

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОРДЕНА ТРУДОВОГО КРАСНОГО ЗНАМЕНИ
ИНСТИТУТ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ им. К. А. ТИМИРЯЗЕВА

П.А.Генкель

ФИЗИОЛОГИЯ
ЖАРО- И ЗАСУХО-
УСТОЙЧИВОСТИ
РАСТЕНИЙ

—
ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1982

Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.

Монография посвящена изучению жаро- и засухоустойчивости низших и высших растительных организмов. Разбираются вопросы анабиоза при высыхании пойкилоксерофитных растений. Установлено наличие анабиоза при созревании семян. Излагаются соображения о различных типах устойчивости, в частности о сопряженной устойчивости. Значительное внимание уделено ксерофитным и мезофитным культурным растениям, вопросам повышения и диагностики жаро- и засухоустойчивости растений. Приведены данные о мелиорации солонцов.

Для физиологов, растениеводов, селекционеров.

Ил. 32, табл. 39, список лит. на 31 с.

Ответственный редактор
доктор биологических наук
Б. П. СТРОГОНОВ

ОТ АВТОРА

Занимаясь изучением физиологии и экологии засухоустойчивости в течение многих лет, мы, естественно, накопили значительный материал по изучаемому вопросу. Проблему жаро- и засухоустойчивости сотрудники нашей лаборатории изучали на различных уровнях познания: молекулярном, субмикроскопическом, микроскопическом, клеточном, тканевом и целого растения. Основное внимание мы уделяли вопросам, стоящим в заглавии нашей книги. В то же время мы считали необходимым учитывать общее состояние организма, т. е. специально изучали его водный режим и устойчивость в криптобиозе, в состоянии покоя (гипобиозе) и биозе. Кроме того, мы старались изучить вопрос, учитывая те этапы развития (онтогенеза), на которых в данный момент находился организм. Иными словами, нам пришлось столкнуться с рядом общебиологических вопросов, которые мы по мере возможности старались решить.

Перегрев и обезвоживание изучались на самых различных представителях растительного мира (синезеленые, аэрофитные зеленые водоросли, лишайники, мхи, покрытосеменные дикорастущие и культурные растения). Особенное внимание мы уделили сельскохозяйственным культурам и их продуктивности в зависимости от характера засухи и их засухоустойчивости. Для физиологов растений и селекционеров значительный интерес представляют вопросы диагностики жаро- и засухоустойчивости растений, которые также получили отражение в данной книге.

Основное внимание мы всегда обращали на адаптационные возможности растения к обезвоживанию и перегреву. На основании этого изучения мы разработали метод предпосевного закаливания растений против засухи, а также метод повышения вязкости цитоплазмы и жароустойчивости действием слабого раствора хлористого кальция. Разработанный нами метод предпосевного закаливания против засухи оказался очень хорошей моделью для сравнительного изучения вопросов жаро- и засухоустойчивости. Кроме того, мы уделяли большое внимание разработке методов диагностики засухоустойчивости как для целей физиологии растений, так и для селекции. Мы считаем, что для селекции имеют

большое значение работа с целым растением, в частности с семенами и плодами (зерновки, семянки), и диагностика по отдельным органам (листьям) на разных этапах их онтогенеза. Начались все эти исследования на кафедре физиологии растений Пермского государственного университета и в лаборатории физиологии растений Биологического научно-исследовательского института при том же университете и продолжались в лаборатории засухоустойчивости Института физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, а также в организованных институтом экспедициях в аридные зоны нашей страны. В течение нескольких лет исследования также проводились на кафедре ботаники Московского областного педагогического института им. Н. К. Крупской.

В заключение мне хочется тепло поблагодарить моих многочисленных сотрудников и учеников за большую помощь в работе.

ВВЕДЕНИЕ

Книга представляет результат работы коллектива лаборатории, который занимался изучением физиологии жаро- и засухоустойчивости растений. Естественно, что за время работы менялись как методы исследования, так и некоторые подходы к изучаемым вопросам. Однако общее направление, носившее всегда биологический характер, оставалось примерно тем же самым.

Хотелось бы начать наше изложение с тех общих вопросов, которые должны лежать в основе изучения устойчивости растений. Первым таким вопросом мы считаем изучение тех защитно-приспособительных реакций, которые возникают в растениях под влиянием неблагоприятных условий существования. В настоящее время очень популярно учение канадского исследователя Селье [1960, 1972, 1979], который ввел понятие стресса в область медицины. Оно стало широко употребляться и в физиологии растений. Считаем необходимым рассмотреть, насколько это понятие приложимо к растению, у которого отсутствует нервная система и те эмоциональные и другие реакции психического порядка, которые сопровождают это явление.

Селье [1979] следующим образом определяет это понятие: «Стресс есть неспецифический ответ организма на любое предъявляемое ему требование» (с. 27). Приведенное определение как будто бы удовлетворяет возможности его применения для растений. Однако, знакомясь глубже с понятием стресса, мы встречаемся с некоторыми затруднениями в его непосредственном применении к растениям. Прежде всего стресс в понимании фитофизиологов есть некоторое нарушение, вызываемое неблагоприятными условиями. По Селье, стресс является не только нужным, но даже необходимым условием жизни. Без стресса наступает смерть. Вредоносный или неприятный стресс автор называет дистрессом. Селье [1972] отмечает трехфазную природу приспособляемости организмов: 1) фаза тревоги; 2) фаза сопротивления; 3) фаза истощения. Если фаза истощения будет длиться продолжительное время, то наступает смерть. Селье отмечает, что одна и та же реакция на стресс приводит к различным поражениям. Это обстоятельство связано со следующими особенностями: 1) качественно различные раздражители равной стрессорной силы не обязательно вызывают одинаковый синдром (набор признаков) у людей; 2) даже один и тот же раздражитель может привести к различным поражениям у разных людей. Как видим, Селье применяет свое учение о стрессе исключительно для человека с его нервно-эмоциональной природой.

Несомненный интерес представляют мысли Селье о постоянстве внутренней среды организма. По его мнению, гомеостазис организма поддерживается двумя основными типами реакций: 1) синтоскопической (от греческого слова *syn* — вместе) и 2) катоскопической (от греческого слова *kata* — против). Таким образом, организм или сосуществует с соответствующими нарушениями (синтоскопические реакции), или их уничтожает (катоскопические реакции). В связи с этими представлениями Селье [1972] устанавливает новое понятие гетеростаза, т. е. некоего нового состояния внутренней среды (гомеостаза). В этом состоянии необходимо помочь организму повысить свои собственные синтоскопические и катоскопические реакции путем введения соответствующих лекарственных препаратов.

Постараемся из всего вышеизложенного выяснить, можно ли применять учение Селье к растительному миру. Естественно, что эти понятия надо как-то изменить. Прежде всего надо отметить, что само понятие стресса было применено к растительному миру неправильно. Однако в физиологии растений оно стало очень широко применяться и вряд ли целесообразно его отклонять. Все же следует разобраться в том, как его можно применять. Мы предлагаем заменить слово «стресс» словом «фитостресс», понимая под ним реакцию растения на любые отклонения от нормы. Необходимо также понимать, что фитостресс состоит не только из неспецифических реакций, но включает в себе и специфические ответные защитно-приспособительные реакции. Фитостресс отличается от стресса и дистресса, в понимании Селье, тем, что растение лишено нервных и эмоциональных реакций из-за отсутствия нервной системы. На основании наших многолетних работ по физиологии устойчивости мы отметили существование не только общих, но и специфических ответных защитно-приспособительных реакций растений на неблагоприятные экстремальные условия. Гомеостазис растения благодаря им поддерживается, хотя и на другом уровне. В работе Б. Н. Строгонова [1962] хорошо показано, что процесс приспособления к сульфатному или хлоридному засолению идет неодинаково и часто здесь можно видеть противоположную реакцию. Например, на сульфатном засолении транспирация у растений возрастает, а на хлоридном — снижается. В отношении приспособительной реакции растения Штокер намечает две фазы: 1) фаза реакции и 2) фаза реституции. При сильном воздействии, когда растение не в состоянии удерживать свой гомеостазис, наступает стадия необратимого повреждения и гибели. Таким образом, организм, скорее, имеет три фазы реакции. Однако фаза необратимого повреждения уже выходит за рамки приспособляемости и происходит уже летальное действие неблагоприятных факторов. Переход от гомеостаза к гетеростазису, т. е. приспособление к новому уровню внутренней среды, вполне приложим к растительному миру. Син-

тоскопические и катоскопические реакции разыгрываются в случаях симбиоза в разных его направлениях, начиная от сбалансированного симбиоза до симбиоморфоза у лишайников [Генкель, 1977].

Таковы наши соображения по поводу учения Селье [1979] о роли стресса в приспособляемости растений, т. е. действия фитостресса. В нашей работе мы уделяем очень большое внимание адаптационным реакциям растений. Селье [1960] высказывается об адаптационных приспособлениях организма как о наиболее отличительной черте жизни. Лабильность и способность адаптироваться к изменениям окружающей среды мы и называем жизнью. Потеря их означает смерть. Адаптационные приспособления под влиянием окружающих условий вызывают в растительном организме весьма существенные изменения. На любое воздействие растительный организм отвечает целым веером защитно-приспособительных реакций, состоящих как из общих (неспецифических), так и специфических процессов. Особенно важно для фитофизиолога разобратся в этом сложном комплексе и, опираясь на протекающие в растении биохимические и физиологические процессы, принять надлежащие меры для усиления ответных защитно-приспособительных реакций и одновременно подавить процессы, оказывающие отрицательное влияние на растение. Как пример сильно действующего влияния мы подробно рассматриваем возможность повышения жаро- и засухоустойчивости растений методом предпосевного закаливания их против засухи. Используя высокую пластичность и адаптационную способность мезофитов, к которым принадлежит огромное большинство культурных растений, адаптируя их к засухе, мы вызываем глубокую физиологическую перестройку и переход растения в состояние гетеростаза и благодаря этому значительно повышаем их продуктивность в аридных условиях. Это дает в руки исследователя еще одно значительное преимущество, а именно позволяет сравнивать контрольное растение с закаленным, т. е. растением, не прошедшее адаптацию к неблагоприятным условиям (повышенной температуре и обезвоживанию), и закаленное, т. е. адаптированное к этим неблагоприятным условиям. Таким образом, сравнивая эти два растения, мы получаем в руки исключительную возможность изучать повышенную устойчивость не только на одном и том же виде растения, но и на одном и том же сорте. Это преимущество, к сожалению, еще очень мало используется фитофизиологами, и сравнительные физиологические исследования терпят от этого значительный ущерб, тем более что, например, закаливание к солям позволяет значительно поднять солеустойчивость на хлоридном, сульфатном и карбонатном засолениях [Генкель, 1954, 1960; Генкель, Иваницкая, 1967 (см. Генкель, 1946)]. В результате и здесь мы имеем возможность проводить сравнительное изучение солеустойчивости на

одном и том же виде и сорте различных сельскохозяйственных растений. Не заменяя агротехнических, селекционных и мелиоративных мероприятий, предпосевное закаливание к засухе и предпосевное солевое закаливание для повышения солеустойчивости помогают увеличить продуктивность сельскохозяйственных растений в аридных условиях и в условиях разнокачественного засоления почвы. Вспомним, что в аридных зонах Средней Азии имеются засоленные и заболоченные почвы. Предпосевное закаливание повышает способность растения лучше переносить не только обезвоживание, но и перегрев и поэтому может применяться и в богарных условиях, и на орошаемых землях. Таково, с нашей точки зрения, значение предложенных методов для сельского хозяйства.

Изучая явление жароустойчивости у растений, т. е. влияние температур, мы выделяем из него понятие о гелиоустойчивости, а именно о действии прямой солнечной радиации на них, и способы защиты, связанные с целым рядом приспособлений, и в частности с фототаксисом хлоропластов.

Большое значение для изучения возникновения тех или иных защитных приспособлений мы придавали историческому подходу, т. е. эволюционному учению, без привлечения которого нельзя разобраться в отдельных особенностях физиологии и экологии некоторых свойств и приспособлений в растительном мире. В этом направлении мы подчеркнули значение взглядов Ф. Д. Сказкина [1940] по критическому периоду как рекапитуляции, связанной с процессом оплодотворения. Мы поддерживаем точку зрения на группу мезофитов как на основную, давшую начало развитию гигрогенеза, ксерогенеза и галогенеза в мире растений. Не разделяя взглядов на единую физиологическую устойчивость, мы развили представления о сопряженной и конвергентной устойчивости. Нами выдвинуто новое представление о гомеостазисной воде.

Большое внимание в нашей монографии мы уделяем проблеме криптобиоза (анабиоза) при обезвоживании растений. В нашей лаборатории были установлены некоторые физиологические причины, способствующие переходу пойкилоксерофитов в криптобиоз, обуславливающие процесс гелефикации протоплазмы. Пойкилоксерофитные растения не обнаруживают адаптационного синдрома Селье в связи с тем, что для них обезвоживание является не патологией, а нормой реакции, возникшей в процессе филогенеза. Однако и у пойкилоксерофитов при наступлении неблагоприятных для них условий происходит образование адаптационного синдрома, в результате которого происходят повреждение и даже гибель. При очень быстром обезвоживании происходят нарушения в ходе некоторых физиолого-биохимических процессов у пойкилоксерофитов. На основании нашей трактовки об обезвоживании пойкилоксерофитов как норме их реакции, сложив-

шейся в филогенезе, многое становится совершенно ясным. Мы считаем, что столь быстрое обезвоживание не имеет места в природе и не входит в норму реакции этих растений. При быстром действии неблагоприятного фактора (обезвоживания) происходят повреждения, которые могут дать летальный конец. Мы [Генкель, Пронина, 1968] уже отмечали, что для этих растений сильное обезвоживание до воздушно-сухого состояния является не патологией, а нормой реакции. Способность переходить в криптобиоз связана с сохранением энергетически полноценного дыхания у пойкилоксерофитов и переходом содержимого клетки в гель. Таким образом, этим фактом удалось приоткрыть завесу над проблемой перехода растений в криптобиоз, которая в течение 250 лет не находила объяснения. На основании своих работ с семенами и зерновками, а также литературных данных мы пришли к выводу о том, что созревшее семя находится не в состоянии покоя, а подобно пойкилоксерофитам, в состоянии криптобиоза. У древесных растений семена переходят из криптобиоза в органический покой в процессе стратификации. Семена и плоды большинства культурных травянистых растений проходят органический покой до вхождения в криптобиоз. Из этой новой концепции следует, что семена растений необходимо хранить не в состоянии органического покоя, а в криптобиозе. В состоянии криптобиоза семена лучше переносят длительное хранение.

Результаты проделанной нами работы позволили понять многие стороны жизни растений и их приспособления к неблагоприятным условиям среды, а также дали возможность разработать новые методы диагностики и повышения жаро- и засухоустойчивости сельскохозяйственных растений и оценить некоторые мероприятия, предложенные в новых системах агротехники и земледелия.

Вот те основные положения, развиваемые нами в предлагаемой читателю книге. Более подробные сведения о полученных результатах можно узнать непосредственно из приведенных в книге данных. Не все, конечно, изучено нами одинаково подробно, но мы считаем, что некоторые предположения могут быть полезны для дальнейшего экспериментального изучения вопросов устойчивости растений и последующие исследования должны подтвердить или опровергнуть некоторые предложенные нами теоретические представления. Однако общую концепцию о возможности диагностировать и значительно повышать жаро- и засухоустойчивость, а также и солеустойчивость к разнокачественному засолению мы считаем строго доказанной, но, конечно, не исключаем дальнейшего совершенствования как методики закаливания, так и изучения механизмов самого процесса. Таковы в общих чертах те задачи, вопросы и проблемы, которые мы пытались поставить и решить в предлагаемой монографии.

ЗАСУХА И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ

Как известно, засухой называется явление, связанное с циркуляционными процессами в атмосфере под влиянием солнечной радиации, которая нагревает гидросферу, литосферу и атмосферу, в результате чего, а также благодаря вращению Земли возникают циклоны и антициклоны, которые приносят дождливую и засушливую погоду. В. Г. Ротмистров [1913] характеризует засуху как бездождный период, приводящий к исчерпанию усвояемой растением влаги. В этом понимании засухи совершенно упущено влияние температуры, которая также играет немаловажную роль при засухах.

А. А. Каминский [1934] пришел к выводу, что типичной особенностью засухи является устойчивое повышение температуры воздуха в дневные часы (13 ч) на $0,5^{\circ}$ в сутки, что в случае длительного отсутствия осадков может привести к большому повышению температуры, особенно в южных широтах, — выше 40° . Таким образом, А. А. Каминский учел влияние температуры, но игнорировал влияние засухи на растение. В словаре С. П. Хромова и Л. И. Мамонтова [1955] засуха определяется следующим образом: «Длительный период весной или летом с осадками значительно ниже нормы при повышенных температурах воздуха, в результате чего иссякают запасы влаги в почве (путем испарения и транспирации) и создаются неблагоприятные условия для нормального развития растений, а урожай полевых культур снижается или гибнет» (с. 131). В этом определении отмечено влияние температуры, первичность атмосферной засухи и снижение урожая, но совсем игнорируется снижение относительной влажности воздуха или, лучше сказать, дефицита насыщения воздуха парами воды, играющей значительную роль в увеличении транспирации растений.

