проникновение первичной гифы внутрь растения.

Прорастание спор, попавших в находящуюся на поверхности растения «инфекционную каплю», происходит успешнее, если споры взвешены на поверхности капли. Это связано прежде всего с тем, что прорастающие споры испытывают большую потребность в кислороде, который необходим даже покоящимся спорам.

Большое влияние на развитие патогенных микроорганизмов оказывает температура. Оптимальные температуры прорастания спор располагаются для большинства грибов в пределах 15—30° С, хотя споры отдельных видов могут прорасти при температуре ниже 0° С, например *Sporotrichum carnis*. Температуры, оптимальные для прорастания спор, могут сильно отличаться от температурных оптимумов развития гриба; так, наилучшее развитие *Puccinia antirrhini* происходит между 36 и 40° С, тогда как оптимум прорастания спор расположен при 10° С.

Действие температуры на степень поражаемости растения определяется влиянием, которое этот фактор оказывает не только на развитие микроорганизма, но и на количество выделяемых им токсинов, на количество и активность синтезируемых паразитом ферментов. Важным фактором является также воздействие, оказываемое температурой на устойчивость растения-хозяина. Из кривых, представленных на рис. 54, видно, что в условиях пониженных температур образование паразитическими грибами ферментов протекает интенсивнее, чем в интервалах более высоких температур. Можно также убедиться в том, что температурный оптимум действия ферментов приближается к верхнему пределу развития гриба.

Различные микроорганизмы неодинаково относятся к изменениям температурных условий, в связи с чем по-разному изменяется их вирулентность, а следовательно, и поражаемость растений.

Так же неодинаково отношение различных микроорганизмов к свету, причем потребность в освещении может изменяться в ходе развития. Вопрос о зависимости развития грибов от факторов среды рассматривается, например, в сводке З. Э. Беккера (1963).

При изучении влияния, оказываемого условиями среды на развитие грибов, необходимо иметь в виду высокую пластичность, свойственную этим организмам. Примером подобной пластичности может служить способность грибов приспосабливаться к неблагоприятным условиям существования, вырабатывать исключительную устойчивость, в частности, к токсическим веществам, к неблагоприятной концентрации водородных ионов. Границы рН, в которых может осуществляться рост многих грибов, очень широки. Так, *Fusarium lini* растет в интервале рН от 1,84 до 12,0.

Большую выносливость проявляют некоторые грибы к алкалоидам и другим токсическим веществам. *Botrytis cinerea*, например, может нормально развиваться на средах, содержащих до 2,5% никотина, до 2% атропин сульфата и до 4% хинина.

Пластичностью грибов объясняются явления адаптации к фунгицидным веществам. Так, при изучении действий фунгицидов на различные виды рода *Alternaria*, вызывающих гибель проростков пшеницы, было найдено, что с течением времени применявшийся фунгицид перестает действовать на возбудителя болезни, тогда как не применявшиеся ранее фунгициды оказываются токсичными (Gatani, 1954).

С наибольшей четкостью способность микроорганизмов приспосабливаться к изменяющимся условиям существования выявляется в адаптации их к различным источникам питания, осуществляющейся путем образования так называемых «адаптивных ферментов».

Карстрем (Karström, 1938) предложил деление ферментов на конституционные (образуемые организмом независимо от состава питательной среды) и адаптивные (образуемые в присутствии соответствующего субстрата). В настоящее время механизм образования адаптивных, или, по современной терминологии, индуцированных, ферментов можно считать в основных чертах выясненным. Формулируя сущность регуляторных механизмов биосинтеза, Дэвис (1964) подчеркивает, что индуцируемость или конститутив-

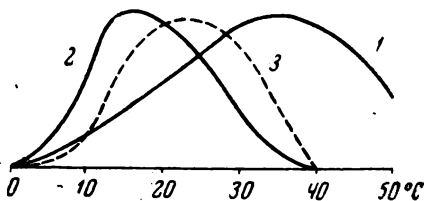


Рис. 54. Схематическое изображение влияния температуры на образование и деятельность ферментов паразитического гриба:

1 — эффект действия гриба, 2 — количество фермента на единицу сухого веса гриба, 3 — сухой вес мицелия гриба (по Gauman)

ность синтеза ферментов не является следствием серьезных различий в механизме синтеза белка, а отражает определенное состояние регуляторного аппарата. Вещество, вызывающее синтез индуцированного фермента — индуктор (либо субстрат действия фермента, либо соединение, близкое к нему по конфигурации молекулы), не играет существенной роли в самом процессе синтеза белка. Роль индуктора заключается в участии наряду с репрессором в регуловке процесса синтеза ферментного белка.

Помимо специфических субстратов на образование ферментов большое влияние оказывают другие факторы среды — температура, условия освещения.

Способность микроорганизмов изменять характер ферментативного аппарата под воздействием окружающих условий несомненно имеет большое значение для степени пластичности этих организмов, для их способности к выживанию в широких пределах колебания факторов среды. Несомненно, что для приспособляемости к обмену веществ растения-хозяина, как и для уровня патогенности микроорганизмов в целом, образование адаптивных ферментов имеет едва ли не решающее значение.

Способность к образованию адаптивных ферментов связана, несомненно, со способностью патогенных микроорганизмов приспосабливаться к новым для них растениям, с образованием новых вирulentных рас.

Подобная приспособляемость является одним из важных средств, с помощью которых патогенные грибы преодолевают сопротивляемость растительных тканей. Результатом подобной приспособляемости является выщепление новых рас, способных поражать ранее устойчивые сорта. Селекционерам хорошо известно, что сорта культурных растений, иммунные к какому-либо заболеванию, сохраняют свою устойчивость, как правило, лишь небольшое число лет. Потеря устойчивости такими сортами объясняется не изменением природы сорта, а появлением новой расы паразита. Так, выведенные в Белоруссии в 1942—1944 гг. сорта льна, устойчивые против ржавчины, стали поражаться ржавчиной в результате появления новой физиологической расы этого паразита (Земит, 1954).

Приспособление паразитических организмов к новым устойчивым сортам растений известно не только для болезнетворных грибов. Хорошим примером подобного приспособления является история появления новых рас заразики. Известно, что селекция подсолнечника на заразикуустойчивость, начатая в Советском Союзе вскоре после Октябрьской революции, была весьма успешна, и уже в 1926 г. казалось, что проблема борьбы с заразихой решена. Однако вскоре все новые иммунные сорта оказались полностью поражаемыми заразихой. Причина подобной «потери устойчивости» заключается в следующем: распространение иммунных форм подсолнечника, создав неблагоприятные условия для развития имевшейся расы паразита, вызвало вынужденное приспособление

отдельных особей заразили, развитие и усовершенствование которых привело в конце концов к появлению новой, более агрессивной расы паразита. Старая же раса исчезала по мере распространения сортов, устойчивых к ней.

В результате быстрой приспособляемости паразитических микроорганизмов выводимые селекционерами устойчивые сорта различных культурных растений, как правило, теряют устойчивость за сравнительно небольшое количество лет, что заставляет не прекращать селекционную работу и выводить все новые устойчивые сорта.

Подводя итоги, необходимо подчеркнуть, что одной из характернейших особенностей микроорганизмов является высокая пластичность. Основой этой пластичности служат изменения характера и интенсивности биохимических процессов, возникающие в ответ на разнообразные внешние воздействия.

Обмен веществ у микроорганизмов изменяется не только под воздействием физико-химических факторов среды. Не меньшее влияние оказывают качество питательного субстрата, свойства и состояние питающего растения, онтогенез самого микроорганизма.

Все явления, возникающие под влиянием условий среды, регулируются одним из основных законов, управляющих развитием органического мира,—приспособлением к условиям существования.

Способность организмов к приспособлению нельзя ни на минуту забывать при решении задач, связанных с растительным иммунитетом. Без учета большой приспособляемости и изменчивости микроорганизмов невозможно проникнуть в сущность сложной картины взаимодействия паразита и растения-хозяина и составить правильное представление о природе растительного иммунитета.

ФИЗИОЛОГИЯ БОЛЬНОГО РАСТЕНИЯ

Инфицированное растение представляет собой качественно новый организм, физиолого-биохимические свойства которого не являются результатом простого суммирования процессов, протекающих в клетках растения-хозяина и паразита. Новые качества возникают как следствие взаимного влияния партнеров, во многом изменяющего характер обмена веществ каждого из них.

Возникающее при заболевании растения-хозяина изменения в обмене веществ далеко не однотипны. Они различаются не только по интенсивности, но в ряде случаев могут иметь и противоположное направление. Характер изменений химических и физиологических свойств растения при заболевании зависит от ряда причин, важнейшими из которых являются: 1) биологические особенности, характер питания и вирулентность паразита; 2) особенности обмена веществ и степень устойчивости растения-хозяина; 3) интенсивность инфекции и фаза развития заболевания; 4) условия среды.

ИЗМЕНЕНИЯ ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПРОТОПЛАЗМЫ

Заболевание растений, как правило, сопровождается существенными изменениями физико-химических свойств протоплазмы. Одной из наиболее характерных сторон этих изменений является увеличение проницаемости пограничных слоев плазмы, выражающееся в увеличении экзосмоса неорганических солей и органических соединений из клеток. Повышение проницаемости больных растений наблюдали многие авторы. А. Я. Кокин (1948), изучая физиологические изменения, вызываемые ржавчиной у растений пшеницы, нашел, что вымываемость органических веществ у больных растений возрастает до 500%.

Изменения физико-химического состояния протопласта происходят не только в результате заболевания, но и под воздействием токсинов патогенных микроорганизмов. Так, фузариновая кислота и ликомаразмин вызывают у листа томатов патологическое повышение проницаемости протоплазмы клеток (Linskens, 1955).

Влияние инфекции сказывается на различных свойствах протопласта — электропроводности, состоянии клеточных органоидов и их количестве и т. д. В качестве примера можно привести некоторые данные, характеризующие изменения в протоплазме капусты под воздействием токсина *Botrytis cinerea*. Как видно из данных табл. 71, инфильтрация токсина снижает структурную вязкость протоплазмы и различным образом влияет на набухаемость клеточных органоидов — размеры ядра уменьшаются, а размеры пластид увеличиваются. Изменения эти сильнее выражены у неустойчивого сорта № 1.

Таблица 71

Влияние инфильтрации токсина *Botrytis cinerea* на состояние протопласта капусты (в % от соответственных данных для проб, инфильтрированных водой) (по Рубину и Ладыгиной 1964; Аксеновой, 1964)

Протопласт	Сорт			
	Амагер	№ 1	Амагер	№ 1
	часы действия токсина:			
	2	24	2	24
Структурная вязкость протоплазмы	100	70	25	—
Размеры ядра	97	92	89	87
Размеры пластид	114	109	118	132

Изменения физико-химических свойств протопласта в целом, как и отдельных его структур, представляют собой результат ряда процессов, катализируемых различными ферментами. В свою очередь, для деятельности ферментативного аппарата клетки одним из решающих факторов является состояние клеточных органоидов и структура протопласта. Таким образом, воздействие токсинов, выделяемых паразитом, вызывает целую цепь взаимообусловленных изменений физико-химических свойств и метаболических функций протопласта. Характер этих изменений определяется, помимо свойств патогенного агента, биологическими особенностями растительной ткани, степенью ее восприимчивости и резистентности.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Как правило, заболевание растений сопровождается более или менее значительным обезвоживанием тканей. Однако симптомы нарушений водного баланса и их причины не одинаковы при отдельных заболеваниях.

Гойман (Gäumann, 1954) различает две основные причины потери воды больными растениями — усиление транспирации, связанное с повреждением поверхностных тканей растения, и нарушение поступления воды вследствие повреждения корней или сосудистой системы.

Одной из причин уменьшения проходимости проводящих путей является разрастание мицелия паразита в полости сосудов, которое, однако, не может полностью прекратить движение воды (рис. 55).

Причиной частичной закупорки сосудов служат также токсические выделения паразита. Под их влиянием клетки сердцевинных лучей образуют в полости сосудов своеобразные выросты — тиллы, заполняющие иногда значительную часть объема сосуда. Не менее существенную роль играет и возникающее под влиянием фермента паразита расщепление пектиновых веществ, заключенных в прилегающих к сосудам клетках. Из поврежденных клеток осво-

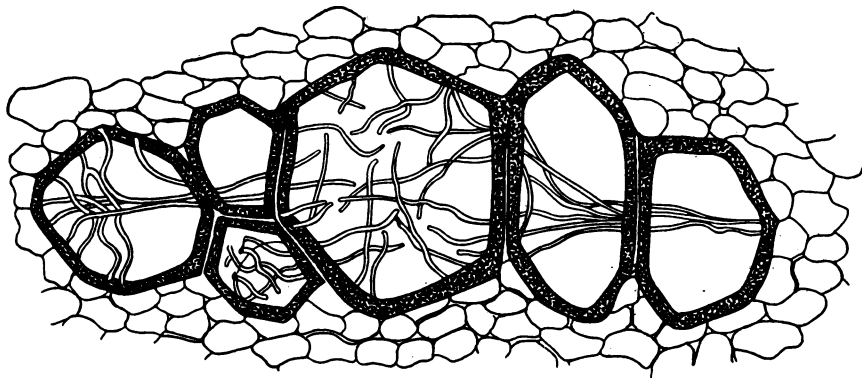


Рис. 55. Гифы гриба в сосудах стебля хлопчатника, зараженного *Verticillium* (по Радкевичу)

бождаются фенольные вещества, окисляющиеся и конденсирующиеся до меланинов. Вместе с коллоидным раствором пектата кальция продукты окисления дубильных веществ образуют в сосудах темноокрашенные студнеобразные пробки.

В результате изменений в проводящей системе, вызываемых возбудителями увядания, транспирационный ток значительно замедляется, что не является, однако, единственной причиной увядания. Под воздействием токсина увядания — ликомарамина, клетки растения выделяют большое количество воды, поступающей в транспирационный ток. При этом основная роль в явлениях увядания принадлежит не потере воды, а снижению осмотического давления клеток. Вследствие нарушения полупроницаемости протоплазмы осмотически активные вещества клеток поступают вместе с водой в транспирационный ток, и клетки теряют тургор. Отмечено, что увядание растений под влиянием ликомарамина может наступать даже в атмосфере, насыщенной влагой (Gäumann и Jaag, 1947).

Действие фузариновой кислоты на водообмен растений во многом сходно с действием ликомарамина.

Понижение транспирации может иметь серьезное повреждающее действие, особенно в условиях жаркого климата, вследствие перегрева растения, чем вероятно, и обусловлено преимущественное распространение болезней увядания в южных районах.

На интенсивность транспирации влияют не только болезни увядания, но, как правило, и другие заболевания, однако направления этих изменений не всегда однотипны. Усиление транспирации помимо влияния паразита на проницаемость протоплазмы может определяться также повреждением покровных тканей и изменением характера устьичных движений. Поражение листьев томатов бурой пятнистостью (вызываемой *Cladosporium fulvum*) увеличивает отверстие устьиц и нарушает нормальный ритм устьичных движений. Одновременно заметно снижается устойчивость устьиц к высоким температурам (табл. 72).

Таблица 72

Влияние повышенной температуры на ширину устьичной щели у здоровых и пораженных *Cladosporium fulvum* (по Дворецкой, Пыриной и Феоктистовой, 1959)

Условия опыта	Состояние листьев	% устьиц с шириной устьичной щели, мк			
		1,6—3,3	3,3—4,8	4,8—6,6	выше 6,6
10 ч при 20°C	здоровые	24,3	14,8	3,2	0
»	зараженные	23,4	13,8	31,8	26,4
10 ч при 41°C	здоровые	46,0	17,4	0	0
»	зараженные	0	0	2,2	97,8

Вместе с тем при некоторых заболеваниях происходит снижение транспирации, которое может зависеть от различных причин — от закупорки проводящих сосудов листа и устьичных отверстий гифами гриба (мильдю винограда), от замещения губчатой паренхимы листа тканью, лишенной межклетников, от сокращения количества устьиц (ржавчина листьев яблони), от уменьшения транспирационной поверхности вследствие развития некротических пятен или отмирания части листового аппарата.

Иного типа действие на водообмен растения оказывают полисахариды, являющиеся составной частью многих токсинов. Вещества этого типа вызывают механическую закупорку межмембранных пространств клеточных стенок и конечных разветвлений сосудов. В результате нарушаются обе стороны водообмена (поступление и отдача воды) и наступает необратимое увядание при почти не изменяющемся содержании воды в растении.

Нарушения водного баланса растения, вызванные заболеванием, могут сами по себе служить причиной изменения характера обмена веществ пораженного растения. Обезвоживание клеток изменяет направление и интенсивность различных биохимических процес-

сов — развивается распад полимерных соединений, ослабляются и прекращаются синтетические процессы.

Таким образом, нарушения водного режима клеток растения, возникающие под воздействием паразита, являясь одним из основных симптомов для ряда заболеваний, существенно изменяют характер биохимических процессов в пораженных тканях, и служат тем самым основной причиной гибели растения-хозяина.

ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ

Заболевание растений сопровождается значительным ослаблением их фотосинтетической активности, что может быть вызвано разнообразными причинами. При многих заболеваниях, вызываемых факультативными паразитами, интенсивность фотосинтеза снижается вследствие частичного отмирания листовой ткани. При мучнистой росе ассимилирующая поверхность листа покрывается налетом мицелия, что уменьшает освещенность и не может не отразиться на фотосинтезе (рис. 56). Под воздействием большинства фитопатогенных грибов снижается количество хлорофилла в листе. Чем сильнее степень поражения, тем больше снижается

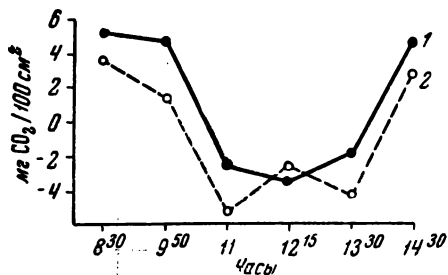


Рис. 56. Фотосинтез листьев дуба здоровых (1) и пораженных *Microsphaera alpehitoides* (2) (по Купревичу)

содержание хлорофилла (в процентах от контроля), как это показано, например, А. Я. Кокиным (1948) для овса, пораженного ржавчиной:

	Поражение		
	слабое	среднее	сильное
4/IX	79	80	10
11/IX	68	35	15

Уменьшение содержания хлорофилла связано с разрушением хлоропластов, происходящим под воздействием паразитических микроорганизмов.

Однако при некоторых заболеваниях количество хлорофилла в тканях, окружающих очаг инфекции, повышается. Это наблюдается, например, вокруг места спороношения при поражении злаков ржавчинными грибами.

Менее изучен вопрос о влиянии инфекции на содержание желтых пигментов листа. Сведения о снижении процента каротина при некоторых заболеваниях не получили подтверждения. При пораже-

нии осота ржавчиной В. Ф. Купревич (1947) наблюдал, что, наряду со значительным разрушением хлорофилла, возрастает количество желтых пигментов, особенно каротина. Однако это возрастание вряд ли можно приписать новообразованию желтых пигментов в клетках растения-хозяина. Известно, что гифы ржавчины и в особенности споры имеют яркооранжевую, желто-коричневую и т. п. окраску, которая обусловлена высоким содержанием желтых пигментов и, в частности, каротина.

Частичное разрушение хлорофилла, вызванное влиянием фитопатогенных грибов, не является единственной причиной ослабления фотосинтеза — инфекция искажает и ингибирует биохимический аппарат фотосинтеза. Так, например, в хлоропластах, изолированных из листьев растений, пораженных вирусом табачной мозаики, подавлена реакция Хилла и понижена активность окислительного фосфорилирования (Zaitlin a. Jagendorf, 1960). Кроме того, большое значение имеют общая дезорганизация процессов синтеза и оттока, несбалансированность действия отдельных ферментативных систем, зависящая от влияния токсических выделений паразита, нарушения водообмена и т. д.

Степень подавления фотосинтетического процесса зависит в большей мере от фазы развития заболевания и от силы поражения, а также от свойственного паразиту типа питания. При заболеваниях, вызванных факультативными паразитами, снижение фотосинтетической активности растения начинается уже с начала заболевания и прогрессирует по мере развития последнего. Заражение облигатными паразитами на протяжении скрытого периода и первых фаз заболевания может не сказаться на фотосинтетической активности растения, а в некоторых случаях даже активировать ассимиляцию.

Эти данные хорошо согласуются с особенностями питания, свойственными облигатным паразитам. Приспособленность последних к питанию только за счет живых клеток находит свое яркое выражение в том, что истинные паразиты в начале своего развития могут даже оказывать некоторый стимулирующий эффект, обеспечивая тем самым наиболее благоприятные условия для своего развития. Таким образом, воздействие фитопатогенных микроорганизмов на фотосинтетическую активность растения весьма разнообразно. Здесь может наблюдаться как значительная стимуляция процесса, так и полная приостановка фотосинтеза. Характер воздействия, оказываемого паразитом на фотосинтетическую деятельность растений, зависит от особенностей паразита, силы поражения, фазы развития заболевания, условий среды и других факторов.

УГЛЕВОДНЫЙ ОБМЕН

Характер изменений, вызываемых грибными заболеваниями в составе и содержании углеводов растительных тканей, определяется целым рядом факторов. Для вегетирующих растений большое

значение имеет влияние, оказываемое паразитом на фотосинтетический процесс, от которого в значительной степени зависит общее содержание углеводов в растении. Не меньшую роль играет интенсивность потребления углеводов паразитом, а также самим растением в связи с активированием окислительных процессов, вызванных инфекцией. Кроме того, результатом заболевания являются изменения в передвижении углеводов — нарушение оттока из ассимилирующих органов вследствие повреждения сосудистой системы либо приток пластических веществ к очагу инфекции.

Изменения качественного состава углеводов определяются деятельностью гидролитических ферментов, выделяемых паразитом в ткани растения-хозяина, а также изменениями активности собственных карбогидраз растения под влиянием паразита.

Количественные и качественные изменения углеводного комплекса больного растения зависят от биологических особенностей партнеров — растения-хозяина и паразита, от фазы и силы заболевания и от условий среды. Понятно, что под воздействием столь многочисленных и разнообразных факторов изменения в углеводном обмене больных растений могут носить многообразный и иногда противоположный характер. Вместе с тем, необходимо отметить, что господствующей тенденцией является истощение больного растения в отношении углеводов и преобладание в нем процессов деполимеризации сложных форм запасных углеводов, что неоднократно отмечалось рядом авторов (Купревич, 1947; Кокин, 1948 и др.).