А. А. Каминский (см.: [Генкель, 1946]) различает два типа засухи на территории нашей страны: 1) засухи, связанные с областями высокого давления в южной части стационарных антициклонов, характерные для Юго-Востока, Зауралья и Западной Сибири, и 2) засухи, связанные с областями пониженного давления при наличии к северу от них антициклона. Последний тип засухи характерен для Средней Азии. Кроме того, засухи могут сопровождаться суховеями. А. А. Каминский показал, что в большинстве случаев суховеи совпадают с антициклоном. Под суховеем метеорологи понимают ветер с высокой температурой и низкой относительной влажностью воздуха (с большим дефицитом влажности). По определению других авторов [Хромов, Мамонтов, 1955], суховеи — это ветры по периферии антициклона, занимающего данный район. А. А. Каминский и некоторые дру-

гие авторы [Руденко, 1958] совершенно не касаются явления мглы, которая, несомненно, усиливает отрицательное действие засухи.

Одним из первых на явление мглы обратил внимание П. А. Сафонов [1908], который считал, что мгла влияет на растение путем усиления испарения. В результате этого происходит иссушение растения. П. А. Сафонов, однако, отмечает прямую зависимость действия мглы от температуры воздуха и почвы, силы ветра и отчасти влияния пыли, носящейся в воздухе, т. е. признает комплексный характер ее влияния. Все же он считает мглу фактором иссушения растения.

В словаре С. П. Хромова и Л. И. Мамонтова [1955] мгла характеризуется следующим образом: «Более или менее сильное помутнение воздуха взвешенными в нем частичками пыли, дыма, гари» (с. 205).

В своей работе Г. Т. Селянинов [1958] отмечает, что бездожде, сопровождающееся повышенной температурой, значительно превышающей климатическую норму, является основной метеорологической характеристикой атмосферной засухи. В то же время низкую относительную влажность он считает явлением, ей сопутствующим. Он отмечает, что в 1938 г. в Ленинграде средняя температура июля превышала 21° , а максимальная — 30° , т. е. соответствовала температуре южных широт. Г. Т. Селянинов указывает на наличие холодных весенних засух в тот период, когда яровые культуры только начинают вегетировать и их корневая система располагается в верхнем слое почвы. В связи с этим подобные засухи могут быть очень губительными. Г. Т. Селянинов отмечает, что для них, как и вообще для всех видов засух, характерно проникновение воздушных масс с севера, оформленных в антициклонах, которые являются основным засухообразующим фактором. Значение полярных масс воздуха для возникновения засухи в Западной Сибири было отмечено в наших работах [Генкель, 1946].

Метеорологи предлагали ряд показателей для более объективного суждения о засухах. Таковым, например, является гидро-термический коэффициент (ГТК) Селянинова. Он предложил в качестве показателя увлажнения вегетационного периода отношение количества осадков (в мл) к сумме температур (осадки/ $0,1\Sigma t$), Г. Т. Селянинов рекомендует производить вычисления по средним месячным данным за время, когда средняя месячная температура воздуха равна $8-10^{\circ}$ и выше.

Показатель увлажнения, предложенный Г. Т. Селяниновым, согласуется с ботанико-географическими зонами. Показатель $1,3-1,1$ характеризует лесную зону, $1,0-0,8$ — лесостепную, $0,8-0,6$ — степную, $0,5-0,3$ — полупустынную и менее $0,3$ — пустынную [Смирнов, 1958]. Наблюдается тесная связь между показателем увлажнения и урожайностью. Максимальному уро-

жаю соответствует показатель увлажнения 1,2. По данным А. М. Алпатъева [1955], при показателе 0,7—0,6 (за 8 декад вегетации) урожай яровых хлебов в среднем снижается на 20—25% от средней его величины. Хотя Е. Т. Селянинов [1928] и признавал значение влажности воздуха, но свое отражение она получила в формуле, предложенной Н. Н. Ивановым [1941]: испаряемость $E_m = 0,0018 (t - 25)^2 (100 - f)$, где t — температура воздуха, f — относительная влажность воздуха. Таким образом, в предложенной формуле дается уже связь засухи с испаряемостью, дефицитом влажности и температурой. Мы хотели бы подчеркнуть, что повреждение растений от повышенной температуры — жароустойчивость — тесно связана с их способностью переносить перегрев. Особенно с этим фактором приходится считаться земледельцу в орошаемых условиях, где небольшая задержка с поливом может вызвать быстрый перегрев растения и сильное снижение продуктивности в связи с недостаточной жароустойчивостью растения.

В монографии И. Е. Бучинского [1970], кроме влияния засухи, большое внимание уделено пыльным бурям. Мы остановимся только на вопросах, относящихся к засухам. Большое значение представляет, с нашей точки зрения, приложение, в котором отмечены материалы летописных и других источников о засухах на русской равнине с XI по XVIII в. Интересны и подробные описания ряда сильных засух (в 1891, 1896, 1901, 1924 и других годах). Автор рассматривает отдельно весенние, летние и осенние засухи и суховеи. Он предложил свой собственный критерий оценки засухи — плевнотермический коэффициент (ПТК): отношение суммы осадков к сумме месячных температур за тот же период. Так как между ПТК и ГТК имеется прямая связь, то отношение этих величин будет относиться как 1 : 3, т. е. величина ПТК больше ГТК в 3 раза. Если А. М. Алпатъев [1958] принял ГТК 0,6—0,7 за критерий засухи, то ПТК равна при округлении двум. Автор рассматривает также вопросы колебания климата и приходит к выводу, что начало очередного похолодания после 1940 г. смещается к югу. Он считает, что период потепления на Украине еще не закончился, но имеются признаки похолодания. А. Е. Бучинский уделяет много внимания проблеме борьбы с засушливыми условиями, он подчеркивает положительное значение черного пара в более засушливых частях Украины, влияние лесных полос и орошения, а также рассматривает и способы борьбы с дефляцией.

Я. И. Фельдман и Л. А. Чубуков [1955] дают характеристику погоды и климата засушливых районов в зональном разрезе от европейской и западносибирской лесостепи до суровых пустынь Средней Азии. Авторы применили метод выражения многолетнего режима погоды, т. е. климата, с помощью комплексов одновременно наблюдаемых метеорологических элементов по системе,

предложенной Е. Е. Федоровым. По этому способу вся погода суток подразделяется по определенным градациям на типы погоды, а последние — на 16 классов. Для нас представляют интерес типы сухойейно-засушливой погоды, приводимые в их работе (табл. 1).

Нельзя, однако, согласиться с авторами по поводу благоприятного действия слабых суховеев на хлопчатник, тем более что это мнение не подкреплено ими какими-либо конкретными материалами. Я. И. Фельдман и Л. А. Чубуков рассматривают основные черты климата засушливых районов, приводят таблицу повторяемости суховеев в засушливых районах СССР, а также характеризуют особенности погоды по сезонам года в различных аридных районах нашей страны. Они выдвигают ряд положений о влиянии некоторых мероприятий для улучшения климата (орошение, снегозадержание, посадки лесных полос и другие агротехнические мероприятия). Авторы цитируют слова А. И. Воейкова о возможности влияния человека на климат: «Исходя из несомненной истины, что человек не может ни повлиять на солнечную радиацию, ни изменить распределение обширных воздушных течений, поторопились о том, что его влияние или же не существует вовсе или крайне ничтожно, но не отдали себе отчета в том, что вопрос идет о нижнем слое воздуха, условия которого находятся в значительной степени под влиянием человека» (цит. по: [Фельдман, Чубуков, 1955, с. 68]). В этой связи представляют большой интерес исследования Б. Л. Дзердеевского [1953] по изучению микроклимата, проведенные им в Прикаспийской низменности: 1) на орошаемом участке площадью 19 га; 2) у берега пруда такой же площади; 3) среди неорошаемого участка лесопосадок; 4) среди открытой сухой степи. Микроклиматические наблюдения заключались в измерении температуры воздуха и его влажности на высоте 20 см и 150 см от поверхности почвы. Наибольшие различия были отмечены между орошаемым участком и участком в открытой степи, расположенным в 15 км от первого. На орошаемом участке на высоте 20 см в дневную часть суток разница в температуре была ниже на 3–6°; на высоте 150 см она была ниже всего на 3°. Максимальные раз-

Таблица 1. Типы сухойейно-засушливой погоды [Фельдман, Чубуков, 1955]

t, °C	Относительная влажность, %	Интенсивность действия	t, °C	Относительная влажность, %	Интенсивность действия
22,5–27,5	21–40	Слабая	27,5–32,5	0–20	Сильная
27,5–32,5	41–60		32,5–37,5	21–40	
22,5–27,5	0–20	Средняя	32,5–37,5	0–20	Жестокая
27,5–32,5	21–40		37,5–42,5	0–20	Крайне жестокая
32,5–37,5	41–60				

личия в относительной влажности наблюдались в утренние и вечерние часы. Относительная влажность на высоте 20 см была выше на орошаемом участке на 11–30%, а на высоте 150 см — до 15%. Автор отмечает, что орошение в Прикаспийской низменности приводит к важным изменениям погоды. Так, например, в первой половине августа в сухой степи 15% случаев составляла слабосушевая погода, а на орошаемом участке ее не было. Случаи умеренно засушливой погоды составляли в сухой степи 60%, а на орошаемом участке — всего 40%. Случаев незасушливой погоды на орошаемом участке было на 30% больше, чем в сухой степи. Таким образом, можно считать, что воздействовать на микроклимат вполне возможно. Это имеет большое практическое значение для сельского хозяйства. Представляют интерес и данные Я. И. Фельдмана и Л. А. Чубукова [1955], что в оазисах Средней Азии не наблюдается трех видов суховеев (крайне жестоких, жестоких и сильных).

В. М. Обухов [1949] дал характеристику урожаев ряда культур (рожь, яровая и озимая пшеницы) в зависимости от метеорологических факторов. Весь материал основан на использовании многолетних данных, тщательно обработанных методами математической статистики. Некоторые полученные им выводы и сейчас представляют несомненный интерес. Автор составил интегральный показатель T_6 , имеющий прогностическое значение для определения величины урожая. Показатель этот имеет высокий коэффициент корреляции (до 0,811) и характеризует особенности динамики температур осени, зимы и ранней весны. Наиболее важными выводами автора нам кажутся следующие. В. М. Обухов подчеркнул решающее значение метеорологических факторов в дореволюционные годы: при низкой агротехнике урожай зависел от весенне-летней погоды (степень засушливости), наблюдался параллелизм между колебаниями урожаев и метеорологическими показателями, предшествующими весенним и летним месяцам. Для ряда районов и отдельных культур он установил значение весенних и летних осадков, показал, что при высоком уровне агротехники в засушливые годы можно получить урожай яровой пшеницы, равный или даже несколько больший, чем в лучшие годы с тех же полей при посредственной агротехнике.

М. С. Кулик [1966] критерием засушливости принимает иссушение пахотного слоя почвы. Декады, в которых запасы влаги в этом слое почвы менее 20 мм, относятся к засушливым, а менее 10 мм — к сухим.

Г. П. Дубинский [1957] объединяет понятие засухи и суховея и предлагает единый энергетический подход к их оценке. Критерием он принимает коэффициент теплового обмена (КТО), представляющий отношение затрат тепла на испарение к затратам тепла на турбулентный обмен по формуле теплового баланса. Последнее предложение используется при мелиорации земель на

Украине для орошения. Автор отмечает средние, сильные и очень сильные засухи. При средних урожай падает до 25% (ГТК=0,5–0,6), при сильных — до 50% (ГТК=0,4–0,5), очень сильных — до 50% от многолетнего среднего.

Правильное, с нашей точки зрения, определение засухи дает А. М. Шульгин [1978], который учитывает не только отсутствие осадков, но и высокие температуры воздуха: «Засуха — явление, происходящее в почве и атмосфере, которое возникает при длительном отсутствии осадков, высоких температурах воздуха в сочетании с большой испаряемостью, в результате чего нарушается водный баланс и растения резко снижают свою продуктивность» (с. 105).

Г. В. Руднев [1978] дает наиболее подробное описание засух с учетом повышенных температур и их влияния на растения, с учетом фаз развития, на которые засуха влияет неодинаково. К сожалению, и для этой работы характерно очень небольшое использование физиологической литературы о характере повреждений от действия обезвоживания и перегрева и учитываются лишь падение урожайности и метеорологические условия повреждений.

Мы давно [Генкель, 1946] обратили внимание на чувствительность растения к быстрому (внезапному) наступлению атмосферной засухи. В резко континентальном климате Западной Сибири внезапные перепады температуры наблюдаются довольно часто. Они в ряде случаев связаны с падением температуры или ее повышением. Вот эти нарушения и могут вызвать сильные повреждения растений. Иными словами, растения не успевают в столь непродолжительный срок адаптироваться к изменившимся условиям и пройти процесс закалывания к этим факторам. Это особенно сказывается на орошаемых культурах. По данным Ф. Д. Сказкина [1933], орошаемые культуры особенно чувствительны к атмосферной засухе. Из сказанного следует, что определяющим моментом повреждения и гибели растений от внезапно наступившей засухи будет в значительной мере не только абсолютная, но и относительная величина изменения факторов. Другими словами, повреждение и гибель растений будут зависеть от степени их закаленности в период, предшествовавший засухе, и самого размаха скачка (главным образом падения относительной влажности и повышения температуры) в течение одного или нескольких дней, а затем, конечно, и от абсолютных величин напряжения тех же факторов. В качестве примера можно привести результаты наблюдений В. Р. Заленского [1921] над мглой. За один день среднесуточная относительная влажность снизилась на 27%, а за следующие сутки — более чем на 50%. Среднесуточная температура воздуха возросла на 6°. Наблюдался запад, т. е. побеление, пожелтение и побурение листьев. Аскинази (см.: [Цубербиллер, 1959]) называл это сухим зноем. Е. А. Цубербиллер [1959] от-

мечает, что это было воспроизведение «скачкообразного» изменения температуры, на которую мы указывали [Генкель, 1946].

Суховеи неодинаковы в разных районах нашей страны. Критерии их несколько различаются в Поволжье, Казахстане или Средней Азии [Руднев, 1978]. В табл. 2 даны различные типы суховеев.

Е. А. Цубербиллер различает несколько режимов суховея. В одном из них происходит подъем температуры до 35–36° (на 2° в час) и снижение относительной влажности до 15–16% (дефицит влажности 35–38 мм). У большинства растений через 2–3 ч данный режим вызывал сильные повреждения — подсыхание и пожелтение кончиков листьев. При усилении ветра происходило усиление повреждений, т. е. здесь играл роль не перегрев, а нарушение водного баланса. В другом режиме отмечен медленный подъем температуры (на 1° в час) до сравнительно невысоких пределов (25–28°) при снижении относительной влажности до 19–22% (дефицит влажности 19–22 мм) и сильным ветре (7–8 м/с). Продолжительное действие (4–10 ч) этих условий вызывает подсыхание листьев в зеленом виде. Здесь проявлялся эффект иссушения (захват). Опытными растениями служили люпин, красный перец и озимая рожь.

Последние два типа повреждений — запал (scorch) и захват (windburn) — Рид и Бартолемью (см.: [Генкель, 1946]) наблюдали в природной обстановке у цитрусовых растений.

М. С. Кулик [1952] отмечает, что среди агрономов наиболее широко распространен следующий критерий суховея: относительная влажность воздуха меньше 30%, температура выше 25° при скорости ветра 5 м/с. Следует отметить, что в отличие от большинства метеорологических работ Е. А. Цубербиллер обращает серьезное внимание на состояние растений и приводит физиологическую литературу.

Возвратимся к анализу причин возникновения суховея. М. В. Заварина (см.: Цубербиллер, 1959) рассматривает три основные точки зрения на природу суховея: а) сухой — нисхо-

Таблица 2. Значения дефицита влажности (в мм) в 13 ч, соответствующие суховеям различной интенсивности [Цубербиллер, 1959]

Интенсивность суховея	Лесная зона		Лесостепная зона		Степная зона		Полупустыня	
	Весна	Лето	Весна	Лето	Весна	Лето	Весна	Лето
Слабый	9–10	12–15	10–15	15–20	12–15	20–25	15–18	25–30
Сильный	—	20–25	—	25–30	—	30–35	—	40–50
Очень сильный	—	30–35	—	35–38	—	38–45	—	60–70

дящий поток на окраине антициклона; б) сухой — результат адвекции сухого горячего воздуха из пустынь и полупустынь; в) сухой — поток, возникающий в результате трансформации над континентом воздушных масс, поступающих с севера. Она приходит к заключению, что две первые точки зрения на природу суховея не обоснованы. По ее мнению, над Европейской территорией Советского Союза сухой возникает в результате нарушения зональной циркуляции, при усилении меридионального переноса воздушных масс, когда на территорию СССР обеспечивается наступление холодного и сухого воздуха северных широт. Она отмечает, что 85—87% суховея возникают в антициклонах (малоподвижных), длительное существование которых поддерживается потоком воздуха с севера.

Ю. И. Чирков [1979] определение засухи не дает, а приводит лишь характеристику засух и отдельно суховея. Он считает, что около 70% пахотных земель расположено в районах недостаточного и неустойчивого увлажнения. Ю. И. Чирков отмечает, что возникновение засух в 70% случаев связано с полярным антициклоном. Образованный из полярного воздуха, он характеризуется малой абсолютной влажностью, низкой температурой и большой прозрачностью. При перемещении на юг над Европейской частью и Западной Сибирью воздух нагревается и становится сухим, при этом осадки не выпадают и начинается засуха. Движение воздуха в антициклонах идет по часовой стрелке, в связи с этим на южной периферии антициклона в Европейской части суховея имеют юго-восточное направление. В Западной Сибири суховея могут иметь юго-западное, а в Средней Азии — северное направление. Особенно сильные засухи приносит совместное влияние полярного и атлантического антициклонов. Таковы были чрезвычайно сильные засухи в 1921, 1946, 1972 и 1975 гг.

А. В. Процеров (см.: [Чирков, 1979]) предложил следующие показатели интенсивности засухи: слабая — снижение урожая на 20%, сильная — на 20—50%. Он приводит меры борьбы с засухами: орошение, снегозадержание, чистые пары, своевременное закрытие влаги весной, безотвальная вспашка, полезащитное лесоразведение и ряд других приемов.

О. А. Дроздов [1980] ставит задачу установить периодичность наступления засух на Европейской части территории нашей страны. Он приводит ценный перечень засух, записанных в летописях начиная с 994 г. О. А. Дроздов отмечает сложность изучения засух и их временной структуры, так как в ряде случаев наблюдается сходство структур, а в ряде случаев оно не обнаруживается. Мы считаем очень важным вывод автора о влиянии антропогенного фактора на развитие весенней атмосферной засухи. О. А. Дроздов отмечает, что мероприятия по задержанию влаги в почве, которые себя вполне оправдывают, вызывают уменьшение испарения с поверхности почвы, что и ведет к не-

которой аридизации атмосферы в весенний период. Испарение, по данным О. А. Дроздова, уменьшается для Европейской территории страны на 17%. Однако это уменьшение влажности воздуха, несомненно, компенсируется большим содержанием воды в почве от правильной агротехники, что улучшает произрастание сельскохозяйственных растений на почвах, где проведены влагозащитные мероприятия. Изучая соотношение между почвенной и атмосферной засухами, мы отмечали [Генкель, 1946], что засуха начинается сначала как атмосферная, а затем переходит в почвенную. Между обоими видами засух имеется определенная взаимосвязь. Почти вся литература, посвященная почвенной засухе, имеет один чрезвычайно важный недостаток: почвенная засуха рассматривается изолированно от атмосферной. В природной же обстановке наблюдается совершенно другая картина, в этом случае атмосферная засуха всегда предшествует почвенной и нельзя рассматривать их изолированно друг от друга. Последнее возможно лишь в случае, если атмосферная засуха наблюдается при высокой влажности почвы, например в условиях орошения, т. е. при фактическом отсутствии почвенной засухи. Тем не менее при наличии обоих видов засухи один из них может играть ведущую роль, что необходимо принимать во внимание в каждом конкретном случае.

В зависимости от водоснабжения растения проявляют неодинаковую устойчивость к атмосферной засухе. Лучший водный баланс растения обуславливает более интенсивную транспирацию и соответственно меньшее повреждение от атмосферной засухи. Таким образом, между содержанием доступной воды в почве и действием атмосферной засухи существует очень тесная зависимость. По нашим наблюдениям, в Троицком лесостепном заповеднике в 1934 г. растения пшеницы росли в течение июня в благоприятных условиях, в этом месяце выпало 58,8 мм осадков вместо обычных 54,9 мм, средняя температура в 13 ч была 19,5° вместо средней многолетней 22,3°, а относительная влажность воздуха 51,5% вместо многолетней 46%. Мглу мы наблюдали 12 и 13 июля. В 13 ч 12 июля наблюдались следующие величины напряжения метеорологических факторов: $t = 27,9^\circ$, относительная влажность 28%, а 13 июля — 30,4 и 40% соответственно. В результате двухдневного влияния мгла сказалась на повреждении колосьев яровых пшениц 'Мильтурум 321' и 'Цезиум 111' следующим образом: на черноземе повреждено 23,3%, на глубоко-столбчатом солонце — 44,3, а на корково-столбчатом — 58,7% растений. Естественно, что там, где был ухудшен водный режим растений, повреждение было сильнее, на черноземе оно было меньше, чем на глубоко-столбчатом солонце, а на нем меньше, чем на корково-столбчатом, где наблюдался более напряженный водный режим пшеницы.

По вопросу о мгле до работ В. Р. Заленского (см.: [Генкель, 1946]) в физиологии растений не было четкого представления об этом явлении. В исследовании 1921 г. В. Р. Заленский установил, что от действия высокой температуры в термостате растения всех исследованных им 45 видов необратимо открывали свои устьица.

По нашим наблюдениям, у яровых пшениц сортов Мильтурум 321 и Цезиум 111 27 и 28 июля в 13 ч во время мглы было следующее состояние устьиц (определенное по методу Молиша):

Тип почвы	Степень отомкнутости устьиц
Чернозем	Бензол проникает хорошо
Глубокостолбчатый солонец	Бензол проникает слабо
Среднестолбчатый солонец	Ксилол проникает слабо
Корково-столбчатый солонец	Ксилол проникает средне

Как видно из этих данных устьица были открыты средне (бензол) или слабо (ксилол) во время мглы и открыты тем сильнее, чем лучше водный режим почвы. Они сильнее были открыты у растений на черноземе, а слабее — на среднестолбчатом солонце, где складывается наихудший водный режим. На корково-столбчатом солонце водный режим наиболее благоприятен в связи с близостью грунтовых вод (1,5–2 м). Но на этой почве, однако, наиболее значительно сказывается засоление. Во всяком случае, во время мглы в Троицком лесостепном заповеднике в 1935 г. донник (*Melilotus alba*), посеянный нами на солонцах, имел закрытые устьица и не пострадал от мглы, а люцерна (*Medicago sativa*) имела слегка приоткрытые устьица и была несколько повреждена. У нее пожелтели нижние листья.

Работы В. Р. Заленского имели очень важное значение для дальнейшего развития проблемы, хотя не все его наблюдения и подтвердились. В. Р. Заленский выступил со своими работами в то время, когда проблема жароустойчивости не была достаточно ясно поставлена, хотя ряд наблюдений в этой области был уже сделан. Пожалуй, лишь после работы Губера [Huber, 1932] и работ Н. А. Хлебниковой (см.: [Генкель, 1946]) и В. Ф. Альтергота [1937], т. е. представителей школы А. А. Рихтера, понятие жароустойчивости вошло в физиологию растений. Обсуждая губительное действие мглы на растения, В. Р. Заленский высказал предположение, что очень мелкие твердые частицы, во множестве взвешенные во время мглы, нагреваясь солнечными лучами, становятся как бы очагами для прилегающих к ним слоев воздуха и способствуют еще большей ненасыщенности последнего влагой. Мы несколько иначе трактуем действие мглы. По нашему мнению, все же здесь превалирует не иссушение, а повышение температуры.

Учитывая роль метеорологических факторов и состояние растений, мы предлагаем следующее определение засухи как биометеорологического явления: *засуха характеризуется длительным, а иногда и кратковременным бездождным периодом, повышенной температурой воздуха, увеличением дефицита насыщения влажности воздуха, что вызывает усиление испарения и транспирации, в результате чего происходит обезвоживание и перегрев растений, вызывающие их повреждение, снижение продуктивности, а в ряде случаев не только повреждение, но и гибель растений.* Следовательно, засуха существует как метеорологическое явление, но давно уже было высказано, что без того объекта, на который она действует, т. е. растений, очень трудно судить об ее интенсивности и продолжительности. В этом направлении можно отметить мнение Т. А. Красносельской-Максимовой (см.: [Генкель, 1946]), А. М. Алпатьева и В. Н. Ивановой [1958], В. М. Обухова [1949], которые предложили степень засушливости оценивать на основании корреляционного анализа связи гидрометеорологических показателей с урожайностью. В этом же направлении идет и работа В. П. Дмитренко [1978], в которой совершенно правильно учитывается суммарный коэффициент продуктивности, солнечная радиация, температура воздуха и осадки. Наиболее уязвимым местом в этой концепции является относительная урожайность данной культуры. Автор принимает ее за постоянную величину, в то время как она может сильно меняться от ряда условий, не зависящих от гидротермического режима (например, от влияния удобрений и ряда агротехнических мероприятий, потенциальной продуктивности сорта и некоторых других причин). По данным В. П. Дмитренко, уровень урожая в большинстве случаев невысок. Все же его данные представляют несомненный интерес, так как дают возможность оценить связь урожайности с различной силой засухи. Недостатком этой работы, как и многих других, является некоторая пассивность, так как в центр внимания ставится диагностика неблагоприятного влияния засухи, а не мероприятия к ее преодолению. Все же следует оценить достигнутое как весьма положительное явление.

В статье А. А. Вилькенса и В. П. Дмитренко [1978] приводятся важные данные о диагностике влагозапасов в почве при засухах. Все это позволило авторам определить количество влагозапасов в разных районах засушливой части Украины и сделать важный для земледелия вывод, что на полях по чистым парам режим увлажнения был не ниже удовлетворительного, а даже с преобладанием оптимальных и переувлажненных условий.

Во всем сборнике «Засухи и урожай» [1978] наблюдается очень правильная тенденция прогнозировать засушливость условий применительно к определенным культурам (к озимой ржи, кукурузе, яровому ячменю, озимой пшенице). Т. А. Чекина

[1958] сделала интересную попытку оценить засушливость по остаточному водному дефициту применительно к кукурузе. Как известно, понятие остаточного водного дефицита было дано Л. С. Литвиновым еще в 1932 г. Т. А. Чекина ранее установила зависимость прироста растительной массы кукурузы от остаточного дефицита. Эта зависимость и была положена в основу оценки засушливых условий. Ниже приводятся данные по остаточному водному дефициту у кукурузы при различной интенсивности засухи:

Оценка условий	Значения остаточного водного дефицита, %
Благоприятные и удовлетворительные условия	0—4
Слабая засуха	4—5
Средняя засуха	5—6
Сильная (интенсивная) засуха	6—7
Чрезвычайная засуха	7 и более

В. Ф. Альтергот и С. С. Мордкович [1974] отметили два вида засухи — северную и южную. При северной засухе растение повреждается от обезвоживания, а при южной — больше от перегрева благодаря паличию повышенных температур.

С. С. Мордкович и Г. Г. Попков [1976] изучали влияние засухи разных типов (жара и засуха) на корневую систему у двух сортов пшениц — Саратовская 29 (засухоустойчивая) и Минская (незасухоустойчивая). Изучение проводилось в фазу кущения и колошения. Авторы отмечают отклонения водоудерживающей способности корней, которые, по их мнению, связаны с нарушением деятельности подземных органов. Авторы считают, что их эксперимент подчеркивает важность учета взаимодействия органов при изучении действия неблагоприятных факторов. В отношении понятия «северная и южная засуха» следует отметить, что метеорологи подчеркивают неодинаковость влияния суховея в зависимости от района. Это видно из работы Е. А. Цубербиллер [1959] и Г. В. Руднева [1978]. Следует подчеркнуть, что и в южных районах в весеннее время может наблюдаться засуха северного типа. З. Ф. Ляпшина [1978] изучала влияние погоды (по комплексному методу Е. Е. Федорова [1925]) на орошаемый хлопчатник в Каракалпакской АССР, сопоставляя урожайность хлопчатника с частотой различных типов погоды. Установлена зависимость урожая хлопка-сырца от наличия различных типов влажной и сухой погоды в мае и теплой умеренно влажной в сентябре.

Остановимся более подробно на вопросе о жароустойчивости растений, которому до настоящего времени не придавалось до-

статочного внимания. Особенно это касается селекции, где, с нашей точки зрения, недостаточно ее учитывают. В то же время жаростойкость во многом еще недостаточно изучена. Сейчас засухоустойчивость понимается как способность переносить: 1) временное или длительное обезвоживание и 2) перегрев. По нашему мнению, жароустойчивость также складывается из двух величин и состоит из способности: а) противостоять повышенной температуре окружающей среды (теплоустойчивость) и б) выдерживать действие прямой солнечной радиации (гелиоустойчивость). Обычно понятие перегрева обозначается термином «жароустойчивость», что нельзя назвать вполне правильным. Правда, в обоих случаях происходит повышение температуры тела растения, но оно особенно губительно во втором случае, так как, помимо перегрева, к нему присоединяется фотодинамическое действие прямых солнечных лучей. В качестве примера приведем следующее наше наблюдение. Тропическое растение кофе (*Coffea robusta*) устойчиво к повышенной температуре воздуха, но не обладает достаточной гелиоустойчивостью, так как сильно повреждается действием прямых солнечных лучей. Известно, что в тропиках кофе культивируется под пологом более высоких деревьев. Мы видели вполне нормальные зеленые кусты кофе под пологом акаций и красные листья кофе, культивировавшегося на прямом солнечном свете на небольшом участке. Аналогичную картину мы наблюдали у овса в полевых условиях Троицкой степи, где под влиянием солнечных лучей нижние листья растений овса приобретали красную окраску, в то время как в сушевой камере фитотрона это происходит в слабой степени. Интересно, что П. А. Сафонов [1908] отметил покраснение нижних листьев овса под влиянием мглы.

Многие растения, не обладающие достаточно высокой гелиоустойчивостью (теневыносливые), имеют ряд хорошо известных приспособлений для противостояния прямому солнечному перегреву. В этом отношении классическим объектом является кислица, которая при сильном освещении (а это бывает, когда солнечные лучи пробиваются в прогалины между деревьями) всегда складывает свои листья [Генкель, 1970]. Известно, что у многих растений, которые не могут изменить положение своих листьев, меняют свое положение хлоропласты. Нам представляется, что этот случай встречается чаще, чем это принято считать в настоящее время. Известно, что часто растение борется физиологически, путем приобретения высокой устойчивости к этому неблагоприятному фактору. Л. Н. Бабушкин [1965] отметил наличие адаптации фототаксиса хлоропластов в зависимости от интенсивности света. Он показал также, что характеристика фототаксиса хлоропластов хорошо отражает светолюбие растений, а величина светолюбия находится в пределах наследственности для данного вида.

Уменьшению инсоляции служат и приспособления у компасных растений, занимающих определенное положение к странам света, например у растения *Lactuca scariola*. Этому же служат и все многочисленные случаи вертикального расположения листьев у многих растений, что очень характерно для австралийских эвкалиптов. Несомненно, очень большую роль в повреждении растений играет не только интенсивность солнечной радиации, но и ее спектральный состав. Штокер [Stocker, 1928] указывает, что спектр солнечных лучей в пустыне существенно отличен от такового в условиях Средней Европы, и связывает это с большой сухостью и высоким содержанием пыли в атмосфере пустыни. Этим он объясняет белесоватый цвет неба в пустыне, зависящий от особых условий светорассеяния, создаваемых высоким содержанием пыли. Хельпер [Hoelper, 1926] в своей работе по физике солнечной радиации показал, что высокая влажность воздуха снижает относительное количество красных лучей и почти не влияет на сине-фиолетовую часть спектра. Большая сухость воздуха действует в противоположном направлении. К подобным же выводам относительно уменьшения инфракрасной и красной частей радиации при увеличении влажности воздуха пришел и Л. А. Иванов (см.: [Генкель 1946]). Таким образом, изменение спектрального состава света при увеличении или уменьшении влажности воздуха может сильно повлиять на перегрев растения. Нельзя также не указать на очень большую роль транспирации в противостоянии растения перегреву, особенно под влиянием прямых солнечных лучей. Специально поглощением световой прямой солнечной радиации у растений в течении ряда лет занимался М. И. Сидорин [1950]. По данным М. И. Сидорина, живые листья различных сельскохозяйственных растений поглощают примерно до 80—84% падающей на них световой солнечной радиации. Остальная часть отражается и пропускается листьями, причем отраженная световая радиация превышает пропущенную. Прямая солнечная радиация поглощается в пределах от 41 до 55%. При этом прямая солнечная радиация отражается и пропускается в равном количестве. В поглощении солнечной радиации $\frac{3}{4}$ световой и половина прямой приходится на долю хлорофилла. Анатомическое строение листа сказывается на величине поглощения солнечных лучей. Нижняя сторона листа поглощает на 12—13% солнечного света меньше по сравнению с верхней. Особенно влияют на поглощение волоски, часто расположенные на нижней поверхности, которые увеличивают альбедо. В этом случае разница в поглощении света между верхней и нижней поверхностями составляет уже 20—28%. У растений, имеющих изолатеральное строение листьев (кукуруза), поглощение световой солнечной радиации происходит одинаково как с нижней, так и с верхней стороны.

М. И. Сидорин [1950] изучал разложение хлорофилла в отмерших тканях растений и сравнивал свои результаты с данными К. А. Тимирязева, полученными с жидкими листьями, т. е. с раствором хлорофилла, извлеченного из листа. Поглощение света производилось в растворе хлорофилла в плоской кювете, равной по площади взятой поверхности листа. Полученные М. И. Сидориным результаты совпали с аналогичными данными Тимирязева. Позднее М. И. Сидорин [1953] работал в этом же направлении с убитыми листьями сои. Он сравнивал выцветание пигментов хлоропластов у убитых растений с извлеченным хлорофиллом в спиртовой вытяжке и с хлорофиллом, осажденным на фильтровальной бумаге. Автор отметил, что выцветание желтых пигментов (каротина и ксантофилла) идет быстрее, чем хлорофилла. Их повышенную чувствительность он объясняет фотоокислительной способностью хлорофилла. М. И. Сидорин показал, что на прямом солнечном свете и на ослабленном в той или иной степени выцветание подчиняется основному закону фотохимии о пропорциональности между химическим действием света и его напряженностью. Было также установлено, что наиболее активными лучами, вызвавшими выцветание, были красные лучи спектра. Ультрафиолетовые и инфракрасные лучи не принимают участия в выцветании тканей у отмерших растений. Сине-фиолетовые лучи менее активны, чем красные, и значительно более активны, чем зеленые. Иными словами, М. И. Сидорин устанавливает полную аналогию между лучами, обуславливающими фотосинтез и выцветание хлорофилла в отмерших тканях растений. Из приведенных данных следует, что положение листьев по отношению к солнечному свету не безразлично. Ориентированные под углом к прямой солнечной радиации листья уменьшают поглощение солнечной радиации и этим, несомненно, уменьшают опасность перегрева листа солнечными лучами. Анатомическое строение листьев и профильное положение хлоропластов на стенках клеток, очевидно, также служит этой цели.