Распад резервных форм углеводов в особенности характерен для растений, пораженных факультативными паразитами, обладающими мощными гидролитическими ферментами. Кроме того, токсины этих паразитов активируют гидролазы растения-хозяина. Увеличение активности инвертазы под влиянием токсина *Botrytis cinerea* при его введении в листовую ткань капусты методом вакуум-инfiltrации наблюдалось Е. В. Арциховской (1946). При этом активирование инвертазы достигает больших величин в тканях неустойчивого сорта № 1 по сравнению с сортом устойчивым. Наряду

Таблица 73

Влияние инfiltrации токсина *Botrytis cinerea* на углеводы листьев капусты (анализ через 5 дней после инfiltrации, содержание углеводов в % на сухое вещество) (по Арциховской, 1946)

Группа	Монозы		Биозы+полиозы		Клетчатка		Сумма	
	Амагер	№ 1	Амагер	№ 1	Амагер	№ 1	Амагер	№ 1
Исходная . .	38,30	46,83	8,77	4,60	11,26	12,70	58,33	64,18
Токсин . . .	30,95	38,68	11,43	4,55	11,54	12,10	53,92	55,33

с активированием инвертазы происходит подавление ферментативного синтеза сахарозы, которое более четко выражено у неустойчивого сорта. Однако угнетение синтетических процессов под влиянием токсина наблюдается не во всех случаях. Как видно из данных табл. 73, в листовой ткани капусты Амагер (устойчивый сорт) в результате инфильтрации токсина *Botrytis* происходит заметное возрастание количества сахарозы и некоторое повышение содержания клетчатки, тогда как у неустойчивого сорта № 1 содержание этих соединений снижается.

При поражении растений облигатными паразитами также наблюдается уменьшение количества углеводов и возрастание активности карбогидраз. Однако в какой мере подобное активирование зависит от деятельности ферментов паразита — неизвестно. Для фитофторы, развитие которой на картофеле происходит в первые дни по типу облигатных паразитов, показано, что гриб этот не способен выделять амилазу (Сухоруков, 1952). Вместе с тем заболевание фитофторой приводит к снижению процента крахмала в клубнях и листьях.

В ряде случаев, особенно при заболеваниях, вызванных облигатными паразитами, в пораженных тканях наблюдается усиленное накопление запасных форм углеводов. Например, было отмечено (Shaw, Brown a. Rudd-Jones, 1954), что, давая листьям пшеницы, пораженным мучнистой росой, 0,25%-ный раствор кислоты, меченой по C^{14} , наблюдается концентрация радиоактивности на месте пустул (рис. 57). Зона повышенной радиоактивности точно соответствует зоне активного синтеза крахмала клетками растения-хозяина.

Совокупность литературных данных по углеводному обмену инфицированного растения приводит к выводу, что любое заболевание растения связано с усиленным расходом углеводов, как потребляемых паразитом, так и расходуемых клетками растения-хозяина на процессы обмена веществ, активируемые выделениями паразита. Вместе с тем конечный эффект, наблюдающийся в количественном и качественном составе углеводов в отдельных органах и тканях пораженного растения, может быть различным.



Рис. 57. Радиография накопления C^{14} в месте пустул *Puccinia graminis tritici* на пшенице. Зараженные листья получали 0,25%-ный раствор кислоты = C^{14} в течение 165 мин. Светлые пятна — районы высокой радиоактивности (по Shaw, Brown a. Rudd-Jones)

Имеющиеся в литературе данные по влиянию инфекции на азотный обмен растений показывают, что и в этом случае характер изменений, наступающих в пораженном растении, может сильно варьировать.

В ряде работ отмечалось, что в результате поражения патогенными грибами общее содержание азота в тканях растения уменьшается. Например, у растений пшеницы, пораженных бурой ржавчиной, уменьшение количества азотсодержащих веществ происходит не только в пораженных листьях, но и в молодых, непосредственно не затронутых инфекцией листьях, расположенных выше по стеблю (Нилова и Степанова, 1958).

Существенно изменяется при некоторых заболеваниях соотношение между белковой и небелковой фракциями азота, причем и эти изменения могут идти в противоположных направлениях. Так, заболевание овса ржавчиной приводит к снижению содержания белкового азота тем большему, чем сильнее поражение.

Одновременно возрастает количество аминокислот, особенно значительно на более поздних стадиях поражения (Кокин, 1948). Следует, вместе с тем, иметь в виду, что значительные количества азота потребляются самими микроорганизмами, поэтому при сильном развитии инфекции содержание аминокислот в пораженной ткани может значительно понижаться.

Одним из факторов, вызывающих изменения в составе азотсодержащих веществ растения-хозяина, являются протеолитические ферменты, выделяемые патогенными микроорганизмами. Однако активирование протеолитических процессов обнаруживается далеко не всегда (см., например, Купревич, 1947).

Очевидно, изменения азотного обмена в пораженной ткани определяются не только непосредственным воздействием ферментов паразита и потреблением последним азотсодержащих веществ. Не менее важным является влияние, оказываемое паразитом на общее физико-химическое состояние протоплазмы растительной клетки и на комплекс протекающих в ней процессов обмена веществ. В некоторых случаях клетки устойчивых растений реагируют на токсические выделения паразита усилением синтетических процессов (табл. 74).

У устойчивого сорта Амагер под влиянием токсина *Botrytis* увеличивается содержание белка и падает количество растворимых форм азотистых соединений. Потребление последних паразитом было в этом опыте исключено, так как в изучавшейся листовой ткани мицелий гриба отсутствовал. У неустойчивого сорта в аналогичных условиях происходит накопление растворимых форм азотистых соединений, при одновременном уменьшении количества белка. В дальнейшем накопление белка в результате заражения устойчивых растений было отмечено для батата, зараженного *Ceratocystis fimbriata* (Akazawa a. Uritani, 1955 и др.).

Влияние инфильтрации токсина *Botrytis cinerea* на состав азотсодержащих веществ листьев хранящейся капусты (в % на общий азот); время воздействия токсина — 5 суток (по Арциховской, 1946)

Сорт	Инфильтрация пробы	Белковый азот	Аминовый азот	Амидный + аммиачный азот
Амагер	водой	33,2	44,4	21,4
»	токсином	43,3	33,6	18,7
№ 1	водой	19,7	48,7	29,2
»	токсином	18,1	51,4	29,7

В пораженной ткани растения содержание белков может возрастать за счет их синтеза паразитом из ассимилируемых им небелковых соединений клеток растения-хозяина.

Существенное влияние на азотный обмен больного растения могут оказывать возникающие в результате заболевания изменения в обмене углеводов. Так, углеводное голодание клеток, обусловленное нарушениями фотосинтеза и использованием содержащихся в них углеводов гифами паразита, неизбежно должно привести к так называемому белковому дыханию, т. е. к расщеплению белка. Этому способствуют также вызываемые паразитом нарушения структуры протопласта, приводящие, как правило, к активированию протеолитических процессов.

Имеется ряд указаний, что инфекция вызывает изменения не только в соотношении между белком и продуктами его распада, но также и в составе аминокислот в пораженных тканях. Так, например, состав свободных аминокислот изменяется в клубнях картофеля, пораженного готикой (Берштейн, Фотюк и Оканенко, 1958). Обнаружив значительное изменение аминокислотного состава белка у пораженных стеблевой ржавчиной растений пшеницы, Шоу (Shaw, 1959) высказал предположение, что в патологических условиях ферментные системы, участвующие в азотистом обмене растения, могут изменяться.

Изменение количества отдельных аминокислот при заражении может зависеть от их окисления, как это показано Б. А. Рубиным и Т. М. Ивановой (1959) для капусты, пораженной *Botrytis cinerea*. Процесс окисления аминокислот в тканях, пораженных *Botrytis*, имеет существенное защитное значение: вопрос этот рассматривается подробно в разделе об иммунитете.

В числе соединений, возникающих в пораженной инфекцией растительной ткани при распаде белка, особое значение придается аммиаку. Аммиак, являясь составной частью выделений многих патогенных грибов, образуется также и в клетках пораженных растений. Содержание аммиака и мочевины повышается в листьях

растений пораженных ржавчиной (Гречушников, 1936; Овчаров, 1937).

Накопление аммиака (9—10 мкг% на сырой вес) в листьях капусты при заражении *Botrytis cinerea* отмечено в опытах Б. А. Рубина и Т. М. Ивановой (1959); наблюдалось это только у устойчивого сорта капусты (Амагер). Авторы установили, что накопление аммиака зависит не от образования его гифами паразита, а от процессов, протекающих в клетках растения. Накопление аммиака представляет собой, по-видимому, одно из проявлений защитных реакций устойчивых тканей капусты.

Среди изменений, вносимых инфекционным агентом в метаболизм азотсодержащих веществ, важная роль должна принадлежать качественным изменениям белка. Например, в клубнях картофеля, пораженных раком, в 4—5 раз возрастает относительное содержание щелочнорастворимых белков и повышается содержание неизвлекаемого белкового азота (Оканенко, Берштейн, и Рейнгардт, 1964). Качественно изменяются белки батата, зараженного *Ceratocystis fimbriata* (Uritani a. Stahmann, 1961; Kawashima a. Uritani, 1963). В этих работах, так же как и в ряде других исследований, установлено, что среди белков, синтезируемых в инфицированной ткани, важное место принадлежит белкам ферментов и клеточных органоидов, что подробнее будет рассмотрено ниже.

Экспериментальный материал, накопленный за последнее десятилетие, указывает на большую сложность и многообразие изменений, вызываемых инфекцией в обмене азотсодержащих соединений растения-хозяина.

ДЫХАНИЕ

В подавляющем большинстве случаев заболевание растения, по крайней мере на начальных фазах, сопровождается более или менее значительным активированием дыхательного газообмена. Как правило, с момента заражения начинается постепенное усиление дыхательного газообмена, вслед за чем дыхательная активность инфицированных тканей падает. Падение это двоякого характера. В ряде случаев оно отражает отмирание тканей и заканчивается гибелью пораженного органа или целого растения. В случае же устойчивых объектов ослабление дыхательной активности является выражением преодоления инфекции и возвращения окислительно-восстановительного обмена к исходному нормальному состоянию.

Динамичность процесса активирования дыхания больного растения и является причиной противоречивых данных, получаемых различными авторами для одних и тех же объектов. Это становится ясным при рассмотрении, например, кривых дыхания листьев овса, в разной степени пораженного ржавчиной (рис. 58). При слабом поражении листьев их дыхание по сравнению с дыханием листьев здоровых значительно активизируется; сильное поражение, наоборот, подавляет дыхательную активность листа.

Степень активирования дыхания при заражении может быть очень различна, что зависит от ряда причин и в первую очередь от природы инфекционного начала и от характера растительной ткани. Так, некоторые заболевания, приводящие к сокращению поверхности дышащих тканей, не могут вызвать значительного активирования дыхательного процесса даже в начале заболевания. Например, снижается интенсивность дыхания у листьев, пораженных эпифитными микроорганизмами, покрывающими поверхность листа и затрудняющими поступление кислорода в листовую ткань.

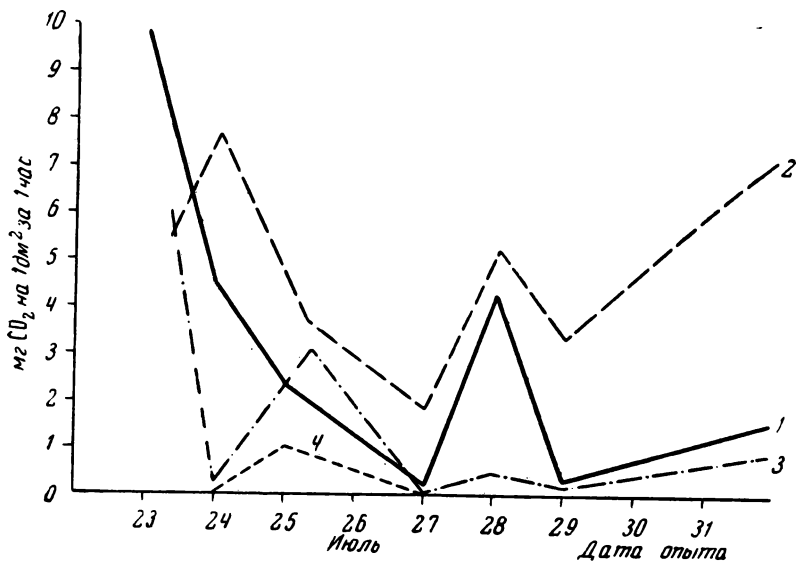


Рис. 58. Интенсивность дыхания листьев овса, здорового (1) и слабо (2), средне (3) и сильно (4) пораженного ржавчиной. Определения в 10—11 ч утра (по Кокину)

Значительное возрастание интенсивности дыхания хранящихся плодов вызывается рядом факультативных паразитов. Так, дыхание груш при поражении *Monilia* возрастает в 8 раз (Schneider-Orelli, 1911), дыхание лимонов, пораженных *Penicillium digitatum*, усиливается более чем в 9 раз (Haller, Rose, Lutz a. Harding, 1945).

Активирование дыхательного газообмена при взаимодействии с патогенными микроорганизмами связано с изменениями активности окислительных ферментов.

Активирование пероксидазы наблюдается в тканях растений при многих заболеваниях — при вилте хлопчатника, раке картофеля, при заражении капусты *Botrytis cinerea* и т. д. Возрастание активности полифенолоксидазы отмечено для картофеля, зараженного фитофторой, для хлопчатника, зараженного вертициллезным вилтом, при фузариозном вилте томатов и в ряде других случаев.

У пшеницы при заболевании ржавчиной, так же как у томатов при фузариозе, возрастает активность аскорбиноксидазы. Активирование цитохромоксидазы и аденозинтрифосфатазы обнаружено у батата, пораженного черной гнилью, активирование дегидрогеназ при вирусном заболевании табака (подробнее см. Рубин и Арциховская, 1960).

Некоторые авторы считали, что источником активирования дыхательного газообмена пораженных тканей является дыхание патогенного микроорганизма (Schneider-Orelli, 1911; Maresquell 1928).

Однако эта точка зрения была опровергнута дальнейшими экспериментальными исследованиями. Убедительные данные были получены для пшеницы, пораженной мучнистой росой *Erysiphe graminis* (Allen a. Goddard, 1938). Путем удаления эпидермиса вместе с заключенным в нем грибом авторы установили, что поглощение большей части кислорода зависит от активирования окислительных процессов в клетках мезофилла листа, расположенных в непосредственном соседстве с пораженным эпидермисом, но инфекцией не затронутых. С дыханием же паразита связано от $\frac{1}{5}$ до $\frac{1}{3}$ общего количества поглощенного кислорода. Эти данные показывают, что активирование окислительной системы растения-хозяина может иметь место не только в результате заражения клеток, но и вследствие проникновения в клетки, непосредственно инфекцией не затронутые, каких-то веществ из пораженной ткани.

Активирование окислительных процессов, сходное с наблюдаемым при заражении, можно вызвать путем введения в здоровую ткань раствора токсина, что показано на примере токсина *Botrytis cinerea*. Степень активирования дыхания листовой ткани капусты возрастала с увеличением времени действия токсина:

Время после инфильтрации токсина в часах	0	4	22
Дыхание инфильтрированных проб в % от контроля	102,1	117,8	148,8

и достигала в отдельных случаях более 200%. Одновременно наблюдалось и соответствующее возрастание активности пероксидазы (Арциховская и Рубин, 1937; Четверикова, 1952). Окислительная активность тканей увеличивается под воздействием токсина сильнее у устойчивого сорта, аналогично тому, что наблюдается при непосредственном контакте с паразитом.

Какова природа активирования дыхательного газообмена зараженных тканей? Является ли оно действительно ответной реакцией клеток хозяина на физиологическое раздражение, вызванное инфекцией, либо оно обусловлено окислительными ферментами паразита, находящимися в пораженных клетках и способными, кроме того, диффундировать в окружающие клетки, непосредственно инфекцией не затронутые?

Как уже указывалось, в листовой ткани капусты, зараженной *Botrytis*, существенно возрастает активность пероксидазы. Иссле-

дование окислительной системы *Botrytis* показало, что гриб этот практически лишен пероксидазной активности. Таким образом, активирование пероксидазы происходит в этом случае исключительно за счет ферментов растения-хозяина.

Аналогичные данные были получены для корней моркови, пораженных грибом *Phoma rostrupii*. Гриб этот не образует полифенолоксидазы, однако в тканях, непосредственно прилегающих к зараженному участку корня, активность фермента существенно возрастает, достигая в ряде случаев 700—900% от исходной активности (Хандобина и Озерецковская, 1959).

Основываясь на этих примерах, можно считать, что активирование окислительных процессов в зараженной растительной ткани является в первую очередь результатом специфической реакции раздражимости, свойственной устойчивым формам растения-хозяина.

С этой точки зрения интересны исследования дыхания растений, пораженных вирусом, поскольку вирусы не обладают ферментной системой и, следовательно, самостоятельным дыханием. Заражение табака мозаичной болезнью существенно повышает интенсивность дыхания. Это повышение при значительном накоплении вируса достигало 32% от контроля. Вирусные заболевания повышают окислительную активность тканей свеклы, картофеля и т. д.

Различия между дыханием больной и здоровой тканями касаются не только количественной стороны процесса. Инфекция приводит также к серьезным качественным изменениям ферментативного аппарата дыхания. Работами последних лет показано, что в результате инфекции могут изменяться основные пути окисления дыхательного субстрата. Окисление фосфорилированной гексозы может идти по меньшей мере тремя путями. Аэробное окисление осуществляется либо путем превращений, связанных с циклом ди- и трикарбоновых кислот, либо гексозомонофосфатным путем. Анаэробный, гликолитический путь использования молекулы гексозы также не исключен в аэробных условиях при доступе кислорода к растению. В ряде случаев установлено, что процессы анаэробного распада дыхательного субстрата в инфицированных тканях активируются.

Под влиянием инфекции уменьшается значение цикла трикарбоновых кислот. На некоторых объектах показано, что подавление активности цикла ди- и трикарбоновых кислот компенсируется активированием гексозомонофосфатного пути, причем в качестве активатора выступают ростовые гормоны. Вопрос об изменении путей окисления в пораженных тканях будет подробнее рассмотрен в следующем разделе.

В ряде случаев установлено, что у иммунных растений в результате заражения значительно возрастает роль полифенолоксидазы, пероксидазы и флавопротеиновых оксидаз. Подробнее вопрос этот разбирается в разделе «Природа иммунитета растений».

Большой интерес представляют данные об энергетике дыхания

пораженных растительных тканей. Дыхание растительных тканей до встречи с инфекцией лимитируется, согласно представлениям Аллена (Allen, 1953), медленной регенерацией аденозиндифосфорной кислоты. Это лишает клетку фосфатного акцептора и уменьшает также поступление неорганического фосфора, необходимого для окислительного фосфорилирования. При заболевании происходит разобщение дыхания и фосфорилирования, вызванное действующим образуемым паразитом веществ. Известно, что многие вещества, из которых наиболее изучен 2,4-динитрофенол, вызывают подавление эффекта Пастера и разобщают окисление и фосфорилирование. Введение таких веществ в живые ткани приводит к заметному активированию дыхательного газообмена. Сходным действием обладают, согласно Аллену, и вещества, вырабатываемые инфекционными микроорганизмами.

Точка зрения Аллена нашла подтверждение в работах других авторов (Uritani a. Takita, 1953; Akazawa a. Uritani, 1955 и др.), изучавших влияние возбудителя черной гнили *Ceratostomella fimbriata* на окислительные процессы батата. Из пораженной ткани был выделен продукт патологического обмена — ипомеомарон, увеличивающий интенсивность дыхания здоровых растительных тканей на 30—50%. Вещество это действует подобно 2,4-динитрофенолу, что выражается в подавлении сопряженного с дыханием фосфорилирования.

Нарушение окислительного фосфорилирования наблюдается не только при заболеваниях, вызванных низшими грибами. Аналогичное влияние оказывает на растение заражение цветковыми паразитами (Березнеговская, 1959).

При подавлении сопряженного с дыханием фосфорилирования энергия окисляемых веществ не может быть использована клеткой на синтетические и другие потребляющие энергию процессы и выделяется в виде тепла. Имеются указания на повышение температуры пораженных растительных тканей. Так, при измерении температуры тканей картофельного клубня, зараженного *Bacillus phytophthorus*, обнаружено (Eglists, 1933), что наибольшее повышение температуры имеет место в точке внесения инфекции. По мере удаления от этой точки реакция становится все менее заметной. Ход изменения температуры соответствует изменениям интенсивности дыхания больного клубня.

Имеющиеся данные по изменению температурного режима больных тканей наряду с прямыми определениями пастеровского эффекта и окислительного фосфорилирования у зараженных тканей, бесспорно указывают, что один из путей отрицательного действия, оказываемого инфекцией на живую ткань, состоит в разобщении дыхания и фосфорилирования.

Однако в настоящее время установлено, что энергетический метаболизм нарушается в основном при далеко зашедшем заболевании. Первые же этапы заболевания, в особенности у устойчивых форм растений, характеризуются активированием окислительного

фосфорилирования, а также процессов, идущих с потреблением энергии. К таким процессам относится новообразование окислительных ферментов (Uritani a. Stahmann, 1961; Рубин, Иванова и Давыдова, 1964), представляющее одну из причин увеличения интенсивности дыхания инфицированных тканей. Большое значение для уровня окислительной активности и для увеличения энергетической эффективности дыхания имеет синтез вещества клеточных структур, количество которых возрастает в зараженных клетках (Аксенова и Рубин, 1964).

Вполне вероятно, что в активировании окислительного метаболизма больного растения не малая роль принадлежит переходу ферментов в более активное состояние, одной из причин которого может быть изменение внутриклеточной локализации ферментов.