В работе И. А. Шульгина [1973] доказывается, что растения как в процессе филогенеза, так и в онтогенезе претерпевают адаптацию к световому режиму. В ходе онтогенеза у растений увеличивается поглощающая способность. У каждого последующего листа возрастает содержание пигментов, число хлоропластов в клетке и их фотоактивная поверхность. В то же время содержание хлорофилла в отдельном хлоропласте снижается, что явно свидетельствует о возрастающей устойчивости растений к радиационному режиму. Об этом же говорит и возрастающая ксероморфность листьев верхних этажей. Таким образом, гелиоустойчивость в онтогенезе покрытосеменных растений возрастает. Очевидно, у более приспособленных к радиационному режиму растений хлоропласты более подвижны и могут в случаях максимального фоторежима принимать защитные положения, что,

однако, требует соответственного экспериментального доказательства.

Нам кажется, что усилия физиологов растений в направлении изучения гелиоустойчивости, т. е. устойчивости растений к прямой солнечной радиации, в ближайшее время должны сосредоточиться на изучении этого явления.

Мы выставляли листья растений на прямой солнечный свет, а в ряде опытов — на расстоянии 40 см от 100-ваттной электрической лампочки на 2 ч. Всего нами было исследовано свыше 40 видов растений. Из полученных данных следует, что был прав В. Н. Любименко, который делил растения на три группы: 1) теневые; 2) теневыносливые и 3) светолюбивые (гелиофиты). К теневым можно отнести растения, у которых хлоропласты не перемещаются ни на рассеянном, ни на прямом свете. К ним относятся мох (*Atrichum undulatum*) и ландыш (*Convallaria majalis*), а также *Impatiens parviflora*. На прямом солнечном свете у них происходит повреждение хлоропластов. К теневыносливым мы относим растения, у которых на рассеянном и прямом свете хлоропласты перемещаются на боковые стенки и переворачиваются, занимая профильное положение. К ним относятся мокрица (*Stellaria media*), буквица (*Betonica officinalis*), мох (*Mnium*). Все же у них при более длительном выдерживании происходит повреждение хлоропластов, в частности их разбухание. У гелиофитов можно различать три группы с возрастающей гелиоустойчивостью. Хлоропласты у них перемещаются, переворачиваются, но не повреждаются, у некоторых из них хлоропласты скучиваются в нижней части клеток при более длительных экспозициях. Это, по-видимому, очень большая группа мезофитных растений. К ним можно отнести клевера (*Trifolium pratense*, *Tr. repens*), борщевик (*Heracleum sosnowskii*), щавель (*Rumex confertus*), манжетку (*Alchemilla vulgaris*), овес (*Avena sativa*), одуванчик (*Taraxacum officinale*).

ВЫВОДЫ

На основании всего вышеизложенного мы приходим к следующим основным выводам.

Засуха влияет на растение в двух направлениях, вызывая обезвоживание и одновременно перегрев. Очень важно для понимания отрицательного действия засухи признание значения адаптации (закаливания) растений к неблагоприятным окружающим условиям. В связи с этим внезапно наступившая засуха в виде суховея или мглы может сильнее повлиять на растение, чем постепенно нарастающая. Не только абсолютная величина отрицательно действующих факторов, но и величина скачка, быстрого нарастания температуры и дефицита влажности воздуха имеют очень большое значение.

Засуха обычно начинается как атмосферная и переходит в почвенную. Она может отличаться по интенсивности (слабая, средняя, сильная, чрезвычайная) и по сезону, а также по преобладанию действия обезвоживания или перегрева.

Между атмосферной и почвенной засухой имеется определенная взаимосвязь. В природе атмосферная засуха предшествует почвенной. В зависимости от водоснабжения растения проявляют неодинаковую устойчивость к атмосферной засухе. Лучший водный режим обуславливает более интенсивную транспирацию и меньшее повреждение от атмосферной засухи.

Жароустойчивость складывается из двух факторов воздействия на растения: 1) влияния высокой температуры среды и 2) гелиоустойчивости, т. е. устойчивости к прямой солнечной радиации, которой растение противопоставляет свою адаптационную способность, возникшую в филогенезе и проявляющуюся в виде адаптаций и ряда приспособлений в онтогенезе (расположение листьев в пространстве, уменьшение их площади и т. д.).

В зависимости от режима суховея наблюдаются не только различные степени повреждения, но и их характер. Можно отметить два основных типа повреждений: 1) запал, т. е. образование ожогов (побеление, коричневые, оранжево-красные и почти черные пятна) от сильного перегрева листьев; 2) захват, т. е. когда суховея влияет иссушающе, листья при этом подсыхают, сохраняя зеленую окраску, или желтеют.

Можно наметить три группы растений:

а) теневые растения, у которых очень крупные хлоропласты не передвигаются на прямом солнечном свете и при этом повреждаются (*Coffea robusta*, *Convallaria majalis*);

б) теневыносливые растения, у которых хлоропласты перемещаются к стенкам и, переверачиваясь, занимают профильное положение, при длительном воздействии прямого солнечного света хлоропласты набухают (*Stellaria media*, *Oxalis acetosella*);

в) гелиофиты (светолюбивые растения), у которых хлоропласты меньше размером и быстро перемещаются к стенкам клеток. Хлоропласты занимают профильное положение или скучиваются в нижней части клеток. Степень гелиофитности у разных представителей неодинакова (*Trifolium pratense*, *Tr. repens*, *Artemisia absinthium*, *Taraxacum officinale*, *Rumex confertus* и др.).

Основной способ борьбы мезофитных растений с перегревом — это снижение температуры листа за счет транспирации. В связи с увеличением мезофитности у культурных растений на поливе следует особое внимание уделять вопросам жароустойчивости растений на орошении, так как у них слабо или совсем не вырабатывается закалывание (приспособления) к действию повышенных температур. При селекции орошаемых культур следует обратить особое внимание на выработку высокой жароустойчивости для орошаемых культур.

ФИЗИОЛОГИЯ ПОЙКИЛОКСЕРОФИТОВ

Литературные сведения о криптобиозе у низших растений и архегоният. Весь многообразный растительный мир можно подразделить на две большие группы: 1) пойкилогидровых и 2) гомеогидровых растений [Walter, 1931, 1967]. Первые не регулируют свой водный режим, а вторые имеют многочисленные анатомические, биохимические и физиологические приспособления для регулирования своего водного режима. К этой последней группе относится наибольшее число существующих видов на нашей планете. В свое время мы [Генкель, 1946] предложили для пойкилогидровых растений термин «пойкилоксерофиты», полагая, что эти понятия являются синонимами. Однако дальнейшее изучение вопроса привело нас к представлению, что, уже начиная с группы мхов, мы видим у наземных растений представителей всех трех групп растительного мира, а именно: пойкилогидрофитов, пойкиломезофитов и пойкилоксерофитов. Две первые группы пойкилогидровых растений не выносят обезвоживания до воздушно-сухого состояния и в природе обитают в сырых местах. Только последняя группа — пойкилоксерофиты — способна выносить без вреда столь полное обезвоживание и переходить при этом в состояние криптобиоза (анабиоза). К первой группе относятся мхи родов *Mnium*, *Atrichum*, *Plagiochila asplenioides* и др., а ко второй — *Funaria hygrometrica*, *Neckera crispa*, *Tortula ruralis* и др. Однако почти у всех растительных организмов в результате полового и бесполого размножения возникают образования, способные переходить в состояние криптобиоза (споры, конидии, аутоспоры, акинеты, зигоспоры, партеноспоры, семена). У покрытосеменных растений образуются специальные органы воспроизведения — семена или плоды: семянки, зерновки, которые до своего прорастания находятся в криптобиозе (анабиозе), — и, таким образом, растения способны переносить неблагоприятные условия окружающей среды.

Термин анабиоз был предложен Прейером [Preyer, 1873] и означает возвращение к жизни, он как бы характеризует временное безжизненное состояние организма. Считая анабиоз не безжизненным состоянием, а скрытой жизнью (*vie latente*), мы предпочитаем вслед за Кейлиным [Keilin, 1959] называть это состояние термином «криптобиоз», что характеризует его более точно и приемлемо с материалистических позиций. Даже в прекрасной сводке П. Ю. Шмидта [1955] анабиоз трактуется как остановка жизни и сравнивается с незаведенными часами. От этого, по существу, неправильного сравнения происходит и неверное представление об оживании организма, как будто бы организм выходит из состояния смерти, а не скрытой жизни. Жизнь в крипто-

биозе не прекращается, а только переходит в другое качественное состояние, при котором обмен веществ почти полностью останавливается, а вся организация жизни с ее структурой и потенциальными биохимическими и физиологическими свойствами сохраняется.

Вальтер [Walter, 1931, 1967], а затем А. М. Голдовский [1977] утверждают, что способность растительной клетки переходить в криптобиоз является весьма широко распространенным свойством и почти каждая клетка растений к этому способна. Правда, Вальтер оговаривает, что к этому способны лишь клетки, не имеющие вакуолей. А. М. Голдовский подобного ограничения не отмечает. Последнего взгляда мы разделить не можем. Считаем, что этим свойством обладает лишь специальная группа растений — пойкилоксерофиты, а также споры и другие образования бесполого или полового размножения. Таким образом, у большинства растений лишь в отдельные фазы их онтогенеза специальные органы размножения способны входить в криптобиоз. По-видимому, свойство переходить в состояние криптобиоза возникло с переходом растений от водного к наземному образу жизни [Walter, 1967]. Однако оно сохранилось лишь у тех организмов, которые произрастают в соответствующих экологических условиях, т. е. или в течение всей жизни, или временами испытывают перерыв в водоснабжении. Таковы аэрофитные водоросли, живущие на скалах, камнях, коре деревьев или на поверхности почвы. К переходу в криптобиоз способны большинство лишайников, кроме водных, некоторые мхи, папоротники и папоротникообразные; эта способность отсутствует у голосеменных и, наконец, вторично появляется у немногих пойкилоксерофитных покрытосеменных растений. Весьма вероятно, что в группе мхов и папоротникообразных криптобиоз также возник вторично.

Остановимся в очень кратких чертах на основных этапах изучения состояния криптобиоза у организмов.

Наличие криптобиоза было впервые установлено Левенгуком (1701 г.) на примере животных организмов коловраток. Затем Нидхем нашел его у нематод (угриц) в зерне пшеницы (1743 г.) и, наконец, Спалланцани (1777 г.) — у тихоходок (см.: [П. Ю. Шмидт, 1955]). В XIX в. криптобиоз при высыхании был открыт и у растений. Так, например, Шимпер [Schimper, 1848] обнаружил, что споры некоторых мхов могут выносить пребывание в воздушно-сухом состоянии в гербарии в течение 50 лет, сохраняя способность к прорастанию.

Л. А. Фролова [1977] отмечает три периода в исследованиях, посвященных криптобиозу. Первый период начинается с работы Левенгука и продолжается до середины XIX в. (1860 г.), когда был опубликован отчет комиссии Брока, работавшей по поручению Парижского биологического общества. Комиссия полностью подтвердила достоверность опытов по криптобиозу. После этого

начался второй этап изучения, в котором исследовались влияние условий высушивания, видовой состав форм, способных переходить в состояние криптобиоза, а также продолжительность пребывания в этом состоянии у различных организмов. В 30-х годах XX в. начался третий этап, который продолжается до настоящего времени; он заключается в поисках физиолого-биохимических и физико-химических процессов, характерных для перехода в криптобиоз.

Возвращаясь к изложению работ по криптобиозу у растений в XIX в., отметим, что в одном из своих сообщений Гоби [1877] утверждает: «Ряд форм водорослей способен переносить высыхание. При этом оболочка их сильно разбухает, очевидно, связывая таким путем некоторое количество влаги, помогающей им выдерживать обезвоживание. Совершенное обсыхание для этих форм ничего не значит; при этом они пристают или примыкают к камням до того плотно, что их в этом виде и не отличить; особенно относится это к *Capsosiphon* и *Bangia* (у которых цвет меняется при этом из телесно-фиолетового в желто-бурый). Однако при новом смачивании водой они вновь оживают и, постепенно оправляясь, начинают вновь вегетировать по-прежнему, пока снова не обсохнут и т. д., что может повторяться большое число раз. В этом отношении формы эти настоящие амфибии и ничем не отличаются от других, им подобных, пресноводных форм, как то: гематококкус, хроолепус и многие др. К числу подобных же амфибий следует причислить также попадающиеся на камнях названного побережья обыкновенные для Финского залива формы *Rivularia haemisphaerica* Aesch. и *Calothrix scopulorum* (Web. et Mohr.) Ag.» (с. 89).

А. Г. Генкель [1912] для бурых водорослей, обитающих в черте прилива, — *Pelvetia canaliculata*, *Ascophyllum nodosum* и *Fucus vesiculosus* — описал особую ткань, названную им имбибиционной, которая сильно удерживает воду в период отлива. Высокую устойчивость *Pelvetia* к высыханию отмечал позднее Ольтманнс [Oltmans, 1923]. По-видимому, в связи с приспособлением к удерживанию воды бурые водоросли черты прилива не впадают в состояние криптобиоза в период отлива. Об этом же говорит и характер дыхания, не свойственный пойкилоксерофитам.

Нестлер (см.: [Генкель, 1978]) установил длительность сохранения спор у бактерии (*Vac. muscoides*, *Vac. vulgaris* и *Vac. subtilis*) до 92 лет. Нестлер выделял бактерии из земли, прилипшей к мху в старом гербарии. Сравнительно недавно Камерон (см.: [Генкель, 1978]) отметил способность *Nostoc*, пролежавшего в гербарии 107 лет, вегетировать. Л. И. Рубенчик и С. З. Хаит [1935] приводят литературу по длительному выживанию микробов в условиях криптобиоза. Сами авторы завершили опыт, заложенный профессором Я. Ю. Бардахом в 1904 г. В 50 трубок Губера была положена черная грязь Сухого лимана близ Одессы.

и залита рапой. В 25 трубок нагнетался водород, а в другие 25 трубок — углекислый газ. Трубки хранились до 1934 г., т. е. в течение 31 года. При посевах на мясо-пептонный агар в аэробных условиях было обнаружено 300—400 тыс. бактерий на 1 г, а в анаэробных — 64—72 тыс. Из них в виде спор сохранилось от 6,2 до 13,3%. Прямой микроскопический подсчет обнаружил 38—40 млн. микробов в 1 г грязи. Выживаемость микробов оказалась одинаковой как в атмосфере водорода, так и углекислого газа. Нитрифицирующие и серные бактерии не сохранились.

Т. А. Надсоном [1908], был описан организм, близкий, по его мнению, к пурпурным серобактериям или синезеленым организмам, названный им *Rhodosphaerium diffluens*. Мелкие клетки микроорганизма были бледно-розового цвета, содержали хлорофилл и красный пигмент, растворимый в воде, и складывались в округлые колонии. Деление происходило путем перетяжки клетки, которая приобретала форму восьмерки. Колонии распались на отдельные более мелкие части, которые продолжали жить, не образуя новых колоний. Организм являлся микроаэрофиллом. Примерно через 30 лет после Каспийской экспедиции (1904 г.) автор этих строк (П. А. Генкель) выделил из совершенно высохшего ила, сохранившегося с 1904 г., вышеописанный микроорганизм. Возник вопрос: образует ли *Rhodosphaerium* покоящиеся стадии, или сами его клетки способны переносить длительное высушивание? Пока ответить на него не удалось [Генкель, 1976].

Бертольд [Berthold, 1882] установил, что красные водоросли *Bangia* и *Porphyra* выносят обезвоживание длительностью от 8 до 14 дней и после периода регидратации снова вегетируют. Шредер [Schröder, 1886] в очень обстоятельной работе, в которой дано подробное описание его опытов по высушиванию представителей разных систематических групп растительного мира, установил ряд интересных фактов, но никаких объяснений он им не дал. В отношении водорослей он отмечает, что *Pleurococcus* может выдержать высыхание до 20 недель, *Phormidium parientinum* и *Cystococcus humicola* — до 16 недель. По его данным, листоватые мхи выдерживают в обезвоженном состоянии до 5 лет, а их споры — свыше 50. Печеночные мхи более чувствительны к высыханию, но все же некоторые из них, например *Corsinia marchantioides*, сохраняются в гербарии до 7 мес. Шредер поставил интересный вопрос, не способствует ли подсушивание прорастанию зигоспор и других покоящихся образований, но это его мнение пока осталось без ответа.

М. В. Гусев [1961] отмечает, что многим видам синезеленых водорослей свойственна способность переносить высушивание. Так, тропические виды хорошо переносят период засыхания почв и в дождливый сезон возобновляют рост. Споры *Nostoc commune* прорастали после 87-летнего хранения в сухом состоянии в гербарии [Lipman, 1941]. Многие синезеленые организмы, вегети-

рующие в воде, все же сохранили способность выносить обезвоживание. Л. А. Сиренко [1972] в своей монографии говорит по этому поводу следующее: «Синезеленые водоросли довольно устойчивы к обезвоживанию. Способность отдельных Суанophyta продолжать длительное время переносить обезвоживание и вновь активизироваться после увлажнения имеет большое практическое значение. В связи с периодическим изменением уровня воды в водохранилищах Днепра значительное количество синезеленых организмов в период цветения остается на берегу, высыхая без воды с образованием плотных корок. В последних до весны следующего года сохраняется до 30–50% жизнеспособных водорослей в основном в виде отдельных клеток, спор, колоний, которые оживают после увлажнения весенними водами и служат основной причиной ранневесеннего «цветения» воды на хорошо прогреваемых мелководьях и в отшнуровавшихся от водохранилищ водоемах» (с. 76–77).