При рассмотрении процессов, возникающих в растительных тканях под влиянием патогенных микроорганизмов, следует учитывать, что растительная ткань представляет собой весьма неоднородную гетерогенную систему. Она состоит из клеток, каждая из которых окружена оболочкой. Очень сложной является структура протопласта, в котором сосредоточено огромное количество органоидов различных размеров и типов. В каждом из этих типов ингредиентов протоплазмы сосредоточены определенные каталитические системы и, следовательно, определенные звенья и группы процессов обмена веществ. Благодаря резко выраженной гетерогенности, разнокачественности протопласта в нем одновременно могут протекать самые разнообразные процессы, имеющие иногда прямо противоположное направление. Отсюда а priori ясно, что вызываемые заражением изменения в обмене, в том числе и изменения дыхания, должны иметь сложную, комплексную природу.

Одно из наглядных проявлений реакции растительной ткани на заражение состоит в активировании дыхательного газообмена. Нет сомнения, что этот общий эффект обусловлен различным и разнонаправленным воздействием паразита и продуктов его жизнедеятельности на отдельные звенья окислительной системы. При этом в различных участках одной и той же ткани могут одновременно иметь место как нарушения энергетического обмена, так и активирование процессов образования и использования богатых энергией соединений, одновременное усиление и синтетических, и гидролитических процессов.

Еще большее разнообразие в реакции на заражение можно встретить при сравнении различных биологических систем, какими являются различающиеся по устойчивости растительные объекты, причем различия эти могут быть обусловлены как наследственными свойствами (вид, сорт), так и фазой развития и условиями, в которых это развитие осуществляется.

ПРИРОДА ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ

Иммунитет растений во многом отличается от иммунитета животных. Различия начинаются с первой фазы заражения — проникновения паразита внутрь организма хозяина. У животного этот процесс происходит, как правило, пассивно. Напротив, для проникновения в растение возбудителю болезни в большинстве случаев приходится преодолевать барьер из кутинизированных покровных клеток, что требует от паразита особой активности уже на начальной фазе заражения. Дальнейшее распространение паразита по тканям растения также связано с преодолением механических препятствий.

Одним из существенных различий между животным и растительным иммунитетом является степень его лабильности, зависимость от условий существования.

Животные, в особенности теплокровные, обладают механизмами, позволяющими регулировать и поддерживать на стабильном уровне состояние различных факторов во внутренней среде. Основное регуляторное значение принадлежит кровообращению и нервной системе.

У растений, лишенных подобных возможностей, состояние внутренней среды колеблется в весьма широких пределах. В связи с этим изменчивость, зависящая от влияния среды, у растений выражена несравненно сильнее, чем у животных.

Большая пластичность растительного организма находит свое выражение и в отношении устойчивости к заболеваниям. Известно, что условия выращивания растений существенно влияют на степень сопротивляемости инфекции.

Большое влияние на поражаемость растений оказывают условия минерального питания. Отдельные элементы минерального питания оказывают различное воздействие на формирование свойств сопротивляемости растения. Большое значение для повышения устойчивости имеет калийное питание. Напротив, одностороннее азотное питание отрицательно влияет на устойчивость. Не менее важным является снабжение растений микроэлементами. Еще в 1919 г.

Н. И. Вавилов показал, что литию принадлежит существенная роль в устойчивости пшеницы к мучнистой росе. В дальнейшем установлено, что удобрение литием может полностью предотвратить заболевание ряда растений мучнистой росой. Внесение в почву меди значительно повышает устойчивость картофеля к фитофторе, цинк заметно влияет на устойчивость хлопчатника к фузариозному вилту. Большое значение для устойчивости ряда растений имеет иод и т. д. Значение минерального питания для иммунитета растений определяется воздействием как отдельных элементов, так и определенного их сочетания на характер обмена веществ.

Большое влияние на направление биохимических процессов в растении оказывает оводненность ткани. Естественно, что водный баланс растительных тканей тесно связан с их устойчивостью. Еще в 1927—1928 гг. Б. А. Рубин показал, что увядшие, потерявшие тургор корни сахарной свеклы резко снижают устойчивость к заражению *Botrytis cinerea*. Сходная зависимость установлена для лука. После уборки луковичы легких сортов теряют воду значительно медленнее и экономнее, чем сорта, не выдерживающие длительного хранения (Рубин, 1940).

Под влиянием водного дефицита снижается синтетическая активность растительных тканей (Сисакян, 1940). Это относится, в частности, и к синтезу веществ, принимающих участие в построении барьерных тканей (см., например, Butin, 1957).

Однако значение высокой активности синтетических процессов не ограничивается образованием покровных тканей. В этом случае имеет место связь, охватывающая многие особенности строения и функции клетки и в первую очередь связь с окислительными процессами, дающими потребляемую при синтезах энергию.

Среди факторов, влияющих на обмен веществ, важная роль принадлежит температуре, характер воздействия которой неодинаков для различных растений и изменяется в процессе развития растения, отражая собой филогенетическую приспособленность растительного организма к определенным климатическим условиям (Соколова, 1949, 1951; Рубин, 1953; Арциховская и Рубин, 1954, 1955).

Температурные условия, влияя на биохимические процессы, протекающие в растении-хозяине, сказываются одновременно и на скорости развития паразита и на его патогенности. Вследствие этого иногда трудно сделать правильные выводы о том воздействии, которое оказывает температура на сопротивляемость растения. Для изучения связи, существующей между обменом веществ и способностью растения развивать защитные реакции, особый интерес представляют опыты, в которых растения подвергались воздействию определенных температур до заражения.

Н. А. Наумов (1951) установил, что растения яровой пшеницы, находившиеся в фазе кушения при температуре 8,7° С, оказывались в фазе колошения значительно более устойчивыми к заражению бурой ржавчиной, чем растения, подвергавшиеся в фазе кушения воздействию температуры 13,1—16,9° С. Очевидно, влияние темпе-

ратуры, к которой не приспособлена яровая пшеница в стадии кущения, искажает нормальный для этого растения обмен веществ и тем самым снижает способность сопротивляться инфекции.

Снижение устойчивости под влиянием температурных условий, не свойственных растению, наблюдалось и другими авторами (Dickson a. Holbert, 1928); было показано, что южное растение (кукуруза) легче заражается грибом *Gibberella saubinetii* при пониженных температурах, тогда как пшеница — при повышенных.

Зимнее хранение плодов и овощей производится при пониженных температурах, к которым адаптированы зимующие вегетатив-

ные и генеративные органы растений. В этом случае повышение температуры неизбежно приводит к нарушению нормального хода биохимических процессов и к резкому снижению устойчивости, что доказано в ряде экспериментальных работ.

Реакция на температуру комплекса хозяин — паразит может существенно отличаться от реакции растения и паразита, взятых в отдельности. К такому выводу приходит Уокер (Walker, 1950), изучавший температурную зависимость поражения огурцов *Cladosporium cucumerinum*. Оптимальный рост паразита на агар-агаре достигается при 21°С, оптималь-

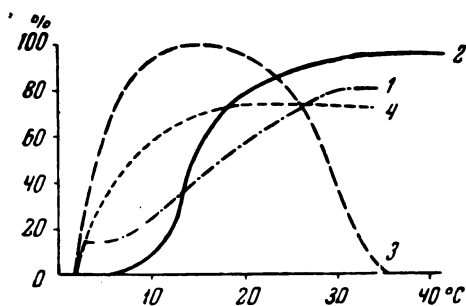


Рис. 59. Влияния температуры почвы на болезни проростков пшеницы (схема) (по Гауманн):

1 — ферментативная растворимость клеточных стенок проростков, росших при различных температурах, 2 — процент проростков, пораженных *Gibberella saubinetii*, 3 — процент проростков, пораженных *Ophiobolus graminis*, 4 — скорость роста проростков при различных температурах

ный рост растений огурца — при 25°С. Наибольшее же развитие болезни происходит при 17°С, что определяется, по мнению автора, замедленным образованием пробковой ткани при этой температуре, тогда как развитие паразита в этих условиях может происходить еще с достаточной скоростью.

Влияние температуры на поражаемость одного и того же растения различными возбудителями может быть в корне различным, определяясь различными факторами. Так, если устойчивость клеточных стенок растения к растворяющему действию фермента играет, как видно из кривых, представленных на рис. 59, большую роль при поражении *Gibberella*, то устойчивость к *Ophiobolus* связана с какими-то иными факторами.

Существенное воздействие на степень поражения растений оказывают также степень освещенности и длина светового периода, оказывающие, как известно, большое влияние на характер обмена веществ и на развитие растений. Так, Б. С. Мошков (1938) нашел, что растения черной смородины практически не поражаются ржав-

чиной при длине светового дня менее 11 ч и более 16 ч. Это не связано ни с окончанием вегетационного периода, ни с переходом растения в генеративную фазу, ни с анатомо-морфологическими признаками и определяется, по мнению автора, изменениями физиологического иммунитета растений.

Наблюдения над влиянием длины светового дня на степень поражаемости растений имеются для стеблевой ржавчины пшеницы, твердой головни пшеницы, корневой гнили ячменя и для ряда других растений. В настоящее время накоплен большой экспериментальный материал о влиянии длины светового дня на степень поражаемости растений и на их чувствительность к токсическим выделениям возбудителей инфекции.

Серьезные сдвиги в ходе процессов жизнедеятельности клеток, вызываемые ионизирующей радиацией, находят отражение и в изменении сопротивления растений, причем направление этих изменений зависит от дозы облучения и его длительности, от характера облученной ткани (см., например, Waggoner a. Dimond, 1956).

Интенсивность и направленность протекающих в растении биохимических процессов зависят не только от вида растения и условий произрастания. Известно, что развитие растений связано с существенными изменениями ряда основных процессов обмена веществ, что не может не отражаться и на характере взаимодействия растительных тканей с патогенными микроорганизмами.

При рассмотрении вопроса о возрастной устойчивости растений надо иметь в виду, что в ряде случаев непоражаемость может определяться неблагоприятными условиями, создающимися для развития паразита во время прохождения растением той или иной фазы развития. Так, например, согласно Н. А. Сакварелидзе (1954), причина непоражаемости плодов и семян яблони фитотрофом (*Phytophthora syringae* Klebahn) в течение лета в Грузии заключается в том, что оптимальное развитие этого гриба происходит при 14—18°С, тогда как при 30°С рост гриба вообще прекращается. Приуроченность развития гриба к относительно низким температурам и лежит в основе наибольшей поражаемости фитотрофом семян в марте, а плодов — в ноябре. П. И. Лопушинский (1952) отмечает, что весной, при наступлении благоприятных условий, наблюдается массовый выход зооспор возбудителя рака картофеля *Synchytrium endobioticum*, причем происходит не только массовое возобновление, но и значительное накопление инфекции в почве. Массовый выход зооспор совпадает обычно с появлением всходов ранних посадок картофеля. Применение более поздних сроков посадки позволяет либо полностью избежать поражения растений раком, либо значительно его снизить.

Явления так называемого «ухода» растения от заражения нередко трудно отличить от истинных изменений устойчивости, обусловленных ходом развития растения или какими-то другими факторами.

Фаза развития, на которой растение оказывается наиболее восприимчивым к заражению определенным возбудителем инфекции, зависит от физиолого-биохимических особенностей последнего. Большой материал по этому вопросу собран в монографии М. С. Дунина (1946), который делит болезни растений на группы в соответствии с тем, на какой фазе онтогенеза поражаются растения: на восходящей, т. е. во время роста, или нисходящей — при старении. Возрастание приуроченности отдельных заболеваний может быть выражено с различной четкостью, — существуют паразиты, заражающие растение независимо от фазы развития.

Приведенные материалы показывают, что характер взаимодействия паразита и растения-хозяина, степень устойчивости последнего неразрывно связаны с особенностями обмена веществ растения. Всякое воздействие, изменяющее характер обмена веществ, смещающее направленность отдельных биохимических процессов, неизбежно сказывается на степени устойчивости растения, на его способности определенным образом реагировать на инфекцию.

Возникает вопрос о характере зависимости, существующей между обменом веществ растения и его устойчивостью. С одной стороны, в результате определенного хода внутренних биохимических процессов складывается химический состав и анатомо-морфологическое строение растительного организма. Свойства эти, в свою очередь, могут играть немалую роль в степени поражаемости растения. С другой стороны, обмен веществ представляет собой материальную основу для активных защитных реакций, развивающихся в тканях растения-хозяина при контакте с паразитом.

РОЛЬ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЕЙ РАСТЕНИЙ

Анатомо-морфологические особенности оказывают в ряде случаев существенное влияние на устойчивость растений. Влияние это проявляется главным образом на первой фазе заболевания — внедрения паразита внутрь растительной ткани.

Начальным этапом взаимодействия хозяина и паразита является в большинстве случаев прорастание спор, попавших на поверхность растения. Как уже упоминалось, споры могут прорасти лишь в присутствии воды, причем для спор многих видов грибов необходима капельная вода, тогда как споры других видов прорастают в присутствии пароводной воды. В связи с этим габитус растения, способствующий сохранению высокого уровня влажности воздуха, непосредственно окружающего растение, и позволяющий капельной воде задерживаться на поверхности надземных органов, создает одновременно благоприятные условия для заражения. Напротив, форма растений, облегчающая хорошее проветривание воздуха вокруг надземных органов, а также почвы, может в известной степени служить защитой от поражения. Так, например, сорта картофеля с рыхлым кустом менее подвержены

фитофторозу по сравнению с сортами, имеющими плотную кустовидную ботву. С другой стороны, сорта кустовидной фасоли заражаются антракнозом в меньшей степени, чем стелющиеся формы.

Поверхность листьев, покрытая восковидным налетом или густым слоем волосков, трудно смачивается. Попадающие на нее капли воды, в которых могут находиться споры патогенных микроорганизмов, скатываются с листа, что также препятствует заражению.

Устойчивость к паразитам растений, заражение которых осуществляется через генеративные органы, в большой мере связана со строением цветка. Так, цветки многих сортов ячменя, относящихся, например, к группе *egetus*, клейстогамны. Семена образуются у них без выхода из листовых влагалищ, соответственно чему растения такого типа очень мало поражаются *Ustilago nuda* (Вавилов, 1935).

Обусловленная такого рода особенностями растения-хозяина пониженная поражаемость не является, по существу, устойчивостью и квалифицируется обычно как способность «избежать инфекции». Если такое растение в силу той или иной причины вступит во взаимодействие с болезнетворным микроорганизмом, то заражение может успешно осуществиться.

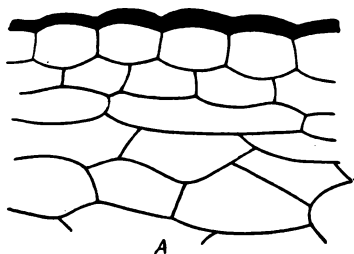
Следующая фаза заражения — проникновение ростовой трубки внутрь ткани растения — может также в значительной степени зависеть от анатомических особенностей растения. Многие паразиты проникают в растение непосредственно через кутикулу. В этих случаях существенное значение могут иметь прочность и толщина кутикулярного слоя, а также количество и размеры устьиц и чечевичек, которые нередко служат воротами для проникновения инфекции.

Значение структуры и механической прочности покровных тканей для поражаемости растений отмечали многие исследователи. Так, изменения прочности кутикулярного покрова определяют собой возрастные изменения устойчивости плодов томатов к заражению *Macrosporium tomato* (Rosenbaum a. Sando, 1920). Величина усилия, необходимого для прокола кутикулы стеклянной иглой диаметром 78 мк, возрастает от 2,7 г для молодых плодов до 5,9 г для плодов спелых, т. е. более чем в два раза. При заражении поверхности плодов взвесью спор возбудителя молодые плоды дают 100% заболевания. Чем больше возраст плодов, тем менее они в этих условиях подвержены заражению; полная устойчивость достигается плодами, когда давление, необходимое для прокола кутикулы, достигнет 5,5 г. Листья томатов, устойчивых по отношению к *Botrytis cinerea*, покрыты толстым кутикулярным слоем, отсутствующим у восприимчивых сортов (рис. 60).

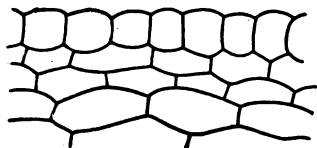
Вместе с тем, для ростовых трубок ряда микроорганизмов кутикула не служит сколько-нибудь существенным препятствием. Так, возбудитель мучнистой росы *Triticum* и *Aegilops* легко проникает через кутикулярный слой; вместе с тем свойственное некоторым разновидностям пшеницы утолщение клеточных оболочек эпидер-

мальных клеток может оказаться непреодолимым барьером для внедряющихся гиф (Lupton, 1956).

В случаях, когда покровные ткани в силу особенностей своего строения затрудняют внедрение паразита, местом проникновения гиф последнего могут служить устьица. Э. Гойман (1954) считает, что размеры устьичной щели могут существенно влиять на поражаемость только бактериальными заболеваниями; однако другие исследователи приписывают строению устьичного аппарата

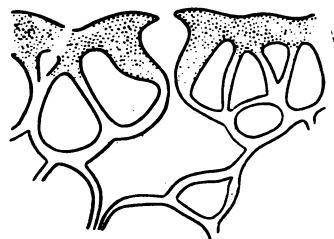


А

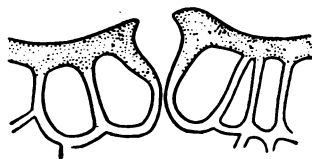


Б

Рис. 60. Разрез через наружные слои листа устойчивого (А) и восприимчивого (Б) к грибу *Botrytis cinerea* растения томата. Кутикула окрашена в черный цвет (по Ainsworth, Oyley a. Read)



А



Б

Рис. 61. Строение устьица листа мандарина (А) и грейпфрута (Б) как фактор устойчивости к *Xanthomonas cotri* (по McLean)

существенную роль и в тех случаях, когда возбудителем служат грибы. Так, Куртис (Curtis, 1928) указывает, что гифы *Sclerotinia cinerea* могут проникнуть во внутренние ткани растения через кутикулу и через устьица растения-хозяина. При наличии же крепкой кутикулы гриб может проникнуть во внутренние ткани только через устьица. В этом случае поражаемость зависит от числа и размеров устьиц.

На рис. 61 представлены устьица мандарина, устойчивого к бактериальному раку цитрусовых. Наружные стенки замыкающих клеток имеют особые близко сходящиеся друг с другом выступы. В результате вход в передний дворик устьица имеет форму узкой щели, в которую не проникают капли росы или дождя. У восприимчивого к раку грейпфрута у замыкающих клеток устьиц почти

нет таких выступов, и капли влаги, в которых может находиться возбудитель, легко засасываются в дыхательную полость.

При всем значении этих и подобных им особенностей следует все же признать, что роль механической устойчивости проявляется в ограниченном числе случаев. Так, Н. И. Вавилов (1913) на основании большого экспериментального материала пришел к выводу, что ни число устьиц на единицу поверхности, ни их линейная величина не связаны с устойчивостью пшеницы к ржавчине.

Если учесть большую пластичность и приспособляемость микроорганизмов, их вооруженность разнообразными ферментами, то не трудно признать, что устойчивость, обусловленная механическими свойствами растительной ткани, должна представлять собой не общее правило, а скорее исключение. Влияние, оказываемое гифами грибов на растение-хозяина, может быть обусловлено синтезируемыми микроорганизмами экстрацеллюлярными ферментами, которые способны вызвать мацерацию покровных тканей. Гифы многих грибов могут действовать, кроме того, и чисто механически. В процессе роста они развивают большое давление, благодаря чему и обладают значительной силой в преодолении механических препятствий. Согласно Линду (Lind, 1898), гифы способны пробуривать тонкие пластинки из мрамора, известняка, коллодия и даже золота, развивая при этом давление до 5 атм. Примером большой силы, развиваемой грибами в процессе роста, могут служить плодовые тела шампиньонов, способные взламывать асфальтовую мостовую.

При оценке значения особенностей покровных тканей для поражаемости растения необходимо также учитывать, что проникновение паразита во внутренние ткани далеко не всегда влечет за собой заражение. Во введении упоминалось, что нередко в растительных тканях обнаруживаются микроорганизмы, не являющиеся возбудителями болезней. Внедрение в ткани растения специфического для него возбудителя инфекции также не всегда влечет за собой развитие заболевания. Решающая роль принадлежит при этом таким факторам, как общепатологическое состояние растения, его сопротивляемость инфекции, определяемая, в свою очередь, характером обмена веществ, зависящим от возраста, условий среды и других факторов.

Известны, однако, случаи, когда и на следующем после внедрения паразита этапе развития болезни — распространение паразита по внутренним тканям растения-хозяина — развитие инфекции может тормозиться механическими свойствами ткани. Так, имеются данные (Hawkins, а. Harvey, 1919), что гифы *Phythium de Baryanum* проникали за 24 ч в клубни неустойчивого сорта картофеля на 366—436 мк, тогда как в клубни устойчивого сорта не больше, чем на 102 мк. Эти различия в скорости роста гриба связаны с механическими свойствами тканей — для разрушения клеточных стенок неустойчивого сорта необходимо давление 42—49 кг

на 1 см², тогда как для сортов устойчивых требовалось соответственно 89,4 кг.

Проявление механической сопротивляемости растений не всегда легко отделить от устойчивости, зависящей от химического состава растения, от характерных для него особенностей реагирования на установление контакта с паразитом. Так, богатство растительных тканей кремнием может коррелировать с устойчивостью. Роль кремния состоит, по-видимому, в увеличении механической прочности покровных тканей, поскольку устойчивость прямо пропорциональна количеству кремневых клеток эпидермиса (Adyantihaуа а. Rangaswami, 1952). Высокое содержание суберина в коре деревьев предохраняет их от поражения грибами, разрушающими древесину. Суберинизированные ткани являются барьером, останавливающим распространение большинства грибов. Однако усиленное образование суберина является в большинстве случаев результатом активной реакции растения на внедрение паразитического организма. Весьма возможно, что растительные ткани, образующие значительные количества суберина до встречи с инфекцией, обладают также повышенной способностью создать суберинизированный барьер при заражении. В этом случае мы имеем дело не только с признаком, свойственным растению до его встречи с инфекцией, но и со специфической реакцией клеток, индуцированной заражением.

ЗНАЧЕНИЕ ХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ТКАНЕЙ

Одной из первых гипотез в области растительного иммунитета была так называемая хемотропическая теория, стремившаяся связать устойчивость растения с его химическим составом, сложившимся до встречи с паразитом и вне его влияния. Разработкой этой теории начиная с 80-х годов прошлого столетия занимались многие исследователи.

В частности, случаи заражения растения объяснялись тем, что гифы грибов растут по направлению к сахару и другим питательным веществам, которые диффундируют из живых клеток растения через разрушенные клеточные стенки (Pfeffer, 1884; Miyoshi, 1894). Примером, иллюстрирующим значение подобных стимулов, могут служить наблюдения, согласно которым зооспоры возбудителя ложной мучнистой росы винограда *Plasmopara viticola*, попав в инфекционную каплю, вначале беспорядочно движутся в ней (Arens, 1929). Когда зооспоры оказываются в близком (непосредственном) соседстве с устьицами, их движение становится упорядоченным, направленным к устьичной щели (рис. 62). Подобный тропический эффект вызывается, очевидно, продуктами газообмена листьев растения-хозяина.

Для спор с малым запасом питательных веществ необходимым условием прорастания является присутствие в инфекционной капле пластических веществ. Для большинства же спор поступление

питательных веществ извне не является безусловно необходимым, но они все же стимулируют процесс прорастания.

Инфекционная капля обогащается органическими веществами за счет диффузии последних из поверхностных клеток растения-хозяина. Количество питательных веществ, диффундирующих в инфекционную каплю, зависит от проницаемости протоплазмы клеток растения. Вещества эти влияют на скорость прорастания, на процент проросших спор и тем самым могут в известной мере определять исход заражения. Установлено, что проницаемость протоплазмы существенно различается у отдельных сортов растений, причем уровень проницаемости в ряде случаев коррелирует с устойчивостью к грибным заболеваниям.

Вместе с тем в огромном числе заболеваний значение хемотропических стимулов для проникновения возбудителей инфекции должно быть признано весьма ограниченным. Хорошей иллюстрацией могут служить данные Брауна и Гарвея (Brown a. Garvey, 1927), показавшие, что гифы *Botrytis* столь же легко прорастали в клетки эпидермиса лука, из которых было вымыто все содержимое, как и в интактные клетки эпидермиса. В опытах тех же авторов с искусственными перепонками из формализированной желатины или парафина проникновение гиф осуществлялось независимо от характера начального распределения питательных веществ в этих мембранах.

В литературе большое внимание уделяется значению, которое имеет для поражаемости или устойчивости растений богатство их тканей теми или другими веществами. Во многих исследованиях в качестве фактора, способствующего поражаемости растений, рассматривается высокое содержание сахаров. Однако существовала и такая точка зрения, согласно которой благоприятная почва для развития ряда паразитов создается при обеднении тканей сахарами, что влечет за собой распад белков и накопление аминокислот.

Тщательный анализ литературных материалов по вопросу о зависимости устойчивости растительных тканей от содержания в

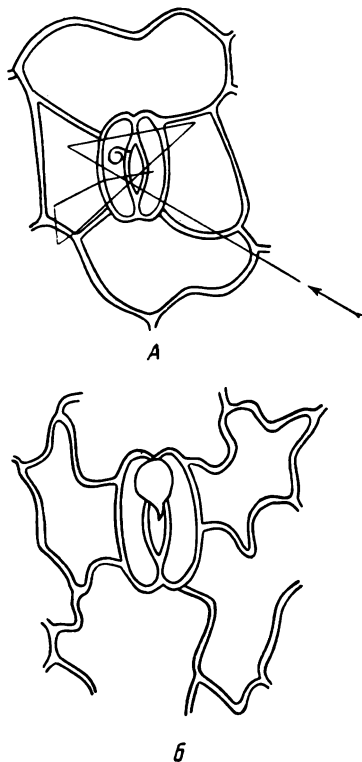


Рис. 62. Притягивание спор *Plasmopara viticola* устьицами листа винограда. А — путь зооспоры в инфекционной капле; Б — остановившаяся в устьице и прорастающая здесь зооспора (по Agens)

них сахаров привел Ремера (Roemer-Fuchs-Isenbeck, 1938) к выводу, что между этими признаками не существует закономерной связи.

Более определенную связь можно заметить между устойчивостью к факультативным паразитам и качественным составом сахаров. Вопрос этот детально разработан в серии исследований Б. А. Рубина с сотрудниками. Было показано, что величина отношения сахароза: моносахара довольно точно коррелирует со степенью устойчивости растения к факультативным паразитам; в особенности это справедливо для растений, откладывающих основные запасы углеводов в форме растворимых углеводов (Рубин, 1945; Рубин и Трупп, 1935; Рубин и Арциховская, 1937; Рубин, Пушкинская и Соколова, 1945).

Однако наблюдаемую зависимость ни в какой мере нельзя считать обусловленной питательной ценностью растительных тканей для паразита. Известно, что ткани устойчивых растений, убитые нагреванием, являются прекрасной средой для развития факультативных паразитов. Более того, паразиты этого типа могут успешно развиваться на разбавленных и простерилизованных вытяжках из устойчивых растений. Мощный ферментативный аппарат паразитов этого типа позволяет им использовать разнообразные питательные вещества, входящие в состав растения-хозяина.

Накопленные к настоящему времени экспериментальные материалы позволяют прийти к выводу, что качественный состав сахаров связан со степенью устойчивости растений лишь постольку, поскольку он отражает уровень активности синтетических процессов, в свою очередь определяющийся энергетической эффективностью дыхания. В целом, однако, у нас нет оснований отводить содержанию углеводов роль решающего фактора в поражаемости растительных тканей факультативными паразитами.

В отношении же облигатных паразитов, питающихся лишь за счет живых клеток, вопрос об углеводах и других питательных веществах должен, по-видимому, рассматриваться в ином аспекте. Мощно развитые растения более восприимчивы к заражению облигатными паразитами. Имеется большое количество наблюдений, указывающих на необходимость фотосинтетического процесса в тканях растения-хозяина для успешного развития ряда облигатных паразитов (например, Ward, 1902; Forward, 1932; Allen, 1959). Каттер (Cutter, 1951) выдвинул гипотезу, согласно которой основное различие между обменом веществ факультативных и облигатных паразитов заключается в неспособности последних синтезировать богатые энергией промежуточные продукты, при помощи которых осуществляется фосфорилирование простых углеводов. Механизм образования подобных соединений был, согласно автору, утрачен облигатными паразитами в процессе эволюционного развития.

Имеющиеся экспериментальные материалы позволяют считать, что одним из важных факторов, определяющих поражаемость рас-

тений облигатными паразитами, является потребность последних в промежуточных соединениях углеводного обмена, обусловленная, очевидно, недостаточностью их ферментативного аппарата.

В сходном положении находится вопрос о значении для поражаемости растений содержания в их тканях белков и промежуточных продуктов белкового обмена. В ряде случаев устойчивость растительных тканей к факультативным паразитам положительно коррелирует с высоким содержанием белка и относительно низким содержанием более подвижных соединений азота (Рубин и Арциховская, 1937; Grümmer, 1955 и т. д.).

Следует, однако, учитывать, что факультативные паразиты выделяют активные ферменты, расщепляющие белковые соединения растительных тканей. Поэтому прямое влияние недостатка растворимых азотистых соединений на поражаемость растений вряд ли может быть существенным. Высокие величины отношения белковый N : небелковый N характеризуют собой тип обмена веществ, связанный с большой напряженностью синтетических процессов; как правило, такого рода особенность свойственна растениям, способным активно сопротивляться воздействию со стороны факультативных форм микроорганизмов.

Обмен веществ облигатных паразитов теснейшим образом приспособлен к обмену веществ растения-хозяина. В этом случае содержание в растительных клетках определенных составных частей белковой молекулы или специфических белков может явиться необходимым условием развития паразитического организма. Вопрос этот еще далек от окончательного разрешения, однако и в настоящее время все же имеются некоторые данные, позволяющие считать подобное предположение обоснованным.

Одним из выражений приспособленности облигатных паразитов к обмену веществ растения-хозяина может, по мнению некоторых авторов, служить близость строения белковых веществ восприимчивого растения и соответствующего паразита. На этом предположении основан, в частности, разработанный Т. И. Федотовой (1935) серологический метод диагностики устойчивости сортов, сущность которого состоит в следующем. Подопытное животное иммунизируется к возбудителю болезни растения путем вспрыскивания культуры микроорганизма, в результате чего в крови вырабатываются антитела к белку возбудителя. Сыворотка из крови опытного животного обладает способностью к осаждению (преципитации) белков микроорганизма, по отношению к которому проведена иммунизация. Сыворотка эта осаждает также белки из сока восприимчивых к данному паразиту растений, не влияя на сок растения иммунного.

Серологический метод определения устойчивости растений, хотя и не получил широкого распространения, все же использовался отдельными исследователями (Галачян, 1951).

Среди веществ, усваиваемых патогенными микроорганизмами и необходимыми для их развития, существенное значение принад-

лежит физиологически активным веществам типа витаминов. Выше приводились данные, свидетельствующие, что многие фитопатогенные микроорганизмы неспособны синтезировать некоторые вещества этого типа. Чаще всего грибы оказываются гетеротрофными в отношении тиамина, пиридоксина и биотина.

Не исключена, однако, возможность, что у отдельных микроорганизмов потребность в физиологически активных веществах настолько велика, что она может быть обеспечена лишь некоторыми, особо богатыми этими соединениями, растительными тканями. Г. Я. Губанов и А. И. Бредихина (1955) нашли, что для успешного роста возбудителя вилта хлопчатника *Verticillium* на искусственных средах необходимо присутствие в среде флавоновых веществ; отсутствие последних ингибирует дыхание гриба. В естественных условиях гриб преимущественно поражает сорта хлопчатника, в древесине которых содержится большое количество флавоновых соединений в виде воднорастворимых желтых пигментов.

К хемотропической теории относятся также представления об отрицательно-хемотропических стимулах, исходящих от клеток растения-хозяина и препятствующих заражению растения. На протяжении более 70 лет исследователи ведут поиски веществ, содержащихся в растительных тканях, образовавшихся вне влияния патогенных микроорганизмов и токсичных для последних. В ряде случаев иммунитет растений приписывается именно таким веществам.

Большой популярностью пользовались в течение долгого времени (нередко пользуются и ныне) представления, приписывающие важную роль как фактору устойчивости растения содержащимся в нем органическим кислотам (Comes, 1912; Arrhenius, 1924). Однако анализ большого фактического материала, накопленного в этой области, позволил Ромеру (Roemer-Fuchs-Isenbeck, 1938) заключить, что зависимость устойчивости растительных тканей от их кислотности не может рассматриваться как общая закономерность.

Несмотря на это, до последнего времени продолжают поиски корреляции между кислотностью и устойчивостью растений.

Комес (Comes, 1912) и его последователи считают, что действие органических кислот, содержащихся в растительных клетках, обусловлено неблагоприятным влиянием низких рН на развитие возбудителей болезни. Авторы эти, однако, упускают из виду характерную для подавляющего большинства грибов, в том числе и фитопатогенных, исключительную пластичность, которая выражается и в способности мириться с высокой кислотностью среды.

Более существенная роль должна быть отведена кислотности тканей во взаимодействии растений с возбудителями бактериальных заболеваний, поскольку бактерии, в том числе и фитопатогенные, весьма чувствительны к понижению рН среды.

Следует также отметить, что органические кислоты могут воздействовать на паразитические микроорганизмы не непосредственно, а путем усиления действия токсических веществ, содержащихся

в тканях самих растений (Smith, Walker a. Hooker, 1946; Smith, Link a. Walker, 1947).

Большое внимание исследователей привлекают антибиотические свойства растений, обусловленные содержащимися в них веществами, токсичными для микроорганизмов.

Одна из первых работ, посвященных этому вопросу, принадлежит А. И. Опарину и О. И. Купленской, которые показали, что в соке корня свеклы содержатся вещества, задерживающие развитие определенной группы грибов (Опарин и Купленская, 1931, 1935).

В 1930 г. Б. П. Токин в докладах, сделанных им на Всесоюзном съезде зоологов в Киеве, сообщил результаты первых наблюдений об антибиотических свойствах растений, а в 1942 г. опубликовал монографию об образуемых растениями бактерицидных веществ, названных им фитонцидами. Наиболее активное бактерицидное действие растительные ткани проявляют в момент механического их разрушения, вслед за чем эффект ослабевает и затем исчезает. Работы Токина вызвали большой интерес, и в изучение этого вопроса включились многочисленные как советские, так и зарубежные ученые.

Если вначале фитонциды рассматривались в основном как летучие вещества, выделяемые растениями и убивающие бактерий, патогенных для животного организма, а также насекомых, то в настоящее время представления о значении фитонцидов значительно расширились. Токин (1957) считает, что фитонцидность является универсальным свойством всех растений — бактерий, низших грибов, высших цветковых, хвойных, наземных и водных растений. Антибиотики, согласно Токину, также должны рассматриваться как фитонциды; разделение антибиотических веществ по признаку их происхождения — от высших растений или микроорганизмов — нерационально.

Не останавливаясь на огромном литературном материале, накопившемся к настоящему времени по вопросу о влиянии фитонцидов на микроорганизмы патогенные для человека, а также на представителей животного мира — насекомых, червей и др. остановимся лишь на данных, рассматривающих роль фитонцидов в устойчивости растений к заболеваниям.

Как правило, фитонциды, образуемые определенным растением, не действуют на патогенных агентов, специализировавшихся в отношении данного растения. Так, возбудитель бактериального некроза цитрусовых *Pseudomonas citriputeale* не чувствителен к фитонцидам цитрусовых (Горленко, 1957), сок растений томатов, устойчивых к *Fusarium lycopersici*, не ингибирует рост этого гриба (Gothoskar и др., 1955). Естественно, что успешно паразитировать на растениях могут лишь те микроорганизмы, которые в ходе эволюционного развития приспособились к фитонцидам этого растения, стали устойчивыми к их действию.

Однако известны случаи, когда и сортовая устойчивость в известной мере коррелирует с бактерицидным или фунгицидным

действием соков растения. На наличие такой связи указывают приведенные выше данные А. И. Опарина и О. И. Купленской, а также некоторые другие экспериментальные материалы.

Фитонцидность различных растений обусловлена разнообразными веществами, действующими, по-видимому, как ферментные яды. Так, присутствие синильной кислоты установлено в летучих фитонцидах черемухи, манника и в корневых выделениях льна. Фитонцидность лука и чеснока связана с эфирными маслами, находящимися частично в свободном состоянии, частично — в виде гликозидов. При растирании тканей в них активируются процессы ферментативного расщепления гликозидов, что сопровождается усилением бактерицидного действия. Согласно С. И. Винокурову, Л. М. Бронху и С. Э. Корсаку (1947), бактерицидным началом лука является дисульфид-S-оксид аллицин, действующий на SH-группы, а также на тяжелые металлы, входящие в состав молекулы ферментов, как например пероксидазы. Амилаза, не содержащая в своей молекуле тяжелых металлов, не реагирует на присутствие аллицина.

В ряде работ фитонцидность отдельных растений связывается со смолами и смоляными спиртами и кислотами, с альдегидами, алкалоидами, дубильными веществами и т. п.

Имевшиеся до последнего времени данные позволяли считать, что основная биологическая роль фитонцидов состоит в создании неспецифической устойчивости живых растительных тканей против сопрофитных возбудителей гниения. Не меньшее значение имеют фитонциды в обеспечении полной непоражаемости больших групп растений определенными фитопатогенными микроорганизмами. Так, возбудитель корневой гнили *Phymatotrichum* поражает корни 1708 видов двудольных растений, тогда как однодольные растения оказываются полностью иммунными к этому паразиту (Ezekiel a. Fudge, 1938). Эфирная вытяжка из корней однодольных растений полностью предотвращает рост *Phymatotrichum*, тогда как аналогичная вытяжка из двудольных не активна. Исключением являются некоторые растения, устойчивые к корневой гнили, как например картофель и турнепс. Вытяжка из их корней оказывает незначительное ингибирующее действие на рост возбудителя корневой гнили.

Однако данные, опубликованные Д. Д. Вердеревским с соавторами (1964), позволяют рассматривать роль фитонцидов с другой точки зрения. Было показано, что для различных сочетаний хозяин — паразит фитонцидная активность не остается постоянной в процессе развития инфекции и достигает максимума в период активной защитной реакции растения. При анализе кривых, приведенных на рис. 63, можно видеть, что при заражении кукурузы пузырчатой головней активность летучих фитонцидов, резко возрастающая в начале инкубационного периода, удерживается на относительно высоком уровне до начала появления мицелия в растущей опухоли, после чего активность эта резко падает. В то же время у растений иммунных (инокулированных, но не заразившихся) ак-

тивность летучих фитонцидов остается на высоком уровне. Вспышка антибиотической активности в первый период заражения сочетается с резким подъемом дыхательной активности. Результаты исследований позволили Вердеревскому прийти к выводу, что фитон-

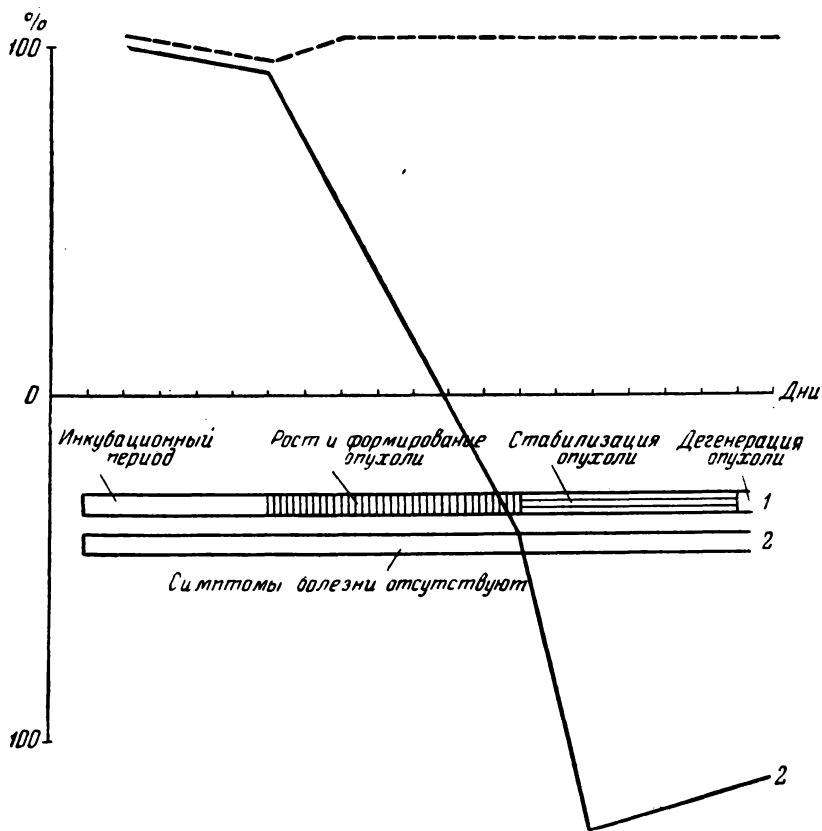


Рис. 63. Изменения фитонцидной активности в процессе патогенеза пузырчатой головни у восприимчивых (1) и устойчивых (2) растений (отборы) кукурузы (по Вердеревскому и др.)

циды представляют собой один из факторов активной сопротивляемости растений, связанный с активированием окислительной системы.

В настоящее время начаты работы по использованию фитонцидов для борьбы с болезнями культурных растений (Родигин, 1960; Николаева, 1960; Неграш, 1964).

В разделе «Физиолого-биохимическая характеристика фитопатогенных микроорганизмов» приводились данные о необычайной

выносливости некоторых микроорганизмов к высоким концентрациям алкалоидов. Из этих данных с полной очевидностью следует, что если в отдельных случаях содержание алкалоидов может коррелировать с устойчивостью, то приписывать этим соединениям роль универсального фактора нет никаких оснований.

В аналогичном положении находится вопрос о значении для устойчивости растений содержащихся в их тканях эфирных масел, жирных кислот и т. д.

Представляют интерес работы о роли глюкозидов в устойчивости крестоцветных к возбудителю килы *Plasmodiophora brassicae*. Э. Я. Рохлина (1933) нашла, что устойчивость черной горчицы обусловлена присутствием ряда глюкозидов, в основном синигрина, которые сами по себе не являются, однако, токсичными для возбудителя килы. При повреждении клеток эти глюкозиды, под действием фермента мирозина, гидролизуются с освобождением горчичных масел, обладающих значительной токсичностью в отношении спор и мицелия различных грибов. Было высказано предположение, что в живой клетке глюкозиды и мирозин пространственно разобщены.

В исследованиях Рохлиной, а также в работах Уолкера (Walker, 1950) горчичные масла выступают не как статический фактор, предсуществующий в здоровом растении, а как защитное вещество, образующееся в ходе повреждения тканей патогенными микроорганизмами, под непосредственным воздействием последних. Это заставляет отнести рассматриваемый случай к категории явлений активной сопротивляемости растений.

Однако последующие исследования школы Уолкера позволяют считать, что горчичные масла не являются единственным фактором, определяющим устойчивость черной горчицы (Walker a. Stahmann, 1955). Среди присутствующих в растительных клетках веществ, токсических для микроорганизмов, едва ли не наибольшее внимание уделялось и уделяется различным фенольным соединениям.

Одно из первых высказываний о защитной роли дубильных веществ принадлежит Краусу (Kraus, 1889), который считал, что таннин предохраняет растительные ткани от загнивания. Результаты первых экспериментальных работ по защитной роли дубильных веществ оказались, однако, весьма противоречивыми. Дальнейшие исследования (Newton a. Anderson, 1929; Каргополова, 1937) показали, что одной из причин подобной противоречивости является неодинаковая физиологическая активность отдельных представителей этой группы соединений.

Н. Н. Каргополова (1937), изучая значение фенолов для устойчивости пшеницы к ржавчине, пришла к выводу, что основная роль принадлежит в этом случае качественному составу содержащихся в растении фенолов и прежде всего положению оксигрупп в бензольном ядре. Отличия в действии отдельных групп фенольных производных обусловлены, по мнению автора, способностью этих веществ к окислению, а физиологическая роль дубильных веществ

сводится к усилению протекающих в клетке окислительных процессов.

Связь между строением фенольных веществ и их токсичностью была подтверждена рядом исследований (Greathouse a. Rigler, 1940 и др.).