Следует отметить, что некоторые пойкилоксерофитные водоросли из экологической группы аэрофитов, например *Porphyridium cruentum*, относимый к подклассу *Bangiaceae*, являются, по данным Гейтлера [Geitler, 1944], омброфобными организмами. Иными словами, этот организм настолько приспособился к усвоению паров воды из воздуха, что не смачивается влагой дождя, очевидно, за счет свойств оболочки своей клетки. Интересно, что при погружении его в воду происходит плазмолиз, т. е. клетка лопается. При медленной подаче воды плазмолиз не происходит. В то же время в книге Фотта [Fott, 1971] говорится, что кратковременное затопление *Porphyridium* выносит хорошо. Очевидно, эти противоречия могут быть объяснены наличием различных рас данного организма. Рит [Rieth, 1961] считает, что *P. purpureum* (синоним *P. cruentum*) образует ряд модификаций, которые некоторыми авторами признаются как виды. Плеврококк также может полностью обходиться парообразной водой. По данным Шмида [Schmid, 1927], вода стекает с плеврококка, не вызывая смачивания.

Собранный нами *Pleugococcus* с деревьев липы и с других субстратов не показал подобной омброфобности. При опрыскивании водой из небольшой лейки в течение 2 мин размеры этого организма увеличились на 1,5–2,4 мкм по сравнению с измеренным предварительно в вазелиновом масле, которое не проникает в объект и сохраняет его размеры в высохшем состоянии. Приводим результаты измерений (в мкм):

Плеврококк с коры липы	Плеврококк с пня
Сухой в вазелиновом масле – 4,8–6,0	Сухой – 4,0–4,8
Смоченный водой (2 мин) – 7,2–8,4	Смоченный водой (2 мин) – 6,6–7,2
Увеличение 2,4	Увеличение 1,5

В отношении водоросли *Trentepohlia* можно считать, что она омброфобностью не обладает и хорошо культивируется в слабом растворе неорганических солей, образуя зооспоры [Гоби, 1973]. Реннер [Renner, 1932] также указывает на хорошую смачиваемость *Trentepohlia aurea*. Через 3—5 мин увлажнения она выглядела свежей и тургесцентной. Эти наблюдения мы можем подтвердить на примере водоросли *T. umbrina*. Большое число данных по способности выносить высушивание приводит в своей работе Библь [Biebl, 1962]. В ней особенно подробно изложены как литературные, так и собственные данные по высушению морских водорослей черты прилива. Для работы Библи характерно, что в обсуждении очень тщательно проведенных опытов он не анализирует причины, позволяющие соответственным организмам переносить обезвоживание. Приводятся лишь ссылки на устойчивость протоплазмы, которые сами по себе не являются объяснением. Подобное же высказывание имеется в книге В. М. Арнольди [1925]. В отношении эпифитной бурой водоросли *Elachista fuscicola*, вегетирующей на *Fucus serratus*, не обладающей высокой устойчивостью к высушению, Библь отмечает, что ей помогает характер ее роста в виде кустиков: отдельные нити тесно прилегают друг к другу и во время отлива капиллярно удерживают воду. Аналогичную картину Библь [Biebl, 1962] считает характерной для красной водоросли *Porphyra* и ее эпифита, также красной водоросли *Rhodochorton floridulum*. В работе Петерсена [Petersen, 1915] имеется много сведений о свыше 30 видов наземных водорослей, выносящих обезвоживание. Кроме того, к этому способны некоторые диатомеи и циановые. Бристоль [Bristol, 1919] выяснила, что в почвах, хранившихся в сухом состоянии в течение 60 лет, остались живыми водоросли *Chlorococcum humicola*, *Cylindrospermum licheniforme* и синезеленый *Nostoc* sp., а после 70 лет — *Nostoc muscorum* и *Nodularia harweyana*. По Л. И. Курсанову и Н. А. Комарницкому [1945], в почве, пролежавшей в лаборатории несколько лет, сохранилась разнообразная флора водорослей. Однако во многих случаях подобное длительное сохранение жизнеспособности свойственно не самим организмам, а их покоящимся формам. Библь [Biebl, 1962] отмечает, что мы не знаем, как переносят обезвоживание наземные вошерии. В работе П. А. Генкеля, В. В. Левиной [1975] было показано, что при высушении вошерия образует автоспоры, которые летом быстро прорастают при намачивании, а к концу лета, по-видимому, впадают в криптобиоз и не прорастают. Очевидно, в виде автоспор происходит и перезимовка вошерий. М. М. Голлербах и Э. А. Штина [1969] приводят примеры водорослей, способных выносить обезвоживание. По цитированным ими данным Девиса [Davis, 1974], около 450 видов водорослей способны выносить обезвоживание.

Изучая действие обезвоживания на зеленую водоросль *Zygnema stellinum* Vauch., которая является типично водной формой, нами [Генкель, Пронина, 1979] показано, что при высыхании происходят изменения в морфологии клеток водоросли. Клетки принимают квадратную форму, обычно они вдвое меньше, чем вегетирующие клетки. Меняется форма и цвет хроматофоров, они принимают зелено-бурую окраску. Зигнема впадает в состояние покоя. В это время не наблюдается деление клеток и водоросль переносит условия засухи при высыхании мелкого водоема. Осенью, в конце августа, при сокращении дня и снижении ночной температуры наблюдавшаяся нами зигнема образовывала партеноспоры, которые находились в состоянии криптобиоза и, очевидно, перезимовывали.

С. И. Аксенов с сотр. [1978] в опытах с дрожжами криптококками, обитающими в высокогорных пустынях Памира, показали, что в них сохраняется до 30% жидкой воды, а также имеется гидрофильная полисахаридная капсула. Весьма вероятно, что данные организмы не относятся к пойкилоксерофитам, а должны быть причислены к гомеогидровым растениям, хорошо сохраняющим свою воду в засушливый период в связи с высоким содержанием воды. О поразительной устойчивости некоторых грибов к обезвоживанию в состоянии криптобиоза говорит факт, приводимый в книге А. М. Жукова и Л. С. Миловидовой [1980]. По их данным, гриб вешенка обыкновенная, разрушающий древесину, крайне устойчив к обезвоживанию: «Фруктовые тела его, собранные и высушенные при комнатной температуре, переспанные нафталином, хранились в гербарной коробке в течение 8 лет. Затем различные части плодовых тел поместили на питательную среду. Все они начали развиваться, причем наиболее быстрый рост мицелия был зафиксирован из тканей ножки» (с. 74). Споры ржавчинных и головневых грибов, по данным Ливенберга (см.: [Молиш, 1923]), сохраняли свою всхожесть от 5,5 до 8,5 лет.

Для познания механизмов вхождения организмов в криптобиоз, несомненно, большой интерес представляет работа Л. С. Зусмана и Х. О. Хальверсона [Sussman, Halverson, 1966], которые предполагают, что связанная вода в эндоспорах бактерий, ассоциированная с белками и нуклеиновыми соединениями, может быть заменена полярными органическими соединениями, в частности высокими концентрациями дипиколиновой кислоты. Гунди [Gundy, 1965] предполагает, что перенесению криптобиоза может способствовать высокое содержание липидов.

Остановимся на способности лишайников впадать в состояние криптобиоза, которой обладают далеко не все лишайники. Рид [Ried, 1960] в зависимости от условий местообитания различает четыре экологические группы лишайников: 1) водные; 2) земно-водные, которые выдерживают в течение некоторого времени

затопление; 3) наземные, выдерживающие сравнительно кратковременное затопление (до нескольких недель); 4) исключительно наземные. Из приведенных Ридом групп, по-видимому, лишайники двух последних могут впадать в криптобиоз при отсутствии осадков. Зеленые водоросли и синезеленые организмы, входящие в состав лишайника, относятся к аэрофитным формам и могут легко переходить в состояние криптобиоза. Что же касается грибов, то большинство из известных видов к этому не способны. Весьма вероятно, что эта способность возникла у них в процессе формирования симбиоза. Гифы гриба в лишайнике, особенно в коровом слое, столь плотно соединены друг с другом, что, весьма вероятно, сохраняют некоторое количество капиллярной влаги во время сухого периода. Кроме того, наше исследование показало, что лишайник как целое реагирует на высыхание переходом в состояние криптобиоза и может быть полностью отнесен к пойкилоксерофитам.

В работе Е. М. Жданкиной и Н. И. Антипова [1968] сделано много ценных наблюдений над водным режимом у лишайников-пойкилоксерофитов. Однако мы не можем согласиться со сравнением пойкилоксерофитов с водными растениями, с тем, что и те и другие содержат мало связанной воды и имеют слабую вододерживающую способность. Здесь наблюдается лишь поверхностная аналогия, так как водные растения не могут существовать без водной среды. В то же время пойкилоксерофиты теряют воду и переходят в состояние криптобиоза, к чему настоящие водные растения не способны, за исключением некоторых синезеленых организмов. Дыхание, обнаруженное авторами у лишайников в воздушно-сухом состоянии, говорит лишь о том, что содержание воды в них еще сохранялось на сравнительно высоком уровне и в полный криптобиоз растения в их опытах еще не перешли.

Ланге [Lange, 1953], изучавший способность лишайников выносить обезвоживание, выдерживал их в специальных камерах над серной кислотой и определял тот минимум относительной влажности воздуха, который выносили испытанные им виды.

Ирмшер [Irgmscher, 1912] проводил опыты с подсушиванием мхов. Показателем их жизнеспособности являлся плазмолиз в 5%-ном растворе азотнокислого калия. Наиболее устойчивыми были клетки протонемы, стеблей и ножек спорогона. Менее устойчивыми были клетки листьев. Дерновники оказались более устойчивыми, чем взятые отдельно растения. Отмечена большая способность мхов регенерировать из спящих почек (зачатки ветви с верхушечной клеткой) и отдельных клеток стебля. Выводковые почки оказались очень устойчивыми к высыханию. Автор отмечает большую роль паров воды в сохранении мхов. Частое увлажнение и высыхание влияют на мхи неблагоприятно.

Исследование способности печеночных мхов выносить обезвоживание проводил Гефлер [Höfler, 1950]. Он, как и Ланге, вы-

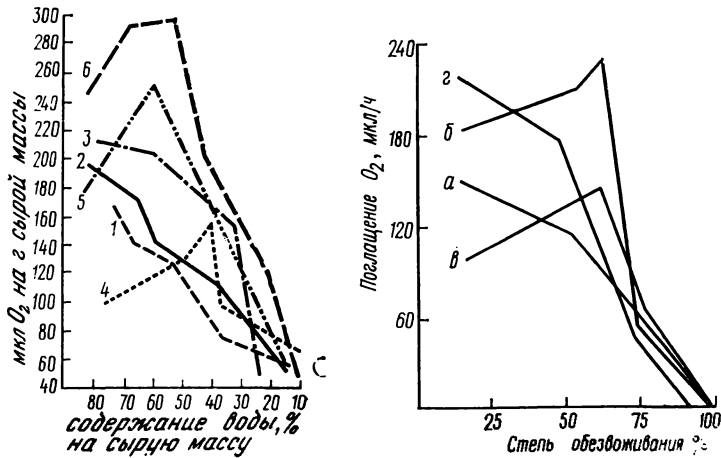
держивал изученные им мхи в специальных камерах над серной кислотой различной концентрации и определял минимум относительной влажности воздуха, который выносили те или иные виды. Его интересовала в основном проблема их распределения на различных местообитаниях в зависимости от влажности почвы. Однако указания на криптобиоз и на механизм устойчивости в этой работе отсутствуют. В этом же направлении шли и другие работы с мхами, широко представленные в работе Библя [Biebl, 1962]. Пессин [Pessin, 1924] описал способность высухать до воздушно-сухого веса у папоротника *Polypodium polypodioides*, Ильин [Iljin, 1931] — у *Notholaena marantae*, Вальтер [Walter, 1931] — у *N. eckloniana*, *Ceterach cordata*, *Cheilanthes hirta*, Рушаль [Rouschal, 1938] — у *Ceterach officinarum*, *Asplenium tricompnes*, *Aguta muraria*, *A. septentrionales*. Ильин [Iljin, 1930] наблюдал, что при отнятии воды клеточный сок у *Notholaena* быстро затвердевает, а Рушаль [Rouschal, 1938] то же самое установил для *Ceterach officinarum*.

Таким образом, в течение XIX в. и даже в XX появились многочисленные указания на возможность сохранения растений в состоянии криптобиоза в течение недель, месяцев и даже многих лет. В 30-х годах нашего века, как мы уже отмечали, началось более глубокое изучение физиологии и экологии организмов, способных переходить в состояние криптобиоза.

В 1930 г. появилась вышеупомянутая работа В. С. Ильина [Iljin, 1930], которая была посвящена выяснению механизма криптобиоза. В этом сообщении Ильин отмечал, что способность впадать в криптобиоз при высушивании обладают лишь те организмы, которые не имеют вакуолей или имеют очень небольшие вакуоли, обладающие способностью, так же как и их протоплазма, при обезвоживании переходить в состояние геля. Можно считать, что с этой работы наступил новый период в познании явления криптобиоза, связанный с выяснением механизма перехода организмов в криптобиоз. Данные В. С. Ильина были позднее подтверждены Рушалем [Rouschal, 1938]. Однако и после этих работ продолжались исследования по установлению продолжительности нахождения организмов в состоянии криптобиоза.

В основу своих экспериментальных работ по криптобиозу мы положили биологический принцип. Гипотезой, взятой нами при изучении пойкилоксерофитов, было представление, что обезвоживание до воздушно-сухого состояния для этой группы организмов, является не патологией, а нормой реагирования, возникшей в процессе их эволюции. В связи с этим мы и ожидали, что ряд физиолого-биохимических процессов у них будет протекать иначе, чем у гомеогидровых растений. Поставленные нами эксперименты подтвердили наше предположение [Генкель, Пронина 1968].

У пойкилоксерофитов *Nostoc* и *Neckera* водоотдача идет сравнительно быстро. По данным Е. М. Жданкиной и Н. И. Антипова



Р и с. 1. Интенсивность дыхания некоторых видов мхов и лишайников при обезвоживании

1 — *Cladonia rangiferina*; 2 — *Parmelia physodes*; 3 — *Peltigra canina*; 4 — *Plagiochila asplenioides*; 5 — *Mnium affine*; 6 — *Mnium undulatum*

Р и с. 2. Интенсивность дыхания при обезвоживании

а — *Neckera crispa*; б — *Atrichum undulatum*; в — *Plagiochila asplenioides*; г — *Nostoc commune*

[1968], большинство пойкилоксерофитов за 1-й час обезвоживания теряют 30–40% своего веса. Особенно быстро происходит потеря воды у лишайников. По данным Штокера [Stocker, 1927], лишайники, насыщенные водой, уже через 30 мин после подсушивания на воздухе становились жесткими, а через 45–60 мин достигали воздушно-сухого состояния. В тени этот процесс длился вдвое дольше.

У *Nostoc* процесс обезвоживания длился около 60 мин, а у *Neckera* — немного больше часа. Самым интересным обстоятельством является характер дыхания у пойкилоксерофитов. Интенсивность дыхания у пойкилоксерофитов сильно отличается от таковой у пойкиломезофитов. В то время как у вторых наблюдается реакция на обезвоживание, выражающаяся в начальном подъеме дыхания, а затем его падении, у пойкилоксерофитов происходит равномерное снижение интенсивности дыхания. На рис. 1 сравниваются интенсивности дыхания у лишайников пойкилоксерофитов и мхов пойкиломезофитов.

Из группы пойкиломезофитов мы взяли листостебельные мхи *Mnium affine*, *Mnium undulatum* и печеночный мох *Plagiochila asplenioides* (рис. 2). Полученные результаты полностью подтверждают найденную нами ранее закономерность. Интересно, что пол-

лое подтверждение полученных нами данных мы нашли в работе Энсграбера [Ensgreber, 1954], выполненной в лаборатории Штокера. Энсграбер обнаружил равномерное снижение интенсивности дыхания у эпифитного лишайника *Parmelia physodes* в зависимости от предварительного обезвоживания. Аналогичную картину он получил и при изучении фотосинтеза. Энсграбер трактует свои результаты с точки зрения теории Штокера [Stocker, 1956] о наличии двух фаз ответных реакций при обезвоживании — реакции и реституции. Однако автору приходится сделать допущение о том, что фаза реституции проходит мгновенно. С нашей точки зрения, пойкилоксерофит *Parmelia* не имеет фазы реституции, так как для него обезвоживание не патология, а норма реакции. Это тем более вероятно, что аналогичное явление Энсграбер наблюдал у мха *Hylacomium proliferum*. У печеночного мха *Gonoperhalum conicum*, относящегося, очевидно, к пойкиломезофитам, интенсивность дыхания сначала повышалась, а затем падала.

Мох *Neckera crispa* был нами собран в тисосамшитовой роще в Хосте на Черноморском побережье, где он растет как эпифит на самшите *Vixus* sp., а синезеленый организм *Nostoc commune* мы получили от Д. И. Колпикова, собравшего его в степях Ставропольского края, где он растет в виде корочек на поверхности засоленных почв. Основные причины способности пойкилоксерофитов выносить обезвоживание лежат в более глубоких свойствах содержимого их клеток. Самым основным признаком пойкилоксерофитов является их способность сохранять энергетическую полноценность дыхания до конца обезвоживания. Кислоторастворимый органический фосфор, включающий макроэргические соединения, в противоположность гомеогидровым растениям не разрушается при обезвоживании, а остается на том же уровне, или даже его содержание несколько увеличивается (см. табл. 3).