Для большого числа замещенных фенолов показано, что их биологическая активность зависит в большой мере от растворимости и константы диссоциации (Blackman, Parke a. Garton, 1955).

Действие фенольных соединений на различные микроорганизмы неодинаково. Как уже упоминалось, после ферментативного расщепления вещества этой группы могут усваиваться некоторыми грибами. Обезвреживание фенольных веществ может достигаться также путем их окисления. Так, *Stemphylium sarcinaeforme*, образующий полифенолоксидазу типа лакказы, и *Monilia fructicola*, содержащий тирозиназу, способны обезвреживать определенные фенолы и хиноны. Токсичными для *S. sarcinaeforme* оказались вещества, ингибирующие полифенолоксидазу (Rich a. Horsfall, 1954).

Поиски фенольных веществ, содержащихся в растительных тканях и предохраняющих последние от заражения, продолжаются и в настоящее время. Наряду с большим количеством экспериментальных данных, указывающих на определенную связь между содержанием в растительных тканях дубильных веществ и устойчивостью к заболеваниям, имеются и данные прямо противоположного характера (Канаш, 1947; Губанов, 1949). Немало наблюдений и об отсутствии какой-либо корреляции между поражаемостью растений и богатством их тканей фенольными соединениями (Прокошев, 1943; Строгонов, 1947 и т. п.).

При изучении фенольных веществ листьев картофеля было найдено (Valle, 1957) относительно высокое содержание в них хлорогеновой и кофейной кислот. Испытание действия последних на рост паразитирующих на картофеле грибов *Fusarium nivale* и *Phytophthora infestans* показало, что концентрации кофейной и хлорогеновой кислот, необходимых для подавления роста этих грибов, близки к концентрациям, имеющимся в листьях картофеля. Однако детальные исследования привели автора исследования к выводу, что соединения эти не являются единственными фунгицидными факторами листьев картофеля. К сходным выводам приходит и другой автор (Korkham, 1957), изучавший значение фенольных соединений для устойчивости яблок и груш против *Venturia inaequalis* и *V. pirina*.

Неопределенность, а нередко и противоречивость экспериментальных данных объясняется тем, что не во всех случаях учитывается качественный состав фенольных соединений. Кроме того, накопившийся к настоящему времени экспериментальный материал показывает, что в подавляющем большинстве случаев роль дубильных веществ в реакциях иммунитета не определяется присутствием их в тканях растения-хозяина в концентрациях, токсичных для паразита.

Известно, что фенольные соединения встречаются в растительных тканях не только в свободной, но и в связанной форме, в виде глюкозидов. В пораженных тканях может идти расщепление глюкозидов под воздействием глюкозидазы, выделяемой паразитическими микроорганизмами, в результате чего ткани обогащаются фенольными соединениями. Накопление дубильных веществ при вирусных заболеваниях указывает на возможность участия в процессе освобождения связанных фенольных соединений ферментов растения-хозяина, поскольку вирусы не обладают собственной ферментной системой.

Обогащение пораженных участков дубильными веществами может осуществляться также за счет притока из других органов растений, как это показано Б. А. Рубиным и Л. М. Перевязкиной (1951). Авторы наблюдали, что у устойчивых растений хлопчатника при заражении *Verticillium* в поражаемых этим паразитом органах возрастало количество дубильных веществ; одновременно содержание веществ этой группы в листьях снижалось.

Особенно существенные различия отмечаются для группы растворимых полифенолов, наиболее подвижных и реагентоспособных соединений. У неустойчивых сортов подобное снижение содержания дубильных веществ в листьях не отмечается.

Приведенные данные указывают на активную роль, которая в борьбе растения с патогенным агентом должна принадлежать дубильным веществам, в особенности наиболее химически активным представителям этой группы соединений. О том же свидетельствуют наши исследования дубильных веществ листьев картофеля. Обнаружено, что листья сортов картофеля, различающихся по устойчивости к фитофторе, почти не отличаются по общему содержанию дубильных веществ, причем количество последних в ряде случаев даже несколько выше у восприимчивого сорта Курьер (табл. 75). Существенно различаются, однако, эти сорта по характеру распределения дубильных веществ на отдельные фракции. У устойчивого сорта 12994 преобладают более подвижные полифенолы, тогда как у восприимчивого сорта более 80% дубильных веществ представлено таннинами. Таким образом, дубильные вещества устойчивого сорта содержат больше активных фракций, что делает эти вещества легко мобилизуемыми.

Картина изменений в группе дубильных веществ, которые наступают при заражении фитофторой листьев устойчивого и неустойчивого сортов картофеля, оправдывает эту характеристику. Заражение вызывает довольно серьезные сдвиги не только в количестве, но и в качественном составе дубильных веществ. Особый интерес представляют изменения в содержании наиболее подвижной группы — воднорастворимых полифенолов, возрастающее в листьях восприимчивого сорта Курьер на 26%, а у устойчивого сорта 12994 — на 67%.

Скапливающиеся в пораженных тканях фенольные соединения являются активными участниками биохимических процессов, осу-

Дубильные вещества здоровых и пораженных фитофторой листьев картофеля (по Рубину, Арциховской и Проскуриковой, 1947)

Фракция дубильных веществ		Сорт Курьер				Сорт 12994			
		контроль		зараженный		контроль		зараженный	
		на 1 г сухого веса	% от суммы	на 1 г сухого веса	% от контро-ля	на 1 г сухого веса	% от суммы	на 1 г сухого веса	% от контро-ля
Воднорастворимые	полифенолы	4,55	10,2	5,74	126,2	10,42	25,4	17,46	167,6
	танины	31,28	70,5	31,73	101,4	14,61	35,6	11,91	81,5
	сумма	35,83	80,7	37,47	104,6	25,03	61,0	29,37	117,3
Нерастворимые в воде	полифенолы	4,84	10,9	4,13	85,3	12,02	29,3	14,83	123,4
	танины	3,75	8,4	3,20	85,3	3,96	9,7	5,54	139,9
	сумма	8,59	19,3	7,33	85,3	15,98	39,0	20,37	127,5
Общая сумма		44,42	100,0	44,80	100,9	41,01	100,0	49,74	121,3

шествляющихся при участии ферментов паразита и растения-хозяина. Интенсивность и характер этих процессов, их влияние на конечный исход заболевания зависят от присущих каждому из партнеров особенностей обмена веществ, а также от тех изменений, которые возникают в обмене в результате взаимодействия хозяина и паразита.

Эти сдвиги в обмене обусловлены серьезными изменениями в деятельности ферментов (материалы по этому вопросу будут рассмотрены позднее).

В аналогичном положении находится и вопрос о защитной роли антоцианов. Еще Ч. Дарвин обратил внимание на то, что пигментированные растения обладают большей устойчивостью к заболеваниям по сравнению с непигментированными представителями тех же видов. Аналогичные наблюдения приводятся в целом ряде более поздних работ.

Однако экспериментальная проверка токсичности антоцианов из лепестков георгина и луковиц лука для прорастающих спор *Botrytis cinerea* показала, что антоцианы не только не токсичны для спор, но даже стимулируют их прорастание. Продукт же расщепления антоциана — антоцианин — оказывает на прорастание спор резко токсическое действие (Талиева, 1954).

Антоцианы представляют собой глюкозиды, распадающиеся при кислотном гидролизе на сахар (глюкозу, галактозу, рамнозу) и аглюкон, представленный в этом случае веществом, близким к флавонам и носящим название антоцианин. Аглюконы антоцианов, исследовавшихся М. Н. Талиевой, в противоположность нераз-

рушенным антоцианам, оказывали на прорастающие споры сильно токсическое воздействие.

Вполне естественно, что в клетках, находящихся в состоянии активной жизнедеятельности, не содержится значительных количеств антибиотических веществ и что возникновение подобных соединений имеет место лишь при повреждении тканей.

Имеющиеся литературные данные позволяют считать, что значение антоцианов, так же как и ряда других клеточных ингредиентов, связано с их участием в биохимических процессах, индуцированных инфекцией. Лишь в результате этих процессов возникают вещества, обладающие высокой токсичностью для паразита и, вероятно, для клеток растения-хозяина.

Изучение случаев сортовой устойчивости, зависящей от присутствия в тканях растения того или иного химического вещества, неизменно приводит к выводу, что роль подобных веществ состоит в том, что они являются участниками активных процессов борьбы растительной клетки с паразитическим микроорганизмом.

Патогенные микроорганизмы могут паразитировать на определенных представителях растительного мира лишь в том случае, если в ходе эволюционного развития они адаптировались к особенностям строения и обмена веществ растения-хозяина и, в частности, к антибиотическим веществам, содержащимся в тканях последнего. Повышение же концентрации антибиотических веществ до предела, к которому не сможет приспособиться возбудитель инфекции, должно неминуемо и в первую очередь нарушить нормальную жизнедеятельность клеток хозяина, которые менее пластичны, чем клетки микроорганизма. Таким образом, кажется вполне естественным, что эволюционное приспособление растений к борьбе с возбудителями заболеваний достигается не за счет накопления в живых клетках здорового растения высоких концентраций токсических веществ, а путем выработки способности определенным образом реагировать на контакт с инфекцией. Реакция эта заключается в развитии комплекса биохимических процессов, ведущих к подавлению инфекционного начала и к обезвреживанию выделяемых паразитом токсинов.

Биологически оправданным представляется накопление больших количеств токсических веществ в отмирающих и мертвых тканях. Примером устойчивости, обусловленной химическим составом отмерших тканей, служит невосприимчивость луковиц лука, окрашенных в красный или желтый цвет, к заражению *Botrytis cinerea* и *Colletotrichum circicans*. Причины устойчивости окрашенных луковиц исследованы в работах Уолкера (Walker) и его школы.

Описывая ход заражения лука в естественных условиях, авторы исследования (Walker a. Stahmann, 1955) отмечают, что *Colletotrichum circicans* является почвенным сапрофитом, начинающим паразитическое существование с мертвых внешних чешуй луковицы. В дальнейшем он прорастает в нижележащие мясистые чешуи,

вызывая их усыхание, и таким образом проникает в глубь луковичи. Сухие чешуи окрашенных сортов содержат значительные количества воднорастворимых фенольных веществ, ядовитых для гриба. Вещества эти диффундируют в инфекционную каплю на поверхности луковичи, предотвращая прорастание спор паразита и, следовательно, заражение. Если внешние сухие чешуи растрескиваются, обнажая живые мясистые ткани, то последние так же легко подвергаются заражению, как и луковичи с неокрашенной чешуей.

Вполне вероятно, что рассмотренный случай не является единственным и накопление высоких концентраций антибиотических веществ в тканях с ослабленной жизнедеятельностью, либо мертвых, может играть роль в явлениях устойчивости других объектов (например, кора древесных пород). Вопрос этот заслуживает дальнейшего изучения.

Рассмотренные материалы позволяют заключить, что роль многих веществ, содержание которых коррелирует с устойчивостью, в большом числе случаев сводится к участию в активной реакции растительной ткани на контакт с патогенным микроорганизмом. Соединения типа дубильных, антоцианов и им подобных в ходе защитной реакции подвергаются ферментативным превращениям, в результате которых возникают соединения, обладающие высокой токсичностью как для патогенных микроорганизмов, так в ряде случаев и для клеток, в которых они образуются.

ЗАЩИТНЫЕ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЯ

Естественный иммунитет против паразитических организмов, специализированных в отношении определенных растений, зависит в основном от способности растения определенным образом реагировать на контакт с возбудителем инфекции, развивать активные защитные реакции. Результатом реакции сопротивления в зависимости от ее интенсивности являются либо замедление распространения инфекции, либо ее локализация, либо гибель микроорганизма и выздоровление растения.

Согласно учению И. И. Мечникова, разработанному им в 1898 г., существует два типа реакций сопротивления инфекции. Широкое распространение имеют реакции, направленные на обезвреживание токсических выделений патогенных микроорганизмов. Однако основную роль Мечников отводит реакциям, направленным против самого возбудителя инфекции.

Защитная реакция, направлена ли она против патогенного микроорганизма или против выделяемых им токсических веществ, представляет собой комплекс биохимических процессов, возникающих в клетках растения-хозяина под воздействием инфекции. У неустойчивых форм растений изменения обмена веществ, вызванные заражением, как бы способствуют развитию инфекции, тогда как у иммунных форм смещения в обмене направлены на подавление инфекционного начала. Однако различия между этими двумя

типами изменений обмена далеко не всегда четко выражены, в силу чего часто трудно ориентироваться, какие процессы, развивающиеся в результате инфекции, благоприятны для ее развития, а какие это развитие тормозят.

Вполне естественно, что в этой области имеется большое количество точек зрения и гипотез, зачастую весьма противоречивых.

Основные разногласия в свое время относились к оценке роли окислительных процессов, активирование которых представляет собой одно из наиболее характерных проявлений заболевания растения.

Все же к настоящему времени точка зрения, согласно которой окислительные процессы выполняют положительную роль в борьбе растения с инфекцией, получила всеобщее признание.

Основоположителем учения о защитной роли окислительных процессов и в первую очередь процессов дыхательного газообмена является А. Н. Бах. Созданная Бахом теория о механизме медленного биологического окисления не только легла в основу представлений о химизме дыхания, но и послужила краеугольным камнем в развитии представлений о роли окислительных ферментов в нормальной жизнедеятельности животного и растительного организмов. Уже в 1912 г. в своей работе «Химизм дыхательных процессов» Бах подробно разбирает вопрос о возможном участии оксидаз в защитных реакциях организма. Особое значение при этом он придавал наблюдениям, согласно которым токсины ряда микроорганизмов способны разрушаться оксидазами животного и растительного происхождения. Этой функции оксидаз, связанной с активированием дыхательного газообмена, Бах отводил исключительную, решающую роль в явлениях иммунитета как животного, так и растительного организмов. Наряду с этим он подчеркивал специфическое значение оксидаз для защитных реакций у растений, поскольку эта группа ферментов принимает деятельное участие в процессах, связанных с повреждением покровов организма.

Точка зрения Баха нашла себе многочисленных последователей, успешно продолжавших и развивавших его взгляды.

Изучая значение окислительной системы для устойчивости растений к заболеваниям, многие исследователи, принадлежащие как к последователям, так и к противникам теории о защитной роли окислительных процессов, пытались связать устойчивость растений с активностью дыхания и отдельных окислительных ферментов, присущей здоровым растениям до встречи с инфекцией. Накоплено большое количество экспериментальных данных, являющихся, однако, достаточно противоречивыми. За исключением отдельных, вполне конкретных случаев (как, например, активность пероксидазы у картофеля, строго коррелирующая с устойчивостью растений к фитофторе), не удается найти какой-либо закономерной связи между уровнем окислительной активности и устойчивостью растительных тканей к инфекционным заболеваниям.

Вместе с тем, попытки установить закономерную, причинно

обусловленную зависимость между интенсивностью окислительных (или каких-либо других) процессов, так же как и химическим составом тканей до установления контакта с возбудителем инфекции уже по существу своему обречены на неудачу. В результате установления интимного физиологического контакта между высшим растением и гетеротрофом возникает качественно новая биологическая система — инфицированное растение. Свойства последнего представляют собой результат взаимовлияния симбионтов, в основе которого лежит характерная для каждого из них норма реагирования на вмешательство со стороны другого партнера.

Следовательно, особенности обмена веществ и состава тканей растения-хозяина, присущие ему до заражения, могут быть связаны с активной защитной реакцией лишь в той мере, в какой они являются материальной основой для процессов, развивающихся после заражения и определяющих его исход. В ряде случаев способность значительно активировать дыхание при заражении, свойственна тканям, отличавшимся до заражения относительно низким уровнем дыхания, и, наоборот, растения, интенсивно дышащие в здоровом состоянии, мало изменяют интенсивность дыхания при заболевании. Это наблюдалось, например, Б. А. Рубиным, Е. В. Арциховской и Т. М. Ивановой (1948) для цитрусовых плодов.

Ранее было показано, что установление тесного физиологического взаимодействия растения с микроорганизмами сопровождается, за редкими исключениями, значительным повышением дыхательной активности тканей растения-хозяина. Усиление дыхания наблюдается как при заболевании, влекущем за собой гибель отдельных участков ткани, органа или всего организма, так и в случае успешной борьбы хозяина с паразитом, завершающейся полным подавлением возбудителя инфекции. Вспышка дыхания при заболевании неустойчивых растений является кратковременной и продолжительность ее тем ниже, чем сильнее степень поражения. После этого наблюдается постепенное ослабление интенсивности, а затем и полное прекращение дыхания, которое обусловлено исчерпанием в пораженной ткани запасов дыхательного материала. Как правило, этот момент совпадает с завершением процессов спорообразования у гетеротрофа.

Усиление дыхания у иммунного растения, возникающее в результате борьбы с инфекцией, отличается от только что описанной картины в целом ряде отношений. Интенсивность дыхания снижается в этом случае только после полного подавления инфекции. Самый уровень активирования дыхания, как правило, выше у устойчивых растений (см., например, Аветисян и Бабаян, 1951; Рубин и Четверикова, 1955).

Наблюдаемая в ряде случаев прямая связь между степенью активирования дыхательного газообмена при заражении и степенью устойчивости растения подтверждает точку зрения о важной роли, принадлежащей окислительным процессам в защитных реакциях. На это же указывают данные опытов, где изучалось влияние

подавления окислительных процессов на устойчивость растительных тканей. Под воздействием наркоза, дыхательных ядов и затрудненного доступа кислорода наблюдается резкое падение сопротивляемости различных растений заражению (Nobécourt, 1928; Арциховская и Рубин, 1937; Fuchs a. Kotte, 1954; Gothoskar, Scheffer, Stahmann a. Walker, 1955 и др.).

Подойти к решению вопроса о функциях, которые выполняет окислительная система в защитных реакциях растения, можно лишь путем детального изучения тех изменений, которые возникают в окислительной системе растения-хозяина под влиянием инфекционного агента.

В результате заболевания изменяется не только количественная сторона дыхания. Не менее существенные сдвиги наблюдаются и в «качестве» дыхания — в соотношении активности различных оксидаз, в степени участия в окислительном обмене отдельных окислительно-восстановительных систем.

Для системы окислительных ферментов растительной клетки характерна не только большая сложность, но и гетерогенность, разнокачественность. Она выражается в различном реагировании отдельных компонентов системы (относящихся к одной и той же группе) на действие различных физических и химических агентов, в различной их чувствительности к этому действию. Этим свойствам окислительной системы принадлежит важная роль в приспособлении дыхательного процесса к непрерывно изменяющимся условиям среды (см. раздел «Дыхание»).

Гетерогенность окислительной системы выявляется также под воздействием биологического фактора — патогенного микроорганизма.

Как уже было указано выше, в системе ферментов, катализирующих дыхание растения-хозяина, происходит существенная перестройка, вызываемая инфекцией. Причиной перестройки является различная чувствительность отдельных элементов окислительной системы к продуктам жизнедеятельности (токсинам) микроорганизмов. Это, в свою очередь, подчеркивает исключительно важное значение «качества» окислительного аппарата растения-хозяина как фактора, от которого в значительной степени зависит характер его взаимодействия с гетеротрофом.

Сопоставление экспериментальных данных, полученных различными авторами, показывает, что характер воздействия, оказываемого инфекционными агентами на различные ферменты дыхательной цепи, неодинаков. Среди оксидаз, относящихся к группе *Cu*-протеидов, полифенолоксидаза значительно более устойчива, чем аскорбиноксидаза, которая в ряде случаев инактивируется в пораженных тканях. В группе *Fe*-порфиринов особого внимания заслуживает пероксидаза, активность которой под влиянием инфекции значительно возрастает. Что касается цитохромоксидазы, то при определениях в гомогенате зараженных тканей ее активность оказывается в большой степени или полностью подавленной. В то

же время в митохондриях, выделенных из пораженной ткани, цитохромоксидаза не только сохраняет активность, но у устойчивых форм растений даже может значительно активироваться (Аксенова, 1965). Можно думать, что в гомогенате цитохромоксидаза инактивируется в результате нарушения структуры клетки и пространственного совмещения фермента с его ингибиторами, в частности с дериватами фенольных соединений, накапливающимися в инфицированных тканях.

Исключительно высокой устойчивостью к действию токсина обладают флавопротеиновые оксидазы, активность которых при заражении обычно возрастает (Woods a. Du Buy, 1942; Рубин и Иванова, 1958).

Поскольку с действием флавопротеидов в живой клетке сопряжено действие пероксидазы, одновременное активирование этих ферментов сопровождается повышением интенсивности дыхания инфицированных тканей.

Одним из примеров, иллюстрирующих существование такого рода синхронности, могут служить наблюдения Б. А. Рубина и Т. М. Ивановой (1958). Ими установлено, что в группе флавопротеидов капусты основная роль принадлежит оксидазе аминокислот. Активирование системы оксидаза *d*-аминокислот — пероксидаза, наблюдаемое при заражении капусты грибом *Botrytis cinerea*, определяется не только усилением каталитического действия этих ферментов; большое значение имеет также присутствие свободных, легко окисляемых аминокислот, содержание которых при заражении возрастает.

Существенно различаются друг от друга по реакции на заражение и отдельные дегидрогеназы.

Одним из примеров различий в реакции на токсин, свойственной отдельным дегидрогеназам, могут служить материалы, полученные на кафедре физиологии растений МГУ при изучении поражения моркови грибом *Phoma rostrupii* (Хандобина и Озерецковская, 1959).

Особый интерес представляют данные по изменению активности специфических дегидрогеназ апопомического пути дыхания — глюкозо-6-фосфат дегидрогеназы и дегидрогеназы фосфоглюконовой кислоты.

Активность этих дегидрогеназ в клубнях картофеля под влиянием гриба *Phytophthora infestans* возрастает в 2—4 раза по сравнению с контрольными клубнями (Рубин и Озерецковская, 1959).

Эти данные полностью согласуются с результатами исследований других авторов (Shaw a. Samborski, 1957; Daly a. Sayre, 1957), которые обнаружили значительное возрастание доли апопомического пути окисления в общем дыхании пшеницы, а также сафлора (*Carthamnus tinctorius*), зараженных соответственно мучнистой росой и ржавчиной.