Таблица 3. Содержание форм фосфора * у некоторых видов мхов (в %)

Вид	До обезвоживания		Через 45 мин после обезвоживания	
	Общий	Кислоторастворимый (органический)	Общий	Кислоторастворимый (органический)
Пойкиломезофиты				
<i>Plagiochila aspleniodes</i>	0,145±0,02	0,067±0,04	0,126±0,05	0,035±0,02
<i>Atrichum undulatum</i>	0,147±0,05	0,059±0,04	0,121±0,05	0,039±0,04
Пойкилоксерофит				
<i>Neckera crispa</i>	0,126±0,04	0,045±0,06	0,130±0,06	0,051±0,02

* Извлечение кислоторастворимого фосфора проводилось по методике В. Н. Жолтевича и А. Я. Рогачевой [1963].

Как видно из приведенных в табл. 4 данных, здесь наблюдается та же закономерность, что и у взятых для исследования мхов, а именно количество кислоторастворимого органического фосфора у синезеленого организма *Nostoc* не падает, а остается на том же уровне или даже незначительно повышается. Аналогичная картина отмечена нами и для некоторых лишайников (см. табл. 5).

Мы изучили также [Генкель, Куркова, Пронина, 1970] процесс фотосинтеза у пойкилоксерофитов. Как видно из приведенных кривых (рис. 3), они получились разными у пойкиломезофита *Atrichum undulatum* и у пойкилоксерофита *Neckera crispa*, у *Atrichum* хорошо выявился феномен Бриллиант, а у *Neckera* его

Таблица 4. Содержание форм фосфора при обезвоживании у *Nostoc commune* (в % на сухое вещество)

Вариант	Содержание воды, %	Кислоторастворимый фосфор		
		общий	органический	неорганический
Контроль	84,6	0,27	0,091	0,18
Постепенное подсушивание	37,3	0,26	0,091	0,17
Постепенное подсушивание	13,1	0,26	0,096	0,16

Таблица 5. Изменения кислоторастворимого органического фосфора у лишайников при обезвоживании

Вид	Содержание воды, %	Кислоторастворимый фосфор, % на сухой вес			Органический фосфор, % от всего кислоторастворимого
		Сумма	минеральный	органический	
<i>Cladonia rangiferina</i>	74	0,198	0,139	0,059	29,8
	53	0,201	0,126	0,075	37,3
	39	0,189	0,108	0,081	42,3
	18	0,179	0,094	0,085	47,5
<i>Parmelia physodes</i>	81	0,091	0,059	0,032	35,1
	58	0,114	0,074	0,040	35,0
	18	0,108	0,067	0,041	37,0
<i>Peltigera canina</i>	78	0,178	0,121	0,057	22,1
	44	0,170	0,119	0,051	30,0
	28	0,197	0,137	0,060	30,4

не было. В. А. Бриллиант [1949] обнаружила повышение интенсивности фотосинтеза в начале процесса обезвоживания, которое впоследствии Данилов назвал феноменом Бриллиант. Феномену Бриллиант как будто противоречат данные Штокера [Stocker, 1927], обнаружившего повышение фотосинтеза при обезвоживании у двух лишайников: светлюбивого *Umbilicaria pustulesa* и теневыносливого *Lobaria pulmonaria*. Однако это повышение Штокер наблюдал при полном насыщении лишайников водой. Он вполне правильно объяснял это явление тем, что при насыщении лишайников водой происходит набухание оболочек гиф и заполнение узких воздушных пространств между ними водой. Это обстоятельство затрудняет диффузию углекислоты к клеткам гонидий. В этих случаях фактически феномен Бриллиант не имел места. Этот феномен, очевидно, наблюдается при нормальном (оптимальном) содержании воды в объекте. Повышенное сверх нормы содержание воды уже вызывает другие явления, не связанные с феноменом Бриллиант. Плантефоль (см.: [Бриллиант, 1949]) также обнаружил феномен Бриллиант у гомеогидрового мха.

Бриллиант [1949] отмечает, что открытый ею феномен у мхов и ряда цветковых растений был неоднократно подтвержден.

Наши определения интенсивности фотосинтеза мы вели с двумя представителями растений: с пойкилоксерофитом — мхом *Neckera* и пойкиломезофитом *Atrichum*. Изучение велось двумя методами: 1) в аппарате Варбурга и 2) в инфракрасном газоанализаторе. В аппарате Варбурга определение велось при температуре 26° и интенсивности освещения в 5600 лк. Концентрация углекислоты равнялась 0,0611 (карбонатно-бикарбонатный буфер № 7). Определение фотосинтеза велось при содержании воды у *Atrichum* 78, 67, 59, 46 и 27%, а у *Neckera* — 74, 62, 55, 39, 28%. Данные этого опыта приведены на рис. 3. Непрерывная запись фотосинтеза производилась с помощью газоанализатора ГИП-5 (газоанализатор инфракрасный пишущий). Через плексиглазую камеру, в которой находились растения, непрерывно просасывался наружный воздух со скоростью 12 л в час. Освещенность со-

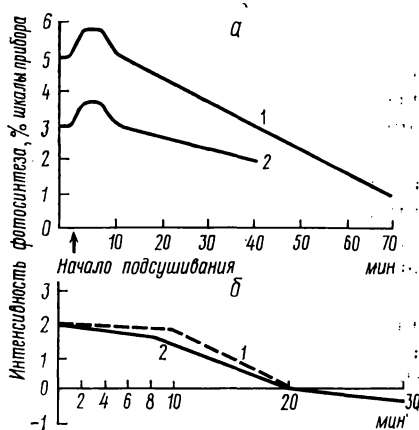


Рис. 3. Изменение интенсивности фотосинтеза у мхов в процессе обезвоживания

а — *Atrichum undulatum* (пойкиломезофит);
 б — *Neckera crispa* (пойкилоксерофит);
 1, 2 — номера опытов

ставляла 3000 лк. Исходная влажность равнялась 78%. Для записи исходного уровня фотосинтетической активности растение мха помещали в камеру таким образом, что подземная часть стеблей находилась во влажной среде, так как *Atrichum* очень быстро теряет тургор своих листьев при подсушивании. Затем подземная часть стебля отрезалась и велась непрерывная запись фотосинтеза в течение 1,5–2 ч. На рис. 3, а приведены кривые записи динамики фотосинтеза. Из сопоставления данных видно, что оба способа определения дали сходные результаты. Значения фотосинтетической активности *Atrichum* приведены в процентах шкалы прибора ($1\% = 0,0057 \text{ мг CO}_2$). Абсолютные величины в данном случае рассчитать было нельзя, так как мы не определяли величины фотосинтезирующей поверхности. В опыте через 2 мин 15 с после отрезания подземной части корней начался подъем интенсивности фотосинтеза, который составлял 18% от исходной величины. Примерно через 10 мин величина фотосинтеза достигала исходного уровня, а через 70 мин она упала в 5 раз по сравнению с исходной величиной. К этому времени влажность мха составляла 57,1%. В первом и втором опытах численные отношения близкие, хотя несколько различаются, но характер кривой остался тем же.

У *Neckera* интенсивность фотосинтеза была гораздо более низкой. Исходная влажность была 74%. В течение 3 мин от начала записи величина фотосинтеза была одинаковой, а затем началось плавное падение и через 20 мин фотосинтез достиг компенсационной точки. В первом опыте влажность падала до 63%. Во втором опыте запись продолжалась 30 мин и влажность достигала 39,7% (рис. 3б). Результаты проведенных опытов установили наличие однофазной реакции у пойкилоксерофита *Neckera crispa* и наличие феномена Бриллиант у пойкиломезофита *Atrichum undulatum* [Генкель, Куркова, Пронина, 1970]. Очевидно, феномен Бриллиант является защитно-приспособительной реакцией гомеогидровых растений на обезвоживание, в то время как у пойкилоксерофитов, для которых обезвоживание не является патологией, этой реакции не наблюдается. Отметим, что в литературе [Иванченко и др., 1968] феномен Бриллиант связывают с изменением темновой фазы фотосинтеза, что весьма вероятно. Однако мы хотим подчеркнуть, что, очевидно, первичной все же, с нашей точки зрения, является защитно-приспособительная реакция, связанная в первую очередь с общей интенсификацией обмена веществ, происходящей при небольших потерях воды растением. А. В. Гранин, Н. Д. Пронина, В. А. Веселовский [1977] при изучении фотосинтетического аппарата методом длительного послесвечения отметили, что у пойкилоксерофитов после обезвоживания структура электронно-транспортной системы в состоянии криптобиоза сохраняется. При помещении растений во влажную среду длительность послесвечения (ДПС) мгновенно восстанавливается. Вос-

становление функциональной активности наблюдается позднее. Обезвоживание пойкилоксерофитов сопровождается повышением жароустойчивости. Объектами исследований авторам служили *Nostoc commune*, *Neckera crispa* и *Funaria hygrometrica*.

Канадский ученый Бьюли [Bewley, 1979] очень детально описывает изменения, происходящие при обезвоживании как у пойкилоксерофитных, так и гомеогидровых растений. Он рассматривает результаты обезвоживания вначале по различным систематическим группам организмов, а именно у водорослей, грибов, лишайников, мхов, папоротников, папоротникообразных, голосеменных и покрытосеменных растений. Он отмечает, что водоросли наиболее устойчивы в покоящихся стадиях (по нашему мнению, в криптобиозе) — в цистах, спорах, зиготах. Рекордсменом устойчивости он считает синезеленый организм *Nostoc commune*, который, по данным Камерона (см.: [Генкель, 1978]), сохранял свою жизнеспособность в течение 107 лет. Отмечено, что водоросли прибрежной зоны, теряющие до 80% воды, могут опять восстанавливать свою жизнедеятельность. Дыхание их в процессе обезвоживания сначала увеличивается, а затем падает. В работе с пойкилоксерофитным мхом *Tortula ruralis* Бьюли показал, что через 10–30 мин после регидратации начинается включение меченого лейцина в белки верхних листьев. Даже после десятимесячного пребывания мха в криптобиозе полирибосомы сохраняли способность синтезировать белки через 10–30 мин после регидратации. По данным Н. А. Сатаровой [1978], у мха *Neckera crispa* через 10 мин после увлажнения начинает функционировать белоксинтезирующая система. О сохранении всей организационной клетки в состоянии криптобиоза свидетельствуют данные Н. Д. Прониной [1972], полученные при работе с мхом *Neckera crispa*, у которого наблюдается высокая АТФазная активность непосредственно после выхода из криптобиоза, в то время как у пойкиломезофитного мха *Atrichum undulatum* обезвоживание приводит к резкому падению активности этого фермента.

Н. А. Сатарова [1978] показала, что рибосомы у обезвоженного пойкилоксерофита мха *Neckera crispa* уже после 10 и 30 мин увлажнения, т. е. почти без лаг-периода, способны включить *in vitro* ¹⁴С лейцин в ТХУ-осаждаемую фракцию. Эти данные свидетельствуют о том, что у пойкилоксерофитов при высыхании сохраняются потенциально активные полисомы.

Представляют интерес эксперименты по изучению ультраструктуры пойкилоксерофитов. Бьюли [1979] обнаружил, что конидий гриба *Aspergillus nidulans* имеют мало вакуолей, они богаты рибосомами, имеют эндоплазматический ретикулум и у них наблюдается концентрирование мембранных структур. При гидратации появляется больше митохондрий, исчезает концентрирование мембран, появляются вакуоли, увеличивается их число и размеры. После обезвоживания ксерические виды при регидратации вос-

становливаются быстрее, чем более мезофитные. Водные лишайники не выносят обезвоживания. Для выживания лишайников важна степень их высушивания, например *Ramalina* при 34-недельном высушивании достигала контрольного уровня поглощения CO_2 за 15 дней, а при 25-дневном — за 26 дней.

Ланге [Lange, 1962] предлагает, что частично гидратированные клетки способны к ограниченному метаболизму, который с увеличением времени хранения приводит к окислению ключевых веществ и нарушению нормального функционирования клеток. Полная остановка метаболизма (криптобиоз) лучше сохраняет организмы.

Лишайники могут регидратироваться, поглощая влагу из воздуха, и при этом не наблюдается «ненасыщенного дыхания», т. е. усиленного потребления кислорода и выделения CO_2 . Оно продолжается от одного до нескольких часов при регидратации водой. По гипотезе Фаррара [Farrar, 1976] пул дыхательного субстрата является своеобразным буфером, так как в период обезвоживания материал для дыхания берется из пула и не происходит разрушения конституционных веществ клетки.

Бьюли [Bewley, 1979] совершенно правильно связывает устойчивость к обезвоживанию с сохранением целостности мембран (так как некоторое количество воды связывается с ними, что предохраняет их от конформационных изменений), а также с наличием защитных веществ. Предполагается, что мембраны хлоропластов защищены от обезвоживания сахарами. Он провел интересные опыты по определению скорости потери воды пойкилоксерофитным мхом *Tortula ruralis*. При быстром высушивании этого пойкилоксерофитного растения наблюдается деполимеризация полисом, характерная для гомеогидровых растений. Бьюли недоумевает, почему у медленно высушенного мха восстановление содержимого клетки происходит скорее, чем у быстро высушенного, и строит ряд предположений по этому поводу. С нашей точки зрения, это вполне понятно, так как полисомы у быстро высушенного мха хотя и имеются в отличие от медленно высушенного, но, очевидно, находятся в поврежденном состоянии и для их нормального функционирования необходима затрата большего времени, чем для рекомбинации рибосом у медленно высушенного. Очевидно, что очень быстрого высушивания в природе не существует и пойкилоксерофиты, видимо, приспособлены к постепенному высыханию. Очевидно, в какой-то мере при быстром высушивании имеется несвойственный их природе адаптационный синдром Селье, который в связи с их неприспособленностью к нему и вызывает повреждения, констатируемые Бьюли. Быстрое высушивание не является их нормой реакции и вызывает повреждения, которые не наблюдаются при медленном обезвоживании. Это наше предположение хорошо объясняет наблюдаемые Бьюли факты. Повышение потребления кислорода, наблюдаемое

при быстром подсушивании, не влечет за собой образования АТФ. Все это патология, а не норма протекания нормального для пойкилоксерофитов перехода в состояние криптобиоза.

Мы не можем согласиться с Бьюли, что снижение АТФ при обезвоживании не играет существенной роли. Аргумент Бьюли заключается в том, что она ресинтезируется при регидратации. При регидратации из криптобиоза возобновляются все процессы, но очень важно то, что во всех случаях способность переходить в состояние криптобиоза обладают только те организмы, у которых сохраняется энергетически полноценное дыхание. Мимо этих фактов Бьюли проходит, не замечая их и недостаточно их оценивая.

Как мы уже отмечали, В. С. Ильин впервые установил, что способны к полному обезвоживанию и впадению в криптобиоз лишь те клетки растений, которые или вообще не имеют вакуолей, или они у них очень мелки. Только в этом случае протоплазма клетки способна переходить в состояние геля и выносить сильное обезвоживание. В развитие этого положения В. С. Ильина нами [Генкель, Левина, 1975] было отмечено на примере некоторых пойкилоксерофитов, у которых отсутствует тесная связь содержимого клетки с оболочкой, что в случае обезвоживания содержимое клетки отходит от стенок. Этот процесс мы назвали плазмоконтракцией. Плазмоконтракции наблюдаются у аэрофитной водоросли *Trentepohlia umbrina*. У некоторых других аэрофитных водорослей при обезвоживании не происходит циторриза, т. е. впячивания оболочки внутрь клетки, а наблюдается контракция всей клетки без повреждения внутреннего содержимого (цитоконтракция), что мы наблюдали у аэрофитной водоросли *Chlorococcum*.