Большое значение пентозофосфатного цикла определяется тем, что в ходе этого цикла образуются пентозы, которые участвуют

в синтезе нуклеиновых кислот и, следовательно, в построении важнейших элементов окислительной системы, какими являются флавиновые ферменты. Пентозы входят в состав молекул АТФ и АДФ, являющихся, как известно, специфическими соединениями, в которых аккумулируется энергия дыхания. Не менее существенное значение имеет и то, что в ходе апотомического дыхания образуется шикимовая кислота, которая, согласно современным представлениям, является непосредственным предшественником ряда циклических соединений клетки (Srinivasan и др., 1955, 1956; Kalap и др., 1956). Сюда входят разнообразные фенолы, а также циклические аминокислоты. Среди последних особого внимания заслуживает триптофан, с которым тесно связан синтез гетероауксина. Все это показывает, что в ходе апотомического дыхания образуются соединения, теснейшим образом связанные с защитной реакцией растения против микроорганизмов.

Характер и глубина изменений, вызываемых инфекционным агентом в окислительной системе растения-хозяина, зависят от свойств возбудителя болезни — от присущего ему типа питания, от степени специализации. Экстрацеллюлярные выделения полусапрофитных микроорганизмов, питающихся за счет содержимого предварительно убитых ими клеток, характеризуются высокой токсичностью. Изменения, вызываемые полусапрофитами в системе катализаторов дыхания, могут быть для неустойчивых растений поистине разрушительными. Продуктам жизнедеятельности высокоспециализированных паразитов, способных питаться лишь за счет живых клеток, не свойственна роль ингибиторов окислительно-восстановительных ферментов.

В качестве примера можно привести изменения активности аскорбиноксидазы. Токсин полусапрофитного микроорганизма *Botrytis cinerea* подавляет активность этого фермента у капусты (Рубин и Четверикова, 1955). Заражение же пшеницы таким специализированным паразитом, как ржавчина, приводит к существенному активированию аскорбиноксидазы, играющей важную роль в дыхании взрослых растений пшеницы (Farkas a. Kiraly, 1955).

Не меньшее значение имеют и свойства растения-хозяина. Известно, что воздействие, оказываемое на фермент одним и тем же токсином, может различаться не только по силе, но даже и по направлению в зависимости от того, в клетках какого растения находится этот фермент. При этом основное значение имеет степень устойчивости растения к данному заболеванию. Эти наблюдения делают вероятным предположение, что влияние, оказываемое инфекцией на активность того или иного фермента, не является результатом непосредственного воздействия токсина на молекулу фермента.

В многочисленных наблюдениях, проведенных в Институте биохимии им. А. Н. Баха АН СССР на различных объектах, было установлено, что воздействие, оказываемое токсинами на

ферменты, представляет собой явление вторичное, обусловленное изменениями физико-химического состояния протопласта.

Удалось показать, что между устойчивостью к заражению *B. cinerea* и устойчивостью протопласта клеток капусты к дезорганизирующему воздействию токсина этого гриба существует тесная связь. Через 2 ч после инфильтрации токсина в ткани устойчивого сорта Амагер структурная вязкость протоплазмы не изменяется и лишь через 24 ч снижается на 30% (табл. 76).

У неустойчивого сорта № 1 вязкость протоплазмы изменяется под влиянием токсина значительно сильнее. Уже через 2 ч она падает до 25% от контроля, а через 24 ч ткань настолько размягчалась, что определения были невозможны.

Таблица 76

Влияние инфильтрации токсина *Botrytis cinerea* на структурную вязкость протоплазмы и размеры органоидов клетки капусты. Данные для проб, инфильтрованных токсином, в % от данных для проб, инфильтрованных водой; средние данные (по Аксеновой и Рубину, 1964; Рубину и Ладыгиной, 1964)

Протопласт	Сорт Амагер		Сорт № 1	
	через 2 ч после инфильтрации	через 24 ч после инфильтрации	через 2 ч после инфильтрации	через 24 ч после инфильтрации
Структурная вязкость	100	70	25	—
Размеры ядра	97	92	89	87
Размеры пластид	114	109	118	132

Токсин вносит существенные изменения в структуру клеточных органоидов, о чем можно судить по их размерам. Характер влияния на различные органоиды неодинаков — под воздействием токсина возрастают размеры пластид и уменьшаются размеры ядер. И в этом случае деформирующее воздействие токсина проявляется сильнее на тканях неустойчивого сорта.

Специфические изменения в физико-химическом состоянии протопласта и отдельных органоидов, вызванные токсином паразита, не могут не сказываться на локализации и активности ферментов. Характер этих изменений и определяет, по-видимому, возрастание или подавление активности отдельных звеньев окислительного метаболизма.

Все это указывает на то, что сдвиги в действии ферментов, наступающие в инфицированной ткани, представляют собой явление вторичное, опосредствованное влиянием, которое паразит оказывает на живую протоплазму клетки в целом.

Именно этим можно объяснить наблюдения, когда в результате влияния одного и того же возбудителя действие одного и того же фермента изменяется не только с различной силой, но нередко и в диаметрально противоположном направлении. Характер этих сдвигов оказывается зависящим от биологических особенностей

растения и в первую очередь от уровня его устойчивости к данному микроорганизму.

Хорошей иллюстрацией могут служить данные о влиянии токсина *Penicillium italicum* на ферменты кожуры цитрусовых плодов (рис. 64). У устойчивого к голубой плесени лимона под влиянием токсина активность пероксидазы возрастает, тогда как у легко поражаемого мандарина — значительно снижается.

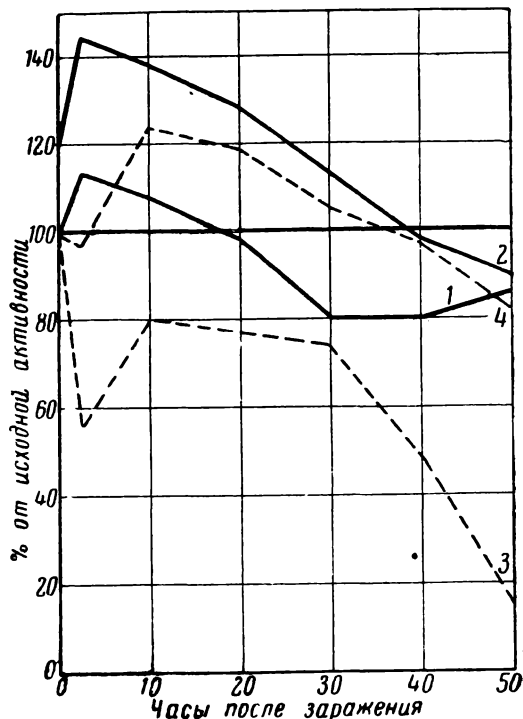


Рис. 64. Влияние инфильтрации токсина *Penicillium italicum* на активность ферментов кожуры цитрусовых плодов (по Рубину, Арциховской и Ивановой):

1 — дегидрогеназы мандарина, 2 — дегидрогеназы лимона, 3 — пероксидаза мандарина, 4 — пероксидаза лимона

Различно влияет токсин и на дегидрогеназное действие кожуры, которое у лимона повышено на протяжении 40 ч опыта, тогда как у мандарина наблюдается лишь небольшое активирование дегидраз, к 20 ч экспозиции сменяющееся подавлением.

Неодинаковое влияние оказывает паразит и на ферменты различных органов растения (Sanwal, 1956). Автор исследования показал, что заражение томат *Fusarium lycopersici* приводит к существенному активированию полифенолоксидазы стеблей, продолжающемуся на протяжении пяти недель после внесения инфекции. В листьях же в течение второй и третьей недель после заражения активность полифенолоксидазы значительно снижена; существенные различия в реакции на заражение наблюдаются также и для аскорбиноксидазы.

Состояние протоплазмы клетки изменяется в процессе развития растения, что также находит свое отражение в характере и силе воздействия, оказываемого токсическими веществами паразита на деятельность отдельных окислительных ферментов. В качестве примера можно привести данные, полученные нами для цитрусовых плодов (Рубин, Арциховская и Иванова, 1951). Различное влияние оказывает также токсин *Botrytis cinerea* на фер-

менты капусты в зависимости от длительности хранения кочнов (Арциховская, 1946).

Резюмируя все сказанное, можно прийти к выводу, что характер воздействия, оказываемого инфекцией на окислительную систему растения, определяется по крайней мере тремя факторами: составом токсических выделений паразита (в свою очередь, определяющимся типом питания паразита), свойствами отдельных ферментов и свойствами живой системы, в которой действуют эти ферменты, т. е. физико-химическими особенностями протопласта, которые зависят от вида и сорта растения (генетические факторы), возраста, условий среды и т. д.

Каков же биологический смысл качественных изменений окислительной системы, наблюдающихся в пораженных растительных тканях?

Значение активирования окислительных процессов многообразно. Немалая роль должна принадлежать обезвреживанию токсических веществ путем их окисления до безвредных продуктов. Большое значение для сопротивляемости имеет способность клеток противостоять развитию гидролитических процессов, индуцируемых экстрацеллюлярными ферментами паразита. Это не только необходимо для сохранения нормальной структуры протоплазмы и нормальной жизнедеятельности клетки, но и лишает микроорганизм необходимой ему пищи. Ингибирование гидролитических процессов может достигаться двумя путями — разрушением ферментов, входящих в состав токсических выделений, и активированием синтетических процессов. Как тот, так и другой путь связаны с потреблением энергии, освобождающейся в процессе дыхания.

В последние годы в области энергетического обмена инфицированных тканей были проведены интересные исследования, частично освещенные выше. Здесь мы остановимся на значении энергетического метаболизма для различных типов защитных реакций.

При заболеваниях, вызванных полусапрофитными паразитами, возбудитель болезни питается за счет содержимого клеток, предварительно убитых его высокотоксичными выделениями. В этом случае быстрая дезорганизация энергетического обмена, разобщение дыхания и фосфорилирования, вызванное токсином, благоприятны для развития паразита. Типичным представителем этой группы паразитов является *Botrytis cinerea*, токсин которого вызывает серьезные нарушения в структуре протопласта у неустойчивого сорта капусты № 1. Эти изменения с неизбежностью отражаются на процессе окислительного фосфорилирования. Как видно из данных табл. 77, сразу после инфильтрации токсина в листовую ткань капусты окислительное фосфорилирование полностью подавляется. Состояние митохондрий у этого сорта настолько неустойчиво, что даже такое воздействие, как инфильтрация воды, приводит к разобщению окисления и фосфорилирования. В то же время, у сорта устойчивого воздействие токсина не только не подавляет фосфорилирование, но даже существенно его активирует.

Влияние токсина *Botrytis cinerea* на окислительное фосфорилирование в митохондриях капусты, выделенных сразу после инфильтрации токсина в ткани (поглощение O_2 и неорганического Р в мкатомах на 1 мг белка). Средние данные за февраль—март (по Рубину и Ладыгиной, 1964; Аксеновой и Рубину, 1964)

Инфильтрация ткани.	Сорт Амагер			Сорт № 1		
	O_2	Р	Р/ O_2	O_2	Р	Р/ O_2
Водой	7,75	1,51	0,20	2,21	0	—
Токсином	6,15	3,61	0,59	1,47	0	—

Таким образом, повышение интенсивности дыхания больных (неиммунных) тканей сочетается с нарушением сопряженности этого процесса с фосфорилированием. Высокая скорость обращения фосфора, не используемого в данном случае на синтез макроэргических соединений, обуславливает возможность окисления большого количества молекул субстрата по сравнению со здоровыми тканями. Разобщение дыхания и фосфорилирования сопровождается нарушением синтетических функций клетки, распадом полимерных форм углеводов и т. д. Такая картина всегда наблюдается при поражении факультативными паразитами неиммунных форм растений, тогда как у форм иммунных первый этап действия токсина характеризуется активированием синтетических функций (см., например, Арциховская, 1946). При этом клетки, в которые диффундируют токсические вещества, дольше сохраняют жизнеспособность, что приводит к замедлению роста и распространения гриба.

При поражении облигатными формами паразитических микроорганизмов дыхательная система восприимчивых растений не подвергается сильным изменениям, и пораженные клетки сохраняют жизненную активность до тех пор, пока возбудитель болезни не завершит генеративную фазу развития.

Защитная реакция, развиваемая иммунными растениями при контакте с облигатным паразитом, как правило, представляет собой так называемую реакцию сверхчувствительности — быстрое отмирание клетки вместе с проникшим в нее паразитом.

Вопрос о природе реакции сверхчувствительности служит на протяжении последнего десятилетия предметом изучения японской школы фитоиммунологов. На рис. 65 представлена скорость последовательных изменений клеток центральной жилки листа картофеля под влиянием внедряющейся гифы *Phytophthora infestans* (Tomiyama, 1956). В начале проникновения инфекционной гифы к пораженной части клетки мигрирует ядро и образуются протоплазматические тяжи (см. рис. 65, А и Б). Затем вокруг внедрившейся

гифы образуются небольшие гранулы, находящиеся в броуновском движении (см. рис. 66, В и Г), число которых постепенно возрастает. В дальнейшем содержимое клетки окрашивается в желтый цвет, переходящий в темно-коричневый и черный (см. рис. 65, Д, Е и Ж). В конце процесса отмирает и инфекционная гифа. Проникновение гифы в клетки эпидермиса идет с одинаковой скоростью как у ус-

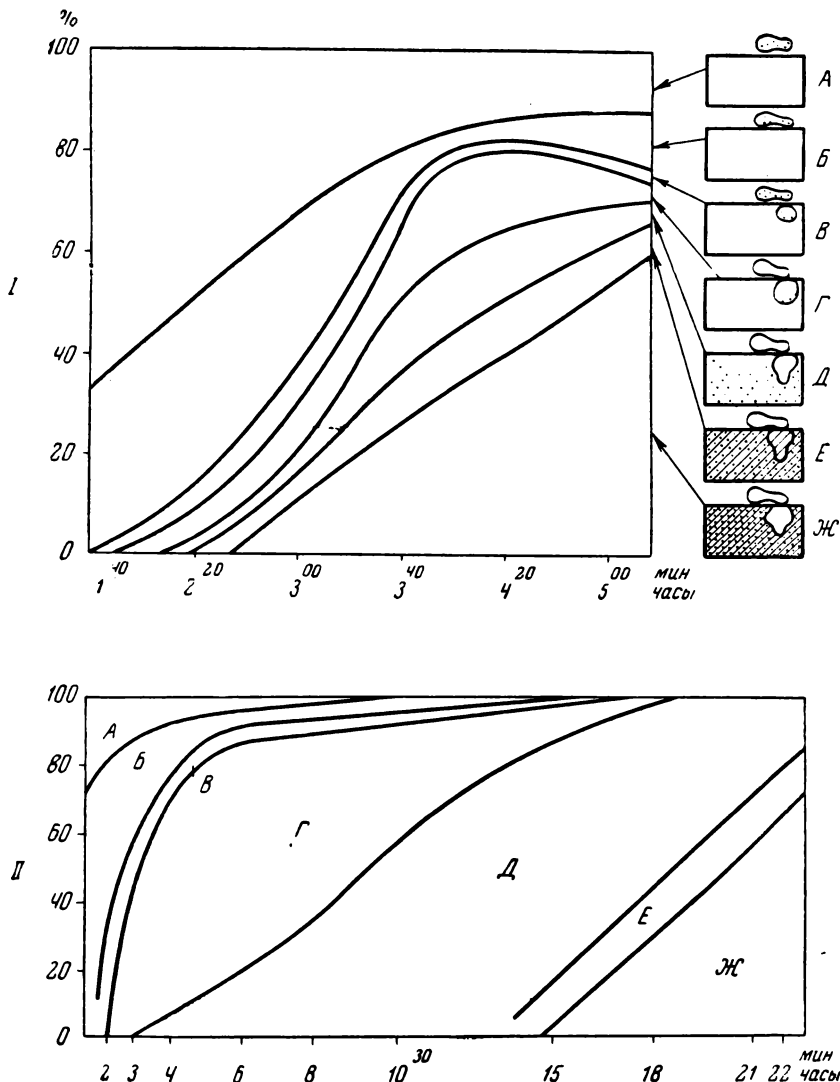


Рис. 65. Ход процесса дегенерации клеток, вызванной заражением фитофторой устойчивого сорта 41089—9 (I) и неустойчивого сорта Хоккай № 9 (II) (по Tomiyama) (пояснение в тексте)

тойчивого, так и у неустойчивого сортов. Однако дальнейшие этапы дегенерации протоплазмы осуществляются у устойчивого сорта значительно скорее, чем у неустойчивого, как это видно из кривых, приведенных на рис. 65. Если у устойчивого сорта отмирание ги-
фы завершается в 50% инфици-

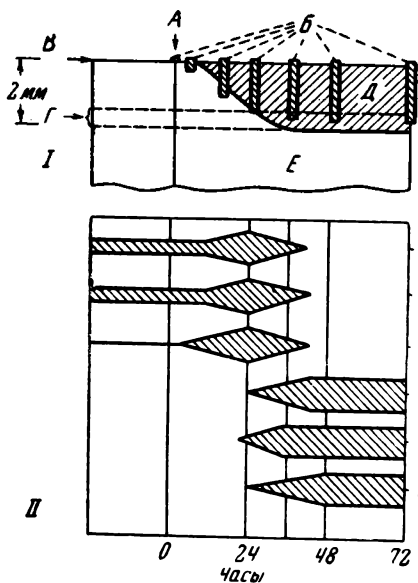


Рис. 66. Схема изменения дыхания и связанных с ним процессов в пораженной ткани батата и его устойчивости против *Ceratostomella fimbriata*. I — проникновение гриба (B), сопровождающееся расширением границ пораженной ткани (D) за счет ткани здоровой (E). Через 8 ч после прививки (A) гриба на поверхность среза (B) клубня распространение инфекции прекращается в результате развивающихся в тканях среза защитных реакций; II — биохимические изменения в слое ткани (Г) на глубине 1,75—2,00 мм от поверхности среза (B) (по Uritani a. Akazawa):

1 — системы, утилизирующие АТФ, 2 — интенсивность дыхания, 3 — количество кумарина и полифенолов, 4 — инактивация и денатурация белков, 5 — синтез ипомеамарона, 6 — потемнение ткани

рованных клеток через 5 ч после начала проникновения гифы в клетку, то у сорта восприимчивого этот процесс требует 21 ч. За это время фитотфора успевает образовать конидии.

Изменения энергетического и окислительного метаболизма, приводящие к образованию некрозов при заражении возбудителем черной гнили *Ceratostomella fimbriata* корней устойчивого сорта батата, представлены на рис. 66. Эта схема (см. рис. 66) показывает, что по мере приближения распространяющейся инфекции к исследуемому участку ткани возрастает интенсивность дыхания и активируются системы, утилизирующие АТФ. Одновременно заметно увеличивается содержание кумарина и полифенолов. В дальнейшем, по мере того как гифы гриба проникают в клетки исследуемого участка ткани, активность упомянутых процессов начинает снижаться. Одновременно в темнеющей и отмирающей ткани происходит денатурация белков и накопление ипомеамарона — продукта искаженного метаболизма углеводов и жирных кислот у батата. Ипомеамарон представляет собой сесквитерпеноид с суммарной формулой $C_{15}H_{22}O_3$, обладающий свойствами «разоб-

щителя», т. е. подобно 2,4-динитрофенолу, ингибирующему окислительное фосфорилирование.

При заражении черной гнилью неустойчивых форм батата дыхание активируется сильнее, чем у устойчивых. Однако окисли-

тельное фосфорилирование при этом полностью подавляется уже через 2—3 дня. При заражении батата *Helicobasidium tompa* Тапака характер изменений в сопряженном фосфорилировании также определяется степенью устойчивости сорта. Разобщение дыхания и фосфорилирования, вызванное динитрофенолом или температурным воздействием, приводит к тому, что ткани картофеля теряют иммунитет к фитотфоре (Tomiyama, 1957).

Эти работы подчеркивают значение, принадлежащее энергетическому обмену в сопротивляемости растений заражению.

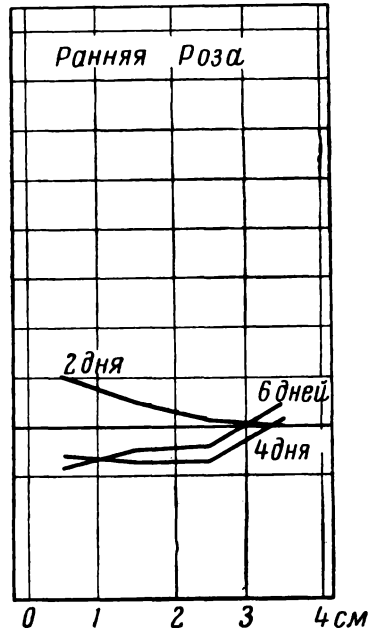
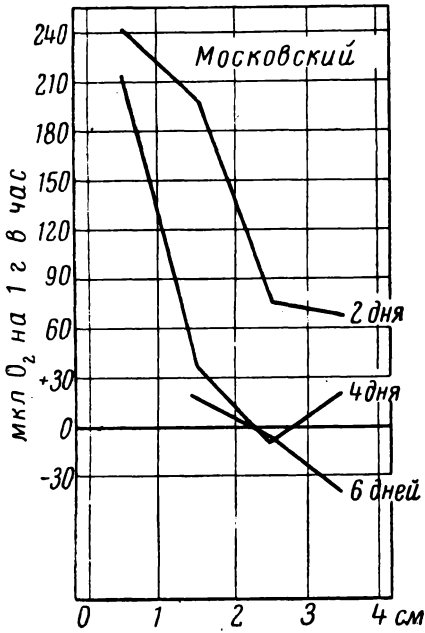
Экспериментальными исследованиями показано, что в реакции сверхчувствительности большую роль играет система полифенолы — полифенолоксидаза (см. выше); остановимся на значении окислительных превращений фенольных веществ.

Способность фенолов к окислению, в ходе которого проникшие в клетку гифы гриба лишаются кислорода, является одной из важных сторон физиологического действия этих соединений. Установлено участие некоторых фенолов в новообразовании элементов защитной ткани — суберина, лигнина и др. Кроме того, хиноны, образующиеся в результате ферментативного окисления фенольных соединений, полимеризуются с образованием темноокрашенных смолоподобных веществ. Последние, пропитывая ткани, образуют барьер, препятствующий распространению патогенных микроорганизмов. В состав темноокрашенных продуктов, содержащихся в подобных химических барьерах, входят соединения фенольных веществ с различными ингредиентами клетки — углеводами, ароматическими кислотами (меланины, флобафены, таннины и др.).

Связь системы полифенолы — полифенолоксидаза с различными веществами и процессами растительных тканей весьма многообразна. Особенно важное значение для рассматриваемого вопроса имеет способность фенолов и хинонов инактивировать ферменты.

Фенольные вещества и их хиноны — весьма подвижные, реактоспособные соединения, осуществляющие разностороннее воздействие на живые клетки. Б. А. Рубин и В. А. Аксенова (1957), изучая участие системы полифенолы — полифенолоксидаза в реакции сверхчувствительности картофеля к заражению фитотфорой, показали, что в декомпенсации дыхания, наблюдающейся при заражении устойчивых сортов, существенная роль принадлежит полифенолоксидазе. В тканях устойчивых клубней сорта Московский, дающих при заражении *Phytophthora infestans* типичную картину некроза, в ответ на инфекцию существенно возрастает активность полифенолоксидазы. Реакция эта распространяется на значительное расстояние от места заражения (рис. 67). Одновременно наблюдается подавление дегидрогеназной активности тканей, связанное, вероятно, с действием продуктов окисления полифенолов. Выяснено, что продукты ферментативного окисления хлорогеновой кислоты, являющейся естественным субстратом полифенолоксидазы картофеля, оказывают ингибирующее воздействие на дегидрогеназы как картофеля, так и гриба *Phytophthora infestans*.

Полифенолоксидаза



Дегидрогеназы

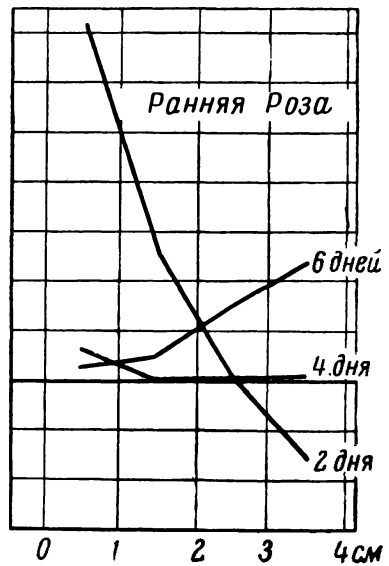
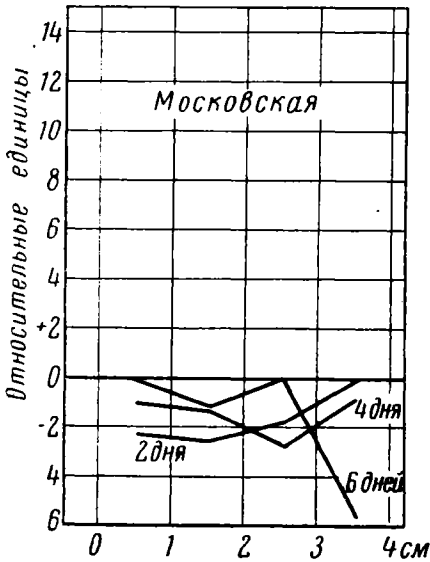


Рис. 67. Влияние заражения фитотфторой на активность полифенолоксидазы и дегидрогеназ клубней картофеля (разница между действием фермента в контрольных и зараженных клубнях на различном расстоянии от места нападения инфекции, в разные сроки после заражения)

У неустойчивого сорта (Ранняя роза) заражение фитофторой почти не сказывается на активности полифенолоксидазы. Вместе с тем, в тканях неустойчивых клубней наблюдается значительное активирование дегидрогеназ.

Данные Б. А. Рубина и В. А. Аксеновой позволяют судить о биохимических процессах, приводящих к образованию некрозов при заражении устойчивых сортов картофеля. Полифенолоксидаза устойчивых сортов обладает, очевидно, большой чувствительностью к выделениям *Phytophthora infestans* и бурно активируется при заражении. Продукты окисления фенольных веществ подавляют деятельность дегидрогеназы, в результате чего при окислительно-восстановительных превращениях в системе полифенолы — полифенолоксидаза выпадает восстановительная фаза. Это ведет к тому, что хиноны, образующиеся в результате деятельности полифенолоксидазы, не восстанавливаются, а подвергаются дальнейшему необратимому окислению до темноокрашенных продуктов. Таким образом, подавление дегидрогеназ приводит к декомпенсации дыхания клеток клубня, а также гиф паразита.

У неустойчивого сорта полифенолоксидаза, очевидно, мало чувствительна к выделениям паразита, тогда как дегидрогеназы под влиянием последнего активируются, что приводит к общему усилению восстановительных реакций.

Какие же именно соединения оказывают токсическое действие на микроорганизмы и являются ответственными за образование некрозов? Было найдено (Johnson a. Schaal, 1952; Schaal, Johnson a. Simonds, 1953), что устойчивость картофеля к парше, вызываемой грибом *Streptomyces scabiens*, связана с содержанием хлорогеновой кислоты в клетках, прилегающих к перидерме клубня.

Роль хлорогеновой кислоты в устойчивости растений против инфекции подчеркивается также в ряде других работ (Uritani, 1953; Kirkham, 1957 и др.).

В дальнейших работах Джонсон и Шел (Schaal a. Johnson, 1955; Johnson a. Schaal, 1957) показали, что в результате механического повреждения, так же как и заражения, в срезах картофеля накапливаются ортодифенолы, представленные хлорогеновой кислотой и тремя неидентифицированными соединениями. Авторы установили, что большее ингибирующее действие на *Streptomyces scabiens* оказывают не хлорогеновая и кофейная кислоты, а продукты их окисления.

Согласно наблюдениям В. Е. Соколовой, О. Н. Савельевой и Б. А. Рубина (1958), внедрение фитофторы в ткани клубня картофеля вызывает приток хлорогеновой кислоты к месту поражения (табл. 78). Это явление легко обнаруживается в клубнях неустойчивого к фитофторе сорта картофеля (Ранняя роза). Например, в одном из опытов концентрация хлорогеновой кислоты в пораженной ткани достигала 123 мг%, тогда как ткань, расположенная в здоровой половине того же клубня, содержала всего 28 мг% хлорогеновой кислоты. У устойчивого сорта Московский внешне

Содержание хлорогеновой и кофейной кислот в здоровых и больных участках клубня картофеля при искусственном заражении *Phytophthora infestans* (по Соколовой, Савельевой и Рубину, 1958)

Сорт	Часть клубня	Хлорогеновая кислота, мг%	Кофейная кислота, мг%
Московский (устойчивый)	здоровая	1225	не обнаружена 161,7
	инфицированная	50,6	
Ранняя роза (неустойчивый)	здоровая	28,0	не обнаружена не обнаружена
	инфицированная	122,6	

наблюдается несколько иная картина. В некротизированном слое ткани, расположенном в непосредственном соседстве с местом внедрения паразита, содержалось 50 мг% хлорогеновой кислоты, тогда как содержание последней в тканях здоровой половины клубня было в 2,5 раза выше.

Хроматографическое разделение экстрактов из некротизированной ткани показало, что помимо кофейной кислоты они содержат ряд фенольных соединений, отсутствующих в здоровых тканях. Среди этих соединений обнаружены скополетин и скополин (скополетин-7-глюкозид), появление которых при заражении различных растений наблюдалось неоднократно. Скополетин, являющийся ингибитором ряда ферментативных процессов, в инфицированных тканях восприимчивого сорта картофеля не обнаружен.

Окислительные превращения фенолов, имеющие большое значение в явлениях сверхчувствительности, могут играть, по-видимому, важную роль и в защитных реакциях растений против факультативных паразитов, питающихся убитыми тканями. Это показано на примере капусты, зараженной *Botrytis cinerea* (Рубин и Иванова, 1959, 1963). Капуста, которую принято относить к классическим предшественникам растений пероксидазного типа, в действительности содержит в своих тканях значительные количества дубильных веществ, среди которых большое значение имеет флороглюцин. Авторам удалось показать, что в тканях капусты флороглюцин подвергается ферментативному окислению, которое катализируется пероксидазой. Окисление это идет за счет кислорода воздуха, т. е. пероксидаза проявляет в этом случае оксидазные свойства. Продукты окисления флороглюцина подавляют у устойчивого сорта капусты большую часть исследовавшихся дегидрогеназ, тогда как дегидрогеназы восприимчивого сорта, за исключением маликодегидрогеназы, активируются (табл. 79).

Приведенные данные позволяют следующим образом представить себе последовательность реакций, развивающихся у устойчивых растений при заражении и приводящих к образованию некрозов — внешнему проявлению реакции сверхчувствительности. Пер-

Влияние заражения *Botrytis cinerea* и продуктов окисления флороглюцина на активность дегидрогеназ капусты устойчивого (Амагер) и поражаемого (№ 1) сортов. Определения по восстановлению тионина, 10 мг/10 мин (по Ивановой и Рубину, 1963)

Дегидрогеназа	Здоровая ткань, контроль		Зараженная ткань, % от контроля		Здоровая ткань + продукты окисления флороглюцина, % от контроля	
	Амагер	№ 1	Амагер	№ 1	Амагер	№ 1
Алкогольдегидрогеназа	0,890	0,195	14	180	47	154
Глутамикодегидрогеназа	0,480	0,340	48	211	138	117
Глюкозодегидрогеназа	0,195	0,060	49	200	105	334
Маликодегидрогеназа	0,190	0,100	447	135	74	150
Лактикодегидрогеназа	0,780	0,625	64	86	67	77
Изоцитрикодегидрогеназа	0,320	0,080	0	188	81	275
Сукциндегидрогеназа	0,060	0,030	0	100	—	—

вым ответом клеток хозяина на проникновение в них веществ, выделяемых паразитом, является активирование энергетического обмена и связанного с ним синтеза белка окислительных ферментов и клеточных структур. Одновременно активируется пентозофосфатный путь окисления, в результате чего происходит новообразование фенольных соединений. Возрастание концентрации полифенолоксидазы и пероксидазы, вместе с увеличением количества субстрата для этих ферментов, активирует окисление фенольных соединений и приводит к накоплению различных их дериватов, в числе которых имеются вещества, обладающие высокой физиологической активностью. Вещества эти являются причиной наступления второго этапа — инактивирования ряда ферментов, разобщение окисления и фосфорилирования, нарушение ряда жизненно важных процессов и в конечном счете отмирание пораженных клеток. Некротическое пятно представляет собой как бы отравленную зону, в пределах которой невозможна жизнь как клеток самого растения, так и мицелия паразита, своего рода химический барьер на пути распространения паразита.

Какова же природа веществ, образующихся в инфицированной ткани и служащих непосредственной причиной гибели и паразита, и клеток растения-хозяина, причиной образования некрозов?

Одним из таких веществ может быть аммиак, накопление которого в тканях устойчивого сорта капусты при заражении *Botrytis cinerea* было показано Б. А. Рубиным и Т. М. Ивановой (1959). Аммиак образуется в результате окислительного дезаминирования, катализируемого оксидазами *d*-аминокислот, действие которых сопряжено с пероксидазой. Как уже говорилось выше, система ами-

нокислоты — оксидаза *d*-аминокислот — пероксидаза существенно активируется в инфицированных тканях устойчивого сорта капусты. Однако участие подобного механизма в образовании некротических барьеров для других комбинаций хозяин — паразит пока не обнаружено.

Едва ли не универсальная роль в образовании некрозов признается за веществами фенольной природы. С этой точки зрения представляет интерес группа веществ, названных фитоалексинами (Müller, 1956).

Фитоалексинам посвящено большое количество работ (см. сводки: Müller, 1964; Cruickshank, 1963). Фитоалексин рассматривается как продукт ненормального обмена растения, индуцируемого продуктами жизнедеятельности микроорганизма. Образование фитоалексинов неспецифично; определенный вид растения образует одно и то же вещество под воздействием различных микроорганизмов, как патогенных, так и непатогенных для этого растения, а также под воздействием химических раздражителей небиологической природы. Установлено химическое строение фитоалексинов гороха (пизатин), фасоли (фазеолин), моркови (изокумарин), *Orchis militaris* (орхинол), которые имеют фенольную природу. Иное строение имеет ипомеамарон, образуемый корнями батата при заражении возбудителем черной гнили. Вещество это, также рассматриваемое как фитоалексин, представляет собой терпеноид.

Незначительная специфичность фитоалексинной системы — как индуктора, так и конечного продукта — может показаться противоречащей высокой специализации патогенных микроорганизмов в отношении растения-хозяина. По этому поводу Мюллер (Müller, 1964) указывает, что при бесконечном числе возможных комбинаций хозяин — микроорганизм число случаев, при которых могут установиться паразитические отношения, ничтожно. Следовательно, специфична для растения не устойчивость, а поражаемость. Он формулирует следующий принципиальный вывод: возможность установления паразитических отношений определяется как степенью толерантности клеток хозяина к продуктам жизнедеятельности паразита, так и степенью толерантности паразита к продуктам, образующимся в результате реакции в тканях хозяина.

Что касается второй половины формулировки, то она подтверждается экспериментальными данными. Отсутствие же образования фитоалексина при заражении растения специфическими патогенами пока еще не получило достаточного подтверждения.

Изучение вопросов, связанных с теорией фитоалексинов, завоевавшей всеобщее признание, может оказаться весьма плодотворным.

ПРИБРЕТЕННЫЙ ИММУНИТЕТ

Способность клеток тем или иным образом реагировать на контакт с патогенным агентом может иметь либо наследственную природу, либо представлять собой свойство приобретенное, инду-

цированное патогенными микроорганизмами. В соответствии с этим различают иммунитет естественный и приобретенный.

У животных и человека явления приобретенного иммунитета, возникающего в результате перенесенного заболевания или вакцинации ослабленными культурами возбудителя болезни, хорошо известны и детально изучены. Большие успехи, достигнутые в этой области, послужили стимулом для поисков аналогичных явлений в области фитоиммунологии. Однако сама возможность наличия у растения приобретенного иммунитета ставилась одно время под сомнение.

Например, считали (Blackman, 1922), что инфекционные болезни растений не носят характера общего заболевания организма и что приобретенный иммунитет, если таковой даже и возникает, должен быть локализован лишь в очень ограниченных участках ткани. Отсутствие у растений системы, подобной кровообращению животных, исключает, по мнению автора этой теории, возможность иммунизации всего организма.

В настоящее время можно считать установленным, что представления о подобной разобщенности растительных клеток не отражают истинного положения вещей. Известно, что связь протоплазмы отдельных клеток осуществляется с помощью плазмодесм (протоплазматических тяжей, проходящих через поры клеточной оболочки). Через плазмодесмы из клетки в клетку могут перемещаться не только крупномолекулярные соединения, но и отдельные участки протоплазмы.

Точка зрения о непрерывности протоплазмы растения согласуется с многочисленными данными о воздействии, оказываемом инфекцией не только на клетки, находящиеся в непосредственном контакте с патогенным микроорганизмом, но и на ткани внешне здоровые, расположенные на значительном расстоянии от места заражения.

Накопленные экспериментальные данные позволяют утверждать, что точка зрения о чисто локальном характере болезней растений является ошибочной. Этим самым снимается одно из основных возражений против возможности существования приобретенного иммунитета у растений.

В результате ряда экспериментальных исследований можно считать установленным, что устойчивость растений к заражению может повышаться как после перенесенного заболевания, так и в результате вакцинации.

Идея о наличии приобретенного иммунитета у растений получила серьезное обоснование в работах исследователей итальянской школы (см. монографию Карбонэ и Арнауди, 1937). В этих работах с бесспорностью показано, что устойчивость растений к определенному паразитическому организму возрастает как после перенесенного заболевания, вызванного этим возбудителем, так и в результате введения соответствующих вакцин.

В качестве примера успешной вакцинации растений можно

привести опыты по иммунизации фасоли (Carbone a. Kalajev, 1932). Культуральной жидкостью после роста на ней одной из форм *Botrytis cinerea* однократно поливали растущие на стерильном песке проростки фасоли. Через 7—10 дней растеньица были пересажены на питательную среду Кнопа, и еще через два дня произошло искусственное их заражение грибом *Botrytis cinerea* путем



Рис. 68. Иммунизация фасоли культуральной жидкостью после роста на ней мицелия гриба *Botrytis cinerea*. А — зараженное растение, не вакцинированное; Б — зараженное растение, вакцинированное (по Carbone a. Kalajev)

укола в нижнюю часть стебля. Контрольные растения, не получившие культуральной среды, легко заражались и гибли, тогда как среди вакцинированных растений заболеваемость была существенно снижена (рис. 68).

Было показано (Carbone a. Kalajev, 1932), что индуцированная устойчивость проявляется как настоящая активная реакция клеток, выражением которой служит способность к образованию в пара-

женных клетках веществ, влияющих на паразита. Введение различных иммунизирующих средств осуществляется в первую очередь через корневую систему. Возможно также впрыскивание в стебли, применение в виде примочек, опрыскивание листьев и т. д.

Однако приемы искусственной иммунизации, широко используемые в медицине и ветеринарии, мало перспективны в растениеводстве, поскольку и приготовление иммунизирующих средств, и их применение весьма трудоемки и дороги. Если учесть при этом, что иммунизация не всегда достаточно эффективна и действие ее очень кратковременно, а также то, что самый процесс иммунизации, как правило, угнетает растение, то становится понятным, что работы в области приобретенного иммунитета не используются пока в практике сельского хозяйства.

В последние годы все шире распространяется точка зрения, последователи которой вкладывают в понятие «приобретенный иммунитет» несколько иной смысл. При этом, по существу, все случаи непоражаемости, связанной со «сверхчувствительностью», рассматриваются как результат иммунитета не наследуемого, а приобретенного, как результат появления у растения новых свойств, индуцированных возбудителем инфекции. В подтверждение этой трактовки явлений иммунитета проведены экспериментальные исследования. При заражении части листовой пластинки фасоли вирусом табачной мозаики были получены обильные некротические пятна. При повторном заражении всей поверхности того же листа некротические пятна появились лишь вдали от места первичного заражения, вблизи же от него не было видно следов заражения.

В пользу рассматриваемой точки зрения говорят также данные опытов, в которых заражение *Nicotiana glutinosa* вирусом табачной мозаики путем прививки на зараженное растение давало системное поражение, тогда как для обычного заражения через листья характерен некротический тип реакции (Smith, 1951). Следовательно, не все ткани растения способны образовывать защитный фактор, как это свойственно клеткам листа. Но и у последних некротическая реакция зависит от условий среды — например, при неблагоприятных температурах вместо реакции сверхчувствительности происходит системное поражение (Kassanis, 1957).

При обсуждении вопроса о природе защитных факторов, ответственных за иммунизацию растения, в первую очередь вновь обращают на себя внимание вещества фенольной природы. Возможно, что эта роль принадлежит веществам типа фитоалексинов, образование которых, согласно Мюллеру (Müller, 1964), обуславливает приобретенный иммунитет.

Таким образом, приобретенный иммунитет — это, по существу, защитная реакция, в результате которой образуются антибиотические вещества. Содержание этих веществ не является наследственным признаком, однако способность образовывать такие вещества под воздействием микроорганизмов — безусловно, признак наследственный, обусловленный генетическими факторами.

К явлениям приобретенного иммунитета может быть отнесено также повышение устойчивости растений, вызванное химическими веществами. Как показано И. М. Поляковым (1962), эффект ряда протравителей семян определяется не воздействием на возбудителей инфекции, а повышением сопротивляемости заражению путем изменений в обмене веществ растения. Обнаружив, что наиболее активны в этом отношении вещества, содержащие amino- и тиогруппы, автор предложил активный иммунизатор — родан (пара-родананилин). Последовательная обработка роданом семян на протяжении нескольких поколений снижает пораженность пшеницы ржавчиной и увеличивает урожай.

Мюллер с соавторами (Müller, Mackay a. Freing, 1954) наблюдал повышение фитотороустойчивости картофеля в результате поглощения корнями стрептомицина, что не было связано с непосредственным действием стрептомицина на возбудителя инфекции. В данном случае, как указывают другие исследователи (Vögös, Kiraly a. Farkas, 1957), происходит истинная иммунизация, зависящая от увеличения активности полифенолоксидазы.

Углубленные исследования в чрезвычайно перспективной, но недостаточно изученной области повышения устойчивости растений как путем химической иммунизации, так и применением соответственных агротехнических приемов (удобрения, создание определенных условий влажности и аэрации почвы и др.) помогут сократить потери, наносимые сельскому хозяйству инфекционными заболеваниями растений.

* *
*

Среди факторов, определяющих исход встречи растения с разнообразными представителями микрофлоры, основное значение имеет иммунитет растения. Этим и определяется значение работ, направленных на познание внутренней природы иммунитета растений.

Результаты многочисленных исследований убеждают в том, что способность сопротивляться возбудителю инфекции зависит от характера ответной реакции на продукты жизнедеятельности патогенного микроорганизма. Реакция эта затрагивает различные стороны жизнедеятельности клетки — структуру и физико-химические свойства протопласта, активность отдельных метаболических путей и другие биохимические признаки.

Способность противостоять заражению определяется не только генетической природой растения, но в большой мере и условиями его существования. Свойство сопротивляемости инфекции также изменчиво и подвижно, как и обмен веществ, неотъемлемой частью которого он является. Степень восприимчивости к заболеваниям изменяется с возрастом, а также под воздействием условий среды, в которых осуществляется развитие растения. Столь же подвижны и непостоянны особенности обмена веществ патогенных

микроорганизмов, от которых в первую очередь зависят их патогенность и вирулентность.

Все это открывает широкие возможности для повышения устойчивости культурных растений в их онтогенезе. При оценке значения того или иного агротехнического мероприятия необходимо учитывать не только его влияние на культурное растение, но и возможное воздействие на развитие патогенного для него микроорганизма. Надо также иметь в виду, что больное растение представляет собой качественно особый организм, свойства которого определяют взаимным влиянием хозяина и паразита.

Очень важная роль в борьбе с болезнями растений принадлежит введению в культуру устойчивых сортов. Выведение таких сортов требует специальной селекции на иммунитет.

Сочетание комплекса агротехнических мероприятий с введением в культуру устойчивых сортов обеспечит успех в борьбе за здоровое растение.