Следует подчеркнуть, что процесс цито- и плазмоконтракции не идентичен процессу обособления протоплазмы, характерного для состояния глубокого зимнего покоя. В покое плазма представляет собой жидкое образование и при разрезании плазмолизированной клетки в воде принимает форму шара, что указывает на ее природу как жидкости. Это было показано П. А. Генкелем; Н. Д. Прониной [1963] на примере чешуи обыкновенного лука, а О. А. Ситниковой [1968] — при выделении протопласта из клеток бузины в глубоком зимнем покое. При цито- и плазмоконтракции подобного выделения не происходит, так как содержимое сохраняется в виде очень вязкого образования. Увеличивая контакты клетки с цитоплазмой путем обработки клеток пойкилоксерофитного мха *Neckera cirpsa* натриевой солью АТФ, мы вызывали у нее потерю способности переходить в состояние криптобиоза. Аналогичные опыты мы проводили с аэрофитной водорослью *Trentepohlia umbrina* [Генкель, 1978; Генкель, Шеламова, 1979]. Мы собирали водоросль со стволов старых берез около станции Перхушково Белорусской железной дороги. Кусочки коры бе-

резы, на которых вегетировала трентеполия, погружали в воду на 2—3 ч, чтобы вызвать ее к активной жизнедеятельности. Затем в течение 1 или 1,5 ч кусочки коры с водорослью подвергали действию АТФ или ДНФ. После воздействия этих растворов водоросль подсушивали в течение 15—25 ч, после чего опять опускали в воду на 1 ч и уже затем рассматривали в микроскоп. Контрольные экземпляры высушивались вместе с опытными, а затем после выдерживания в воде также рассматривались. Концентрация АТФ равнялась 5 мМ, а ДНФ — 3 мМ. Во всех проведенных нами опытах, как в контроле, так и в опыте после выдерживания водоросли в воде, после обработки АТФ и ДНФ не обнаруживалось признаков повреждения. Критерием жизнеспособности клеток водорослей служил плазмолиз в 5%-ном растворе NaCl. В связи с тем что у трентеполии нет вакуолей, он носил слабый, но все же заметный характер, так как вода все же отнималась от протоплазмы. Кроме того, у мертвых клеток трентеполии наблюдалось грубозернистое свернутое содержимое и гематокром принимал вместо кирпично-красного красно-бурый оттенок. От действия ДНФ почти все клетки погибали, от действия АТФ наблюдалось много мертвых клеток. В 1979 г. проводили учет погибших клеток по более совершенной методике, подсчитывая число живых клеток в флуоресцентном микроскопе. Подсчитывалось 100 клеток в 10 полях зрения. Ниже приведены данные по влиянию растворов ДНФ и АТФ на способность трентеполии переходить в криптобиоз (повторность десятикратная):

Вариант опыта	Мертвые клетки, %
Контроль (вода)	22±1,3
Обработка ДНФ	61±1,7
Обработка АТФ	50±1,5

Таким образом, во всех случаях после действия ДНФ наблюдалось повреждение клеток от высушивания. Под влиянием АТФ несколько меньшее число клеток оказались мертвыми после подсушивания. Таким образом, клетки после воздействия ДНФ, разобщавшего окисление с фосфорилированием, перестали в значительной мере переходить в криптобиоз. Несколько слабее действовала обработка АТФ, где клетки погибали от подсушивания по другой причине, за счет резкого повышения эластичности и вязкости протоплазмы и механического повреждения протоплазмы. Таким образом, мы экспериментально в значительной мере прекращали способность переносить состояние криптобиоза. Эти данные еще раз подтвердили ведущее значение сохранения энергетически полноценного дыхания для возможности пойкилоксерофитов переходить в криптобиоз, а также и механического повреждения протоплазмы. Таким образом, способность пойкилоксерофи-

тов переходить в состояние криптобиоза связана со способностью сохранять энергетическую полноценность дыхания и при обезвоживании происходит процесс, названный нами гелефикацией протоплазмы, при котором полностью сохраняется вся организация и структурно-биохимические свойства протоплазмы клеток. Очевидно, что при обезвоживании не все клетки успевают перейти полностью в состояние криптобиоза и может происходить их частичная гибель. Следует подчеркнуть, что к сохранению энергетической полноценности дыхания при обезвоживании способны как прокариотные организмы (*Nostoc commune*), так и эвкариотные зеленые аэрофитные водоросли, лишайники и мхи.

Используя метод ядерного магнитного резонанса (ЯМР), а также метод спинного эха С. М. Аксенов с сотр. [Аксенов и др., 1977, 1978] пришли к выводу о наличии заблокированной воды в клетках зерновок пшеницы и семян бобовых и у дрожжей *Sacharomyces cerevisiae* и *Candida* sp. Вода, по их данным, заблокирована лишь в части объема клеток дрожжей и зерновок. Кроме того, заблокированная вода была найдена у устойчивых к высушиванию спорогенных дрожжей *Cryptococcus albidus* var *diffluens*, обитающих в экстремальных засушливых условиях. По мнению С. М. Аксенова, блокирование части воды в клетке позволяет избежать дальнейшего возрастания концентрации солей, что, по-видимому, устраняет дальнейшее неблагоприятное концентрирование солей. Автор считает, что у растений, способных выносить высушивание, образуются непроницаемые для воды биологические структуры. Чем выше содержание заблокированной воды у организмов, тем скорее происходит их повреждение и гибель. У дрожжей криптококков содержится до 30% воды. Здесь уже можно думать, что они находятся не в состоянии криптобиоза, а, очевидно, в покое. В криптобиозе, по-видимому, имеется только прочносвязанная вода и минимум заблокированной воды. Следует отметить и отсутствие специальных приспособлений к перенесению низких зимних температур у такого эпифита, как *Trentepohlia*. Очевидно, здесь играет роль то обезвоживание, которое начинается путем усиления испарения за счет снижения упругости насыщающего водяного пара при наступлении отрицательных температур. В связи со снижением температуры изменяется и упругость (давление) насыщающего водяного пара, максимально возможная при данной температуре. Соответственно испарение воды при понижении упругости пара со снижением температуры должно возрастать.

Для изучения морозоустойчивости аэрофитной водоросли *Trentepohlia umbrina* мы в июле 1978 г. поместили ее на 24 ч в камеру фитотрона при -15° и провели три варианта опыта: 1) контроль при комнатной температуре (в результате подсчета в флуоресцентном микроскопе живых клеток в среднем сохранилось 83%); 2) опыт при -15° (смоченная водой *Trentepohlia*

сохранилась в живом состоянии на 84%) и 3) несмоченная водоросль в сухом состоянии (дала 81% живых клеток). Как видно, фактически выдерживание при -15° не оказало никакого влияния на выживаемость клеток. В другом опыте очень небольшое (до 5%), отрицательное влияние низкой температуры все же слегка сказалось. Мы собирали *Trentepohlia* 5 января 1978 г. и подвергали ее действию низкой температуры ($-17 \div -20^{\circ}$) зимой в течение двух дней на открытом воздухе. Одновременно мы морозили собранную летом водоросль. Бралась типичная кирпично-красная и зеленая форма водоросли. В этом опыте мы брали как окрашенную гематохромом водоросль, так и почти не содержащую его ту же водоросль зеленого цвета. Известно, что при высыхании водоросль образует красный пигмент (гематохром).

Мы получили следующие результаты* (в % от общего числа клеток):

Вариант	Контроль	Опыт
Собранная зимой водоросль		
кирпично-красная	80	75-78
зеленая	75	75
Собранная летом водоросль		
кирпично-красная	68	58
зеленая	62	58

* Опыты были проведены Н. А. Шеламовой.

Аналогичные нашим данные получили Рит и Загромская [Rieth, Sagromsky, 1964] с другой пойкилоксерофитной водорослью из порядка *Bangiales Porphyridium purpureum*. В их опытах эта водоросль выносила температуру -32° .

Опыты, проведенные в нашей лаборатории Т. Н. Пустовойтовой с пойкилоксерофитом мхом *Neckera crispa*, показали, что при его обезвоживании за 2 ч влажность упала от полного насыщения (65% от сырого веса) до 27,3%, причем не было обнаружено ингибитора, сходного по R_f с абсцизовой кислотой (АБК). В зоне ингибитора было найдено вещество, несколько стимулирующее рост *Neckera*. В состоянии криптобиоза, при хранении мха в течение двух месяцев, обнаружен ингибитор в зоне R_f АБК, но активность его крайне мала. Он подавлял рост отрезков колеоптилей пшеницы на 18% [Пустовойтова, 1970].

Ланге [Lange, 1963] отмечает, что полярные и высокогорные лишайники отличаются не только способностью хорошо переносить действие низких температур (до -75°) даже в намоченном (гидратированном) состоянии, но и обнаруживают заметный фотосинтез. Например, у лишайника *Lefaria vulpina* при -5° наблю-

дался фотосинтез, составлявший половину оптимальной величины. Тропические лишайники имели оптимум при 20° и очень небольшой фотосинтез шел еще при 3°. Т. Н. Пустовойтова [1978] считает, что у пойкилоксерофита — мха — ограничительные функции эндогенных ингибиторов роста не проявляются. Вывод этот вполне закономерен, так как регуляция жизненных функций у пойкилоксерофитов идет своеобразным путем, а именно уходом их от действия неблагоприятных факторов окружающей среды в состоянии криптобиоза. Конечно, при переходе в криптобиоз часть клеток, несомненно, гибнет. Мы наблюдали в природных условиях у *Trentepohlia umbrina*, что в криптобиозе выживает до 80% клеток, тогда как при хранении в лаборатории — 58—60% клеток. М. Е. Бекер [1973] отметила, что при подсушивании дрожжей сохранялось разное число клеток. В лаг-фазе их оставалось меньше, а в стационарной — значительное число. По данным того же автора, большое значение имеют защитные вещества. У *Pseudobacterium lacticum* без защитной среды при сублимизационной сушке (высушивание из замороженного состояния в вакууме) выживаемость составляет 3—30%, а при защите с сахарозой или желатиной — 80%.

Мы уже отмечали, что у группы пойкилоксерофитов в процессе дыхания богатые энергией соединения образуются до конца обезвоживания, сохраняя весь механизм передачи энергии. В связи с этим положением Н. Д. Пронина [1972] провела исследование по активности АТФазы. Опыты проводились со мхом *Neckera crispa* и лишайником *Parmelia physodes*, принадлежащими к группе пойкилоксерофитов и мхом *Atrichum undulatum*, относящимся к пойкиломезофитам. Н. Д. Пронина определяла суммарную реакцию отщепления фосфата от АТФ. Приведенные в табл. 6 данные свидетельствуют, что у *Atrichum undulatum*

Таблица 6. Активность АТФазы при обезвоживании у некоторых представителей низших растений [Пронина, 1973]

Вид	Оводненность тканей, %	Удельная активность, мкг Н ⁺ /мин	Содержание воды, %
<i>Neckera crispa</i>	73,3	0,70	100
	61,4	0,69	98
	12,5	0,61	87
<i>Parmelia physodes</i>	76,0	6,94	100
	49,0	3,87	55,6
	12,7	4,09	59,6
<i>Atrichum undulatum</i>	73,0	2,92	100
	62,0	3,90	133
	16,0	0,86	29,4

сравнительно небольшое обезвоживание приводит к стимуляции АТФазной активности. Дальнейшее обезвоживание приводит к резкому падению активности. У пойкилоксерофитов при более сильном обезвоживании происходит значительно меньшее снижение активности.

Криптобиоз у покрытосеменных растений. В группе голосеменных растений в отличие от папоротников и папоротникообразных представителей пойкилоксерофитов нет.

Среди покрытосеменных растений некоторые авторы насчитывают до 50 видов пойкилоксерофитов. Мы считаем криптобиоз у покрытосеменных растений рекапитуляцией, возникающей, конечно, вторично как новое приспособление к неблагоприятным условиям окружающей среды.

По-видимому, многие сведения о криптобиозе у покрытосеменных растений не являются вполне достоверными и список этих видов должен быть критически пересмотрен. Мы показали [Генкель, Пронина, 1973], что *Haberlea rhodopensis* нельзя считать пойкилоксерофитом, так как она погибает при относительно высоком содержании (20–22%) воды. Засухоустойчивость *Haberlea* покоится не на вхождении в криптобиоз, а на способности в течение довольно длительного времени выдерживать очень сильное обезвоживание. Ее, по-видимому, лучше всего отнести к установленной нами группе [Генкель, 1946] эвксерофитов. По нашим данным, такие типичные эвксерофиты Троицкой степи, как *Veronica incana* и *Aster villosus*, выносили водные дефициты, близкие к 70% [Генкель, 1946]. Мы предполагаем, что к этой же категории относится растение горных районов Болгарии, а именно другой представитель семейства Gesneriaceae — *Rammondia nathalia*. Как известно, некоторые исследователи флоры Балканского полуострова [Adamović, 1909; Чернявский, 1928] обращали внимание на высокую засухоустойчивость представителей *Rammondia* и приписали ей способность впадать в криптобиоз при сильной потере воды. Н. Кошанин [1939] отметил, что рамондии могут находиться в состоянии анабиоза от 17 до 26 мес, а затем при погружении в воду приходят в активное состояние через 24–30 ч. Однако жизнеспособность листьев, которые свыше 26 мес пробывали в криптобиозе, не восстанавливается. П. Чернявский [1928] считал, что способность этого растения высыхать связана с особенностями протоплазмы.

К сожалению, во всех приведенных выше работах не приведены величины влажности листьев в период высыхания. Вполне возможно, что сухие растения содержат примерно 20% воды, тогда *Rammondia* нельзя отнести к пойкилоксерофитам. Всего вероятнее, что это растение следует причислить к эвксерофитам, как и *Haberlea*.

Во всяком случае, результаты исследований Л. Р. Группче [1975] говорят, что при обезвоживании дыхание растений *Ram-*

mondia сразу не падает, а характеризуется повышением, что свойственно эвксерофитам и большинству мезофитов, а не пойкилоксерофитам, хотя вышеупомянутые авторы причисляют ее к последней группе.

Кименов и Иорданов [Kimenov, Jordanov, 1974] изучали покрытосеменное растение *Haberlea rhodopensis*. Авторы подвергали обезвоживанию растение в течение 48, 120 и 240 ч. После этого они брали небольшие диски из листьев, которые намачивались в течение 12 ч при 25°, и с ними ставились эксперименты. Сухой вес у них после обезвоживания возрос на несколько процентов. Колебания, однако, очень незначительны и без статистической обработки вряд ли могут считаться доказанными. Повышенное содержание протеинов у перенесших обезвоживание было только в первом варианте обезвоживания до 8,5%. В содержании хлорофилла *a* и *b* разница была очень незначительна, а интенсивность фотосинтеза была снижена почти наполовину. Авторы отмечают большую стабильность изученных ими признаков после перенесенного обезвоживания. С нашей точки зрения, опыты авторов доказывают, что *Haberlea* не была в криптобиозе. Десять дней засухи в лабораторной обстановке может легко выдержать любой эвксерофит, и это говорит о том, что *Haberlea rhodopensis* является не пойкилоксерофитом, а скорее эвксерофитом. Не оправдалось и представление И. М. Васильева [1931], который считал, что *Сагех physodes* (песчаная осока) также относится к этой группе растений. Как показал М. П. Петров [1944], листья осоки высыхают и их новообразование идет от корневища, а высохшие от жары и засухи листья не возобновляют после увлажнения своей жизнедеятельности. Д. Е. Янишевский [1937] также пришел к выводу о том, что песчаная осока не может быть причислена к растениям, впадающим в криптобиоз (анабиоз) при обезвоживании. О. Н. Радкевич [1934] изучала особенности строения и содержимого клеток корневищ песчаной осоки *Сагех physodes*, которые выдерживали пребывание в течение всего лета в сухом песке, нагретом до 40–50°. Ею было показано, что паренхима центрального цилиндра очень богата маслообразным веществом. К концу вегетации клетки коры отмирают и образуют вместе с эндодермой муфту вокруг центрального цилиндра. По ее мнению, именно содержание масла позволяет этому растению переносить перегрев и обезвоживание. Очевидно, пойкилоксерофитные покрытосеменные растения встречаются очень редко. Все же они, несомненно, имеются. К таким растениям относится представитель из семейства *Myrothamпасеае* — *Myrothamпус flabellifolia*, который произрастает в Африке в районе экватора. Этот кустарник (до 2 м высотой) был описан исследователем Африки Вельвичем. Марло (см.: [Генкель, Пронина, 1969]) отобразил на фотографиях, как сжимаются растения миротамнуса в период засухи и расправляются с наступлением дождливого периода. Таким образом,



Рис. 4. Внешний вид *Myrothamnus flabellifolia*

а — состояние анабиоза,

б — в увлажненном состоянии

миротамнус в течение полугода вегетирует, а остальную часть времени находится в криптобиозе. Анатомическое строение его было хорошо изучено Грундель [Grunedell, 1933] в Упсальском университете в Швеции. По ее данным, эпидермис стебля миротамнуса состоит из клеток с неравномерно сильно утолщенными по ребрам и менее утолщенными по бороздам стенками, которые при потере воды сжимаются и не соприкасаются с наружной средой. В бороздах имеются устьица, а по ребрам их нет, что способствует снижению транспирации. Сильно развиты склеренхимные элементы, сопровождающие сосудисто-волокнистые пучки. В верхнем эпидермисе листьев находятся крупные клетки, содержащие слизистые вещества. Губчатая паренхима имеет

плотное строение. Все эти анатомические особенности помогают растению в течение полугода находиться в криптобиозе.

Тодей [Thoday, 1921] отмечает, что в высушенных листьях миротамнуса содержится 7% воды.

Сухие свернутые листья растения производят впечатление не листьев, а скорее своеобразных «почек» (рис. 4, а). В увлажненном состоянии они раскрываются и обнаруживают очень мелкие зеленые листья (рис. 4, б). Высыхание растения при 65% относительной влажности воздуха до воздушно-сухого состояния происходит примерно в течение 20 мин. Набухание *Myrothamnus* в воде происходит в течение 2–2,5 ч.

Гоффманн (см.: [Генкель, Пронина, 1969]) установил, что дыхание начинает функционировать сразу, а фотосинтез — по прошествии некоторого времени при условии предварительной экспозиции на свету. Содержание хлорофилла и каротиноидов в анабиозе не меняется. Однако хлоропласты имеют недостаточно развитую систему мембран и у них не наблюдается наличия гран. Хлоропласты в это время окружены митохондриями, которые, по мнению Гоффмана, снабжают их АТФ. По нашим данным¹,

¹ Наш материал о *Myrothamnus* мы получили от профессора Гоффманна из Берлинского университета им. А. Гумбольдта во время пребывания в ГДР

у клеток миротамнуса спонтанно отсутствуют плазмодесмы. Они не окрашивались по предложенному нами ранее методу [Генкель, Баканова, 1965], а затем при плазмолизировании растворами сахарозы или хлористого натрия (1, 2 М) сразу же наступал выпуклый плазмолиз и отсутствовали нити Хехта. Затем совершенно неожиданно этот выпуклый плазмолиз переходил в вогнутый, что связано, очевидно, с очень сильным возрастанием вязкости протоплазмы при обезвоживании клеток при плазмолизе и переходе в криптобиоз. Как и все ранее изученные нами пойкилоксерофиты, миротамнус при обезвоживании равномерно снижает свое дыхание. В отличие от пойкилоксерофитов, принадлежащих к низшим растениям, *Myrothamnus* отличается рядом анатомических особенностей и приспособлен к однократному в течение года чередованию дождливого и засушливого периода. В отношении приспособленности пойкилоксерофитов к высыханию следует отметить, что здесь имеются различные случаи. У *Myrothamnus flabellifolia* приспособление шло к однократному длительному периоду криптобиоза. Для большинства наших напочвенных (синезеленых, в частности *Nostoc*), наземных и эпифитных лишайников, по-видимому, в какой-то мере необходимо чередование засушливых и дождливых периодов.