ЛИТЕРАТУРА

- Аветисян А. Д. и Бабаян А. А. Изв. АН Арм.ССР, 1951, 4, 11. Аксенова В. А. ДАН СССР, 1964, 158, 2. Аксенова В. А. и Рубин Б. А. Сб. «Биохимия плодов и овощей». М., «Наука», 1964; Микробиология, 1946, 15, 1. Арциховская Е. В. Автореф. докт. дисс. М., 1941. Арциховская Е. В. и Рубин Б. А. Докл. ВАСХНИЛ, 1937, 1 (4); Усп. совр. биол., 1954, 37, 2; Сб. «Биохимия плодов и овощей», 3. М., Изд-во АН СССР, 1955. Бах А. Н. Собр. трудов по химии и биохимии. М., Изд-во АН СССР, 1950. Беккер З. Э. Физиология грибов и их практическое использование. Изд-во МГУ, 1963. Березнеговская Л. Н. Журн. общ. биол., 1959, 20, 1. Берштейн Б. И., Фотюк М. К. и Оканенко А. С. ДАН СССР, 1958, 120, 5. Вавилов Н. И. Тр. Селекц. ст. при Моск. с.-х. ин-те, 1913, 1; Изв. Петровск. с.-х. акад., 1919, 1; Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям. М.—Л., Сельхозгиз, 1935. Вердеревская Д. Д., Купорицкая К. И., Застенчик Н. И., Гатина Э. Ш., Найденова Н. И., Вельминш Г. Э. и Вердеревская Т. Д. Тр. Харьк. с.-х. ин-та им. В. В. Докучаева, 43. Харьков, 1964. Винокуров С. И., Бронх Л. М., Корсак С. Э. Бюл. эксперим. биол. и мед., 1947, 23, 4. Галачьян Р. М. Сб. «Микробиология», вып. VI. Ереван, 1951. Гойман Э. Инфекционные болезни растений. М., ИЛ, 1954. Горленко М. В. Избр. докл. 2-го совещ. по пробл. фитонцидов. Л., Изд-во ЛГУ, 1957. Гречушников А. И. ДАН СССР, 1936, 2, 8. Губанов Г. Я. Изв. АН СССР, сер. биол., 1949, 4. Губанов Г. Я. и Бредихина А. И. Сб. «Итоги работ Всесоюз. н.-и. ин-та хлопководства за 1954 г.», 2. Ташкент, 1955. Дворецкая Е. И., Пырина И. Л. и Феоктистова О. И. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 5. М., Изд-во АН СССР, 1959. Девис Б. Регуляторные механизмы клетки. М., «Мир», 1964. Дорохова Н. А. Агробиология, 1955, 5. Дунин М. С. Иммуногенез и его практическое применение. Рига, 1946. Земит В. Э. Уч. зап. Ярославск. с.-х. ин-та, 1954, 1. Иванова Т. М. и Рубин Б. А. Биохимия, 1963, 28. Канащ С. С. Агробиология, 1947, 6. Карбонэ Д. и Арнаути К. Иммунитет у растений. М., Сельхозгиз, 1937. Каргополова Н. Н. Сб. «Иммунитет с.-х. растений». М., Изд-во ВАСХНИЛ, 1937. Кокин А. Я. Исследования большого растения. Петрозаводск, 1948. Костычев С. П. Бот. зап., 1907, 25, 1. Красильников Н. А. Изв. АН СССР, сер. биол., 1953, —2; Тр. Конф. по миктрофитологии растений, Изд-во АН СССР 1955; Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., Изд-во АН СССР, 1958. Купревич В. Ф. Сов. бот., 1940, 5—6; Физиология большого растения. М., Изд-во АН СССР, 1947. Лопушинский П. И. Уч. зап. Черновицк. ун-та, сер. биол. наук, 1952, 9, 3. Мечников И. И. Вопросы иммунитета. Избр. тр. М., Изд-во АН СССР, 1951. Мошков Б. С. ДАН СССР, 1938.

19, 9. Наумов Н. А. Бот. ж., 1951, 36, 1. Неграш А. К. Микробиол. ж., 1964, 23. Николаева М. И. Сб. «Фитонциды в мед., сельск. хоз-ве и пищ. пром-сти». Киев, 1960. Нилова В. П. и Степанова Н. Г. Тр. Всес. ин-та защиты раст., 1958, 13. Овчаров К. Е. ДАН СССР, 1937, 16, 9. Оканенко А. С., Берштейн Б. И. и Рейнгардт Т. А. Сб. «Биохимия плодов и овощей». М., «Наука», 1964. Опарин А. И. Возникновение жизни на Земле. М., Изд-во АН СССР, 1957. Опарин А. И. и Купленская О. И. Сб. «Из работ ЦИНС и УИНС», 17. Киев, 1931; Тр. майской сессии АН СССР М.—Л., Изд-во АН СССР, 1935. Поляков И. М. Сб. «Научные основы защиты урожая». М., Изд-во АН СССР, 1962. Прокошев С. М. Биохимия, 1943, 8, 2—3. Радкевич О. Тр. Всесоюзн. н.-и. хлопкового ин-та. Ташкент, 1936. Родигин М. Н. Сб. «Фитонциды в мед., сельск. хоз-ве и пищ. пром-сти». Киев, 1960. Рохлина Э. Я. Тр. по защите раст., сер. 2, 3. М., Изд-во ВАСХНИЛ, 1933. Рубин Б. А. Вестн. по овощев. и картоф., 1940, 4; Биохимические основы хранения овощей. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1945; Усп. совр. биол., 1953, 36, 1; Изв. АН СССР, сер. биол., 1955, 5. Рубин Б. А. и Аксенова В. А. Биохимия, 1957, 22, 1—2. Рубин Б. А. и Арциховская Е. В. Докл. ВАСХНИЛ, 1937, 5(8); Биохимия и физиология иммунитета растений. М., Изд-во АН СССР, 1960. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. и Иванова Т. М. ДАН СССР, 1948, 60, 3; Сб. «Биохимия плодов и овощей», 2. М., Изд-во АН СССР, 1951. Рубин Б. А., Арциховская Е. В. и Проскурникова Т. А. Биохимия, 1947, 12, 2. Рубин Б. А. и Иванова Т. М. Биохимия, 1958, 23, 4; Сб. «Биохимия плодов и овощей», 5. М., Изд-во АН СССР, 1959; ДАН СССР, 1959, 125, 1; Life Science, 1963, 4. Рубин Б. А., Иванова Т. М. и Давыдова М. А. ДАН СССР, 1964, 158, 6. Рубин Б. А. и Ладыгина М. Е. Агробиология, 1964, 3. Рубин Б. А. и Озерецковская О. Л. Изв. АН СССР, сер. биол., 1959, 2. Рубин Б. А. и Перевязкина Л. М. ДАН СССР, 1951, 79, 2. Рубин Б. А., Пушкинская О. И. и Соколова В. Е. Биохимия, 1945, 10, 5—6. Рубин Б. А. и Групп В. Е. ДАН СССР, 1935, 3(8), 5. Рубин Б. А. и Четверикова Е. П. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 3. М., Изд-во АН СССР, 1955. Савельева О. Н. и Рубин Б. А. Физиол. раст., 1963, 10. Сакварелидзе Н. А. Тр. Ин-та защиты раст. АН Груз.ССР, 10. Тбилиси, 1954. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М., Изд-во АН СССР, 1940. Соколова В. Е. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 1, 1949; 5, 1951. М., Изд-во АН СССР. Соколова В. Е., Савельева О. Н. и Рубин Б. А. ДАН СССР, 1958, 123, 2. Строгонов Б. П. Изв. АН СССР, сер. биол., 1947, 6. Сухоруков К. Т. Физиология иммунитета растений. М., Изд-во АН СССР, 1952. Талиева М. Н. Бюл. Главн. бот. сада, 17. М., Изд-во АН СССР, 1954. Токин Б. П. Бактерициды растительного происхождения (фитонциды). М., Медгиз, 1942; Сб. «Фитонциды и их роль в природе». Л., Изд-во ЛГУ, 1957. Федотова Т. И. Защита раст., 1935, 5; Фостер Д. Химическая деятельность грибов. М., ИЛ, 1950. Хандобина Л. М. и Озерецковская О. Л. Сб. «Биохимия плодов и овощей», 5. М., Изд-во АН СССР, 1959. Четверикова Е. П. Автореф. канд. дисс. М., 1952. Aduanatha N. R. a. Rangaswami G. Madras Agric. J., 1952, 39, 3. Ainsworth G. C., Oylar E. a. Read W. H. Ann. Appl. Biol., 1938, 25. Akazawa T. a. Uritani I. Nature, 1955, 176. Allen P. J. Phytopath., 1953, 43, 5; Plant Pathology — Problems a. Progress, 1908—1958. Wisconsin Press, 1959, 119. Allen P. J. a. Goddard D. R. Amer. J. Bot., 1938, 25, 8. Arens K. Jahrb. Wiss. Bot., 1929, 70. Arrhenius O. Ztschr. Pflanzenkrankheit., 1924, 34, 3/4. Atti G. Ann. R. Scuola Jup. Agr. Portici, Ser. II, 1916, 14. Bachmann E. Phytopath. Ztschr., 1957, 29, 2. Blackman G. E., Parke M. H. a. Garton G. Arch. Biochem. a. Biophys., 1955, 54, 1. Blackman V. H. British Med. J., 1922, 3225. Brandenburg E. Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzenschutzdienst, 1950, 5. Braun A. C. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1950, 36, 8; Ann. Rev. Plant Physiol., 1962, 13. Braun A. C. a. Pringle R. B. Plant Pathology — Problems a. Progress, 1908—1958. Wisconsin Press, 1959, 88. Brown W. H. a. Harvey C. C. Ann. Bot., 1927, 41. Butin H. Phytopath. Ztschr., 1957, 28, 4. Carbone D. a. Kalajev A. Phytopath. Ztschr., 1932, 5, 1. Clark W. L., Mondy N., Bedrosian K., Ferrari R. A. a. Michon C. A. Food. Technol., 1957, 11, 6. Comes O. Atti R. Ist. Incorrag. Napoli, 1912, 64, 1913, 9. Cruickshank J. A. M. Ann.

Rev. Phytopath., 1963, 1. Curtis K. M. Ann. Bot., 1928, 42. Cutter V. E. Trans. N. Y. Acad. Sci., Ses. II, 1951, 14. Daly J. M. 1958, 48. Deuel H. Phytopath. Ztschr., 1954, 21, 4. Dickson G. a. Holbert G. Amer. Natur., 1928, 62. Eglits M. Phytopath. Ztschr., 1933, 5, 4. Ezekiel W. N. a. Fudge J. F. J. Agr. Res., 1938, 56, 10. Farkas G. L. a. Kiraly Z. Physiol. Plantarum, 1955, 8. Forward D. F. Phytopath., 1932, 22. Fuchs W. H. a. Kotte E. Naturwiss., 1954, 41, 7. Cattani M. L. Rapp. et Commun. Huitieme Congr. Int., Bot., Paris, Sec. 18—20, 1954. Gäumann E. Rapp. III Congr. Int. Path. Comparee, I, 1936; Phytopath. Ztschr., 1957, 29, 1; 1958, 32, 4. Gäumann E. u. Jaag O. Ber. Schweiz. Bot. Ges., 1947, 57, 3; Phytopath. Ztschr., 1950, 16, 2. Gäumann E., Kern H. u. Sauthoff W. Phytopath. Ztschr., 1952, 18. Cäumann E. u. Naef-Roth St. Phytopath. Ztschr., 1955, 23, 2; Cäumann E., Naef-Roth St. u. Kern H. Phytopath. Ztschr., 1955, 24. Gäumann E., Naef-Roth St. u. Miescher G. Phytopath. Ztschr., 1950, 16, 3. Gäumann E., Stoll Ch. u. Kern H. Phytopath. Ztschr., 1953, 20, 3. Gothoskar S. S., Scheffer R. P., Stahmann M. A. a. Walker J. C. Phytopath., 1955, 45, 6. Greathouse G. A. a. Rigler N. E. Amer. J. Bot., 1940, 27, 2; Phytopath., 1940a, 30, 6. Green D. E. Mechanisms of biological oxidation. Cambridge, 1940. Grümmer G. Phytopath. Ztschr., 1955, 24, 1. Haller M. H., Rose D. H., Lutz J. M. a. Harding P. L. J. Agr. Res., 1945, 71, 8. Hawkins L. A. a. Harvey L. B. J. Agr. Res., 1919, 18. Hiroe a. Nisimura. J. Agr. Chem. Soc. Japan, 1956, 30, 9. James W. O. a. Beevers H. New Phytologist., 1950, 49, 3. Janke A. Österreichische Bot. Ztschr., 1949, 96, 3—4. Johnson G. a. Schaal L. A. Science, 1952, 115, 299; Amer. Potato J., 1957, 34, 7. Kalan E., Davis B., Srinivasan P., Sprinson D. J. Biol. Chem., 1956, 223, 2. Karström H. Ergeb. Enzymforsch., 1938, 7. Kassanis B. Adv. in virus res., 1957, 4. Kawashima N. a. Uritani I. Agr. Biol. Chem., 1963, 27. Kirkham D. S. J. Gen. Microbiol., 1957, 17, 2. Kraus. Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig, 1889. Leonian L. H. a. Lilly V. G. Phytopath., 1938, 28, 8. Lind. Jahrb. Wiss. Bot., 1898, 32. Linscote H. F. Phytopath. Ztschr., 1955, 23, 1. Lupton F. G. H. Trans. Brit. Mycol. Soc., 1956, 39. Maresquelle M. C. R. Acad. Sci., 1928, 187. Miyoshi M. Bot. Ztg., 1894, 52. Müller K. O. Phytopath. Ztschr., 1956, 27; Die Umschau in Wissensch. u. Techn., 1964, H. 12. Müller K. O., Mackay J. H. E. a. Freing J. N. Nature, 1954, 174. Newton R. a. Anderson J. A. Canad. J. Res., 1929, 1. Nobécourt P. Contribution a l'étude de l'immunité chez les vegetaux. Lyon, 1928. Pfeiffer W. Untersuch. Bot. Inst. Tübingen, 1884, 1, 3. Pilet P. E. C. R. Acad. Sci., Paris, 1957, 24, 16. Rich S. a. Horsfall J. G. Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1954, 40, 3. Roemer-Fuchs Isenbeck. Die Zuchtung resistenten Ressen der Kulturpflanzen. Berlin, 1938. Rosenbaum J. a. Sando Ch. E. Amer. J. Bot., 1920, 7. Sanwal B. D. Proc. Indian Acad. Sci., 1956, 44B, 5. Schaal L. a. Johnson G. Phytopath., 1955, 45, 11. Schaal L. A., Johnson G. a. Simonds A. O. Amer. Potato J., 1953, 30. Schneider-Orelli O. Ztb. Bakt., Abt. II, 1911, 30. Seta Y. a. Sumiki Y. J. Agr. Chem. Soc. Japan, 1952, 26. Shaw M. Proc. IV-th Congr. on Crop Protection, Hamburg, Germany. September 1957. 1959, 1. Shaw M., Brown S. A. a. Rudd Jones D. Nature, 1954, 173. Shaw M., a. Samborski D. J. Canad. J. Bot., 1957, 35. Smith F. G., Link K. P., Walker J. C. J. Agr. Res., 1947, 74. Smith F. G., Walker J. C. a. Hooker W. J. Amer. J. Bot., 1946, 33, 5. Smith K. M. Recent advances in the study viruses, 2, Ed. London, 1951. Srinivasan P., Katagiri M. a. Sprinson D. J. Amer. Chem. Soc., 1955, 77, 18. Srinivasan P., Sprinson D., Kalan E. a. Davis B. J. Biol. Chem., 1956, 223, 2. Stapel R. C. Phytopath., 1957, 47, 1. Steinberg R. A. Bot. Rev., 1950, 16, 4. Sussman A. S. Mycologia, 1957, 49, 1. Tamari K. a. Kaji J. J. Agr. Chem. Soc. Japan, 1954, 28, 30. Tamia H. Adv. in Enzymol., 1942, 2. Thornberry H. H. Phytopath., 1938, 28, 30. Tomiyama K. Ann. Phytopath. Soc. Japan, 1956, 20; 1957, 22. Uritani I. J. Agr. Soc. Japan, 1953, 27, 1, 2, 4. Uritani I. a. Akazawa T. Plant Pathol., 1959, 1. Uritani I. a. Stahmann M. A. Plant Physiol., 1961, 36. Uritani I. a. Takita S. J. Agr. Chem. Soc. Japan, 1953, 27. Valle E. Acta Chem. Scand.,

1957, 11, 2. Varganis A. a. Hochster R. M. *Canad. J. Biochem. a. Physiol.*, 1961, 39, 7. Vörös J., Kirdy Z. a. Farkas G. L. *Sciense*, 1957, 126. Waggoner P. E. a. Dimond A. E. *Phytopath.*, 1956, 46, 2. Walker J. C. *Phytopath.*, 1950, 40, 12. Walker J. C. a. Stahmann M. A. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1955, 6. Ward H. M. *Ann. Bot.*, 1902, 16, 62. Winstead N. N. a. Walker J. C. *Phytopath.*, 1954, 44, 3. Wood R. K. S. *Plant Pathology — Problems and Progress*, 1908—1958. Wisconsin Press, 1959, 100. Woods M. W. a. Du Buy H. G. *Phytopath.*, 1942, 32, 2. Wooley D. W., Schaffner G. a. Braun A. G. *J. Biol. Chem.*, 1955, 215, 2. Yabuta T., Kambe K. a. Hayashi T. *J. Agr. Chem. Soc. Japan*, 1934, 10. Yarwood C. E. *Phytopath.*, 1960, 50. Zaitlin M. a. Jagendorf A. T. *Virology*, 1960, 12.

СОДЕРЖАНИЕ

ФИЗИОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА РАСТЕНИЙ

Н. А. Гусев

Значение воды	5
Распределение воды	6
Состояние воды	6
Свободная и связанная вода	11
Значение разных фракций воды	15
Методы фракционного определения воды	16
Влияние условий питания растений на состояние воды	18
Влияние температуры на состояние воды	22
«Нерастворяющийся объем» воды	24
Факторы емкости и напряжения в характеристике водного режима растений	25
Активное поглощение воды корнями	31
Теории корневого давления	33
Влияние различных факторов на количество выделяемой пасоки	36
Поступление воды из почвы в растение	40
Доступная для растений вода	47
Значение подвижности почвенной воды и роста корней для усвоения воды растением	49
Передвижение воды по растению	50
Расходование воды растением	54
Устьичная и кутикулярная транспирации	58
Устьичная и внеустьичная регуляции транспирации	63
Основные понятия, характеризующие транспирационный процесс	67
Транспирация листьев различных ярусов	68
Транспирация растений различных экологических групп	70
Водный баланс растений	73
Значение завядания для растений	80
<i>Литература</i>	82

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

П. А. Генкель

Общие закономерности физиологии устойчивости растений	87
<i>Литература</i>	100

Влияние температурных условий на растения	101
Общие замечания	101
Жароустойчивость растений	102
<i>Литература</i>	122
Влияние пониженных положительных температур на растения (холодоустойчивость растений)	124
Влияние заморозков на растения	134
Повышение холодоустойчивости растений	138
Другие пути повышения холодоустойчивости растений	142
<i>Литература</i>	144
Влияние низких отрицательных температур на растения (морозоустойчивость растений)	146
Морозоустойчивость и состояние покоя	159
Процесс витрификации протоплазмы	180
Повышение морозоустойчивости растений путем селекции и агротехнических мероприятий	182
Морозоустойчивость растений в период вегетации	184
Зимостойкость растений	186
Повреждение и гибель растений от зимней засухи	189
<i>Литература</i>	194
Влияние засухи на растения	198
Общие представления о засухе и засухоустойчивости	198
Физиология критического периода у растений	209
Значение корневого питания в засухоустойчивости	216
Засухоустойчивость ксерофитов	220
Диагностика засухоустойчивости	230
Предпосевное закаливание растений против засухи	241
<i>Литература</i>	261

СОЛЕУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Б. П. Строгонов

Солеустойчивость культурных растений	270
Солевой режим растений	273
Защитно-приспособительные реакции	276
Механизм действия солей	281
Образование токсических веществ у растений	289
Значение разнокачественности засоления для высших растений	294
Значение разнокачественности засоления для низших организмов	306
Классификация засоленных почв в связи с солеустойчивостью растений	307
Принцип подбора солеустойчивости культур	309
Методы повышения солеустойчивости растений	310
Диагностика солеустойчивости растений	314
Агротехнические мероприятия на засоленных почвах	315
<i>Литература</i>	323

ФИЗИОЛОГИЯ УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ К МИКРООРГАНИЗМАМ

Е. В. Арциховская

Происхождение и формы паразитизма	326
Физиолого-биохимическая характеристика фитопатогенных микроорганизмов	331
Особенности питания	331
Дыхание и окислительные системы	333
Продукты жизнедеятельности	334
Влияние условий среды на развитие и обмен веществ микроорганизмов	342

Физиология больного растения	346
Изменения физико-химических свойств протоплазмы	346
Водный режим	347
Фотосинтетическая активность	350
Углеводный обмен	351
Обмен азотистых соединений	354
Дыхание	356

ПРИРОДА ИММУНИТЕТА РАСТЕНИЙ

Роль анатомо-морфологических особенностей растений	366
Значение химического состава тканей	370
Защитные реакции растения	383
Приобретенный иммунитет	400
<i>Литература</i>	405

Переплет художника *И. С. Клейнарда*

Редактор *В. И. Черкасова*

Технический редактор *Г. И. Георгиева*

Корректоры *Л. С. Клочкова, Г. И. Кудинова, Е. П. Утанина*

Сдано в набор 29. IV 1966 г.

Подписано к печати 29.VI 1967 г.

Л-42051 Формат 60×90¹/₁₆.

Бумага типогр. № 1

Физ. печ. л. 25,75

Уч.-изд. л. 29,18

Изд. № 24

Зак. 151

Тираж 7.000 экз.

Цена 2 р. 04 к.

Издательство Московского университета
Москва, Ленинские горы, Административный корпус.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы

ОПЕЧАТКА

Страница	Строка	Напечатано	Следует читать
54	1 сверху	сосудистая сила	сосущая сила

Зак. 151