В отношении эволюции пойкилоксерофитов можно отметить следующее. Как мы уже знаем, к пойкилоксерофитам относятся представители почти всех систематических таксонов растительного мира, за исключением отдела голосеменных растений. Очевидно, что способность переходить в состояние криптобиоза при высыхании могла возникнуть лишь с переходом растений на сушу или, вернее, при высыхании водоема или его части. Однако можно предполагать, что эта способность проявлялась многократно задолго до появления первых растений суши — псилофитов. Наземные бактерии, синезеленые, зеленые водоросли, по-видимому, были первичными пойкилоксерофитами. Очевидно, все остальные будут уже вторичными, представители которых имеются среди мхов, папоротников, папоротникообразных и покрытосеменных растений. Можно отметить, что среди покрытосеменных растений число пойкилоксерофитов очень незначительно. К числу вторичных пойкилоксерофитов относятся и грибы, а большинство лишайников образовалось в результате симбиоза первичных пойкилоксерофитных зеленых водорослей и синезеленых организмов и третьего компонента лишайников — азотобактера или бейеринки. Гриб является вторичным пойкилоксерофитом, и это в значительной мере способствовало образованию этой высшей формы симбиоза — симбиоморфоза [Генкель, 1977].

Ряд исследований Б. Н. Тарусова [1966], Т. В. Веселовой и др. [1973] показали, что температура, при которой хлоропласты

и от профессора Циглера (ФРГ) по почте, за что мы выражаем им свою благодарность.

теряют способность излучать длительное послесвечение, коррелирует с жароустойчивостью клеток растений. Послесвечение, как известно, является удобным методом оценки функционального состояния фотосинтетического аппарата *in vivo*. Доказано, что температура, при которой хлоропласты теряют способность к послесвечению, связана с их жароустойчивостью. А. В. Гранин, Н. Д. Пронина, В. А. Веселовский [1977] выполнили сравнительные исследования жароустойчивости пойкилоксерофитных мхов *Funaria hygrometrica*, *Neckera crispa* и синезеленого *Nostoc commune*, а также пойкиломезофитных мхов *Atrichum undulatum* и *Mnium affine*. В качестве метода была взята способность растений к длительному послесвечению.

Исследование температурной зависимости послесвечения показало, что жароустойчивость фотосинтетического аппарата при полном насыщении водой выше у пойкиломезофитных растений, чем у пойкилоксерофитов. Ниже приводятся данные по жароустойчивости некоторых организмов (°C):

<i>Funaria hygrometrica</i>	50,5±0,5	<i>Mnium affine</i>	52±0,5
<i>Neckera crispa</i>	48±0,5	<i>Atrichum undulatum</i>	52±0,5
<i>Nostoc commune</i>	47±0,5		

В процессе дегидратации жароустойчивость у пойкилоксерофитов и пойкиломезофитов изменяется неодинаково. При сильном уменьшении влажности жароустойчивость у *Funaria* возрастала, а у *Atrichum* падала. В состоянии криптобиоза пойкилоксерофиты показали очень высокую жароустойчивость.

Интересно отметить, что при потере воды от исходной до 70% у пойкиломезофитного мха *Atrichum* жароустойчивость возрастает, а у пойкилоксерофита не изменяется. Это еще раз подчеркивает, что адаптационного синдрома Селье или образования комплекса защитно-приспособительных реакций у пойкилоксерофитов не наблюдается. Выход кислорода носил у пойкиломезофитов двухфазный характер, а у пойкилоксерофитов наблюдалось его равномерное снижение при обезвоживании. Таким образом, авторами было показано, что у пойкиломезофитов исходная жароустойчивость выше, чем у пойкилоксерофитов, но по мере обезвоживания она резко возрастает у последних. О жароустойчивости синезеленого организма *Anabaena variabilis* свидетельствуют данные Г. М. Терешковой, Р. И. Кузьминой [1973]. *A. variabilis* при влажности 70% не снизила рост при воздействии температур 55–75°; зеленая водоросль *Chlorella vulgaris* при такой же влажности переносила температуру 45°, а при снижении ее влажности до 15% она становилась устойчивой и к более высокой температуре — 55–75°.

В другой работе Н. Д. Проиной [1972] были установлены различия в активности действия АТФазы у пойкилоксерофитов и мезофитов при обезвоживании. Этот вопрос был особенно интересен тем, что АТФ является источником энергии для организма. Опытными объектами служили представители пойкилоксерофитных растений — мох *Neckera crispa* и лишайник *Parmelia physodes*; в качестве контроля был взят гомеогидровый мох *Atrichum undulatum*. Обезвоживание достигалось выдерживанием полностью увлажненных растений на воздухе. Содержание воды в конце опыта у *Neckera* равнялось 12,5%, *Parmelia* — 12,7, *Atrichum* — 16,0%.

Полученные данные свидетельствуют о том, что у *Atrichum undulatum* незначительное обезвоживание приводит к стимуляции АТФазной активности. Дальнейшее обезвоживание (до 16%) приводит к резкому падению активности фермента, что, по-видимому, связано с его инактивацией в результате необратимых процессов, происходящих в клетках. В то же время у пойкилоксерофитов *Neckera* и *Parmelia* происходит значительно меньшее снижение активности АТФазы. Ее активность составляет до 70—78% от исходной активности у *Neckera* и 60% у лишайника. Особенно интересно отметить, что в состоянии криптобиоза при влажности 8,2% наблюдалась высокая АТФазная активность.

ВЫВОДЫ

Весь растительный мир делится на два типа: пойкилогидровые и гомеогидровые растения. Первые не регулируют своего водного режима, а вторые его регулируют. К пойкилогидровым растениям относятся многие виды различных классов растительных организмов: аэрофитные зеленые водоросли, синезеленые организмы, многие грибы, большинство лишайников, ряд печеночных и листостебельных мхов, некоторые представители папоротников и папоротникообразных и небольшое число покрытосеменных растений. Среди голосеменных пойкилогидровые растения полностью отсутствуют.

Происхождение пойкилогидровости и гомеогидровости связано с переходом растений на сушу. Одни из них пошли по пути пойкилогидровости, а другие — гомеогидровости. Первые существовали и существуют в условиях оводнения субстрата (пойкилогидрофиты и пойкиломезофиты), пойкилоксерофиты развили в себе способность переходить при сильном обезвоживании в состояние скрытой жизни — криптобиоз.

Криптобиоз возможен у тех форм, протоплазма которых способна при сильном обезвоживании переходить в состояние плотного геля. Процесс гелефикации протоплазмы связан со способностью пойкилоксерофитов сохранять энергетическую полноценность дыхания при обезвоживании до воздушно-сухого

веса. У пойкилоксерофитов количество органического кислоторастворимого фосфора, содержащего макроэргические соединения, при обезвоживании не разрушается, а остается на прежнем уровне или даже несколько увеличивается.

В связи с тем что для пойкилоксерофитов обезвоживание не является патологией, а нормой реакции, у них не наблюдается феномена Бриллиант, т. е. при небольшом обезвоживании не происходит подъема фотосинтеза, характерного для гомеогидровых растений. Фотосинтез и дыхание у пойкилоксерофитов равномерно снижаются в процессе обезвоживания. Таким образом, феномен Бриллиант является типичной защитно-приспособительной реакцией гомеогидрового растения на обезвоживание.

Одной из особенностей пойкилоксерофитов является отсутствие у них вакуолей или наличие очень мелких вакуолей, содержание которых при впадении в криптобиоз также переходит в гель. Для многих аэрофитных водорослей характерно наличие плазма- или цитоконтракции, что позволяет им без механических повреждений протопласта переходить в состояние геля. При плазматонконтракции оболочка не связана с клеточной стенкой, а при цитоконтракции благодаря высокой эластичности протоплазмы клетка как целое сокращается в размерах без явлений циторриза, т. е. без впячивания оболочки внутрь клетки.

В результате изменения обмена при переходе растения в криптобиоз происходят изменения не только в агрегатном состоянии внутреннего содержимого клетки, но меняется и состояние воды. Вода, по литературным данным, сохраняется в виде отдельных блокированных групп в капельно-жидком состоянии.

Под влиянием ДНФ, разобщающего окисление с фосфорилированием, пойкилоксерофиты теряют свою способность переходить в состояние криптобиоза, что еще раз подтверждает значение сохранения энергетической полноценности дыхания для этого процесса. Аналогичные результаты получаются под действием натриевой соли АТФ за счет механических повреждений протоплазмы в связи с повышением ее вязкости.

Образование вакуоли в растительном мире как внутреннего резерва содержания воды имело огромные последствия для его развития, так как это создало высокую и беспрерывную работу фотосинтеза и повело к широкому развитию на суше растительного мира. Фотосинтез, прерывистый в зависимости от дождя у пойкилоксерофитов и связанный с влажными местообитаниями на суше у пойкиломезофитов и пойкилогигрофитов, стал у последних менее зависимым от окружающей среды. Изменение внутренней среды дало широкий простор видообразованию и покорению суши растительным и, как следствие, животным миром.

Все типы покоящихся спор (многие автоспоры, зиготы, азиготы, споры, конидии, эндоспоры бактерий) находятся в криптобиозе, благодаря чему хорошо переносят неблагоприятные воздей-

ствия (высокие и низкие температуры, длительное обезвоживание). Находящиеся в состоянии криптобиоза организмы также хорошо переносят неблагоприятные условия существования. Они переносят их в связи с почти полным отсутствием метаболизма, переходом протоплазмы в плотный гель, что приводит их в пассивное состояние.

Адаптационный синдром Селье имеется лишь у гомеогидровых организмов, обладающих целым рядом защитно-приспособительных реакций. Пойкилоксерофиты их не имеют, так как обезвоживание является для них не патологией, а нормой реакции.

Адаптационный синдром Селье появляется у пойкилоксерофитов лишь в случае несвойственных им влияний. Пойкилоксерофиты приспособились в природе к сравнительно медленному высыханию (в течение часа или нескольких часов). Очень быстрое обезвоживание является для них патологией и вызывает образование как защитно-приспособительных реакций, так и повреждений.

Высокая устойчивость пойкилоксерофитов к низкой температуре возникает за счет того же самого механизма обезвоживания, что и устойчивость к обезвоживанию. Осенью при падении температуры сильно снижается упругость водяного пара воздуха, благодаря чему и повышается испарение, которое приводит пойкилоксерофитов к обезвоживанию и сильному повышению морозоустойчивости. Устойчивость к высоким температурам связана с очень высокой вязкостью протоплазмы пойкилоксерофитов, которые лишены вакуолей. Этим же можно объяснить и высокую устойчивость спор у бактерий и других организмов. По-видимому, не столько низкое содержание воды, а именно отсутствие вакуолей (внутреннего запаса воды), а также высокое содержание липидов и определяет их высокую жароустойчивость.

КРИПТОБИОЗ СЕМЯН И ПЛОДОВ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

В данной главе мы разберем вопрос о том, в каком состоянии находятся семена и плоды (зерновки, семянки).

Представление о том, что семена находятся не в состоянии покоя, а в криптобиозе, было довольно ясно для более раннего периода исследований физиологии семян, и лишь в более позднее время распространилось мнение, что семена находятся в состоянии покоя. Так, например, в работах Беккереля [Becquerel, 1907] сказано, что семена находятся в состоянии скрытой жизни, т. е. в криптобиозе. Ссылаясь на опыты Беккереля, Молиш [1923] пишет следующее: «После этих опытов придется признать, что у некоторых семян и спор при известных искусственных условиях почти наверняка наступает мнимая смерть, жизнь почти полностью останавливается и спустя долгое время могут быть снова восстановлены все жизненные процессы» (с. 76).

Очевидно, в дальнейшем центр внимания исследователей физиологии семян переместился на процессы послеуборочного дозревания, которое необходимо для нормального прорастания семян очень многих растений, в частности для плодовых, семечковых и косточковых культур и многих кустарниковых пород. Однако в связи с увлажнением семян при стратификации они выходят из криптобиоза и переходят в состояние органического покоя [Генкель, Окнина, 1964]. На основании многолетних исследований нами были намечены три фазы покоя: органический, глубокий и вынужденный. Органический покой включает процессы, необходимые для возобновления роста весной. В органическом покое наблюдают ануклеальные ядра, дающие отрицательную реакцию по методу Фейльгена, очень слабую реакцию или не дающие вовсе на РНК по Браше. Несомненно, в это время происходят процессы обновления в содержимом клеток растений. Мы подчеркиваем — *обновления*, а не омоложения, которое, с нашей точки зрения, идет лишь при образовании нового поколения при вегетативном, бесполом и половом размножении. Переход в органический покой из криптобиоза у многих семян, особенно древесных, происходит при естественной или искусственной их стратификации. Отметим, что уже в органическом покое интенсивность физиолого-биохимических процессов снижается. Органический покой в некоторых случаях может проходить одновременно с глубоким, но обычно глубокий наступает после органического. Следует отметить, что в литературе оба вида покоя часто фигурируют как синонимы [Туманов, 1979], что мы считаем неправильным.

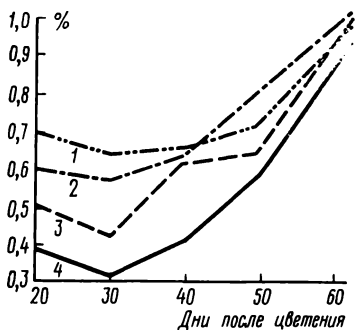
Глубокий покой у семян тесно связан с процессом гелефикации протоплазмы, так как при переходе содержимого клеток в

гель не происходит разрыва плазмодесм и других механических повреждений протоплазмы в связи с плазмokonтракцией клеток. У семян, быстро теряющих всхожесть (ива, некоторые тополя), при их подсыхании плазмодесмы и протоплазма механически повреждаются [Ситникова, 1950].

Растения, находящиеся в состоянии вынужденного покоя, при изменении неблагоприятных условий постепенно переходят из гипобиоза в биоз, т. е. возвращаются к активной жизнедеятельности.

Р и с. 5. Отношение кислоторастворимого органического фосфора к неорганическому (в %) в процессе созревания семян фасоли после сушovesя

- 1 — закаленные,
2 — контрольные без сушovesя,
3 — закаленные,
4 — контрольные



При этом разрушаются ингибиторы роста, восстанавливаются хехтовские нити при плазмoлизе. Плазмoлиз дает сначала смешанные формы (выпуклые и вогнутые), затем только вогнутые.

При созревании семян протоплазма в их клетках приобретает характер очень вязкого плотного тела. В семенах фасоли в первую очередь уплотняется протоплазма семязлоей, затем зародышевого корешка и почечки [Баданова, Левина, 1971].

М. Т. Николаева [1967] предложила различать три типа покоя у семян: 1) покой, связанный со свойствами омертвевших покровов; 2) покой, определяющийся свойствами внутренних живых частей семени (зародыша и эндосперма), и 3) комбинированный, связанный как со свойствами покровов, так и с состоянием внутренних частей семени. Классификация эта очень удобна, однако она недостаточно глубоко разъясняет физиологию семян, в частности внутренние этапы покоя, роль органического покоя, которые проходят большинство (если не все) семян и ростовых почек у растений.

Вегис [Vegis, 1964] для почек водокраса и семян также различает три фазы, а именно: предпокой, настоящий покой и послепокой.

Исходя из факта иного агрегатного состояния содержимого клеток созревших семян, мы пришли к выводу о том, что они находятся не в состоянии покоя, а в криптобиозе. Приведем некоторые экспериментальные доказательства нашего предположения. Мы проводили опыты с фасолью сорта Сакса, выращенной

в сосудах в вегетационном домике [Генкель, Пронина, 1969]. В опыте было два варианта: 1) контроль и 2) предпосевно-закаленные к засухе растения. По мере созревания семян мы определяли содержание кислоторастворимого органического фосфора и интенсивность дыхания при обезвоживании. На рис. 5 приведено отношение кислоторастворимого органического фосфора к неорганическому по мере созревания семян. В этой работе установлено, что содержание кислоторастворимого органического фосфора, содержащего макроэргические соединения, увеличивается по мере созревания зерновок пшеницы и овса (табл. 7). Таким образом, как и у пойкилоксерофитов при обезвоживании, так и в процессе созревания семян количество кислоторастворимого органического фосфора все возрастает [Генкель, Пронина, 1969].

Из изложенного видно, что при созревании семян (фасоль) и зерновок злаков происходят те же самые процессы, что и при обезвоживании пойкилоксерофитов, т. е. увеличение содержания кислоторастворимого органического фосфора и гелификация протоплазмы и переход в криптобиоз. Процесс обособления протоплазмы (плазмаконтрактация), открытый нами [Генкель, Окнина, 1964], был фактически описан раньше в семенах фасоли Кетером [Kater, 1927] и в зерновках кукурузы Миддендорфом [Middendorf, 1939] под названием плазмолиза, но фактически они имели дело с процессом плазмаконтрактация.

Ф. Л. Калинин [1959] установил три морфофизиологических этапа формирования зерновки у пшеницы, а именно: 1) преимущественное развитие эндосперма, 2) преимущественное развитие зародыша и 3) отложения запасных веществ. Для двудольного растения редьки Ф. Л. Калинин устанавливает пять этапов. Работа В. М. Бурдасова [1969], выполненная в нашей лаборатории, посвящена эмбриогенезу яблони. В ней устанавливается четыре этапа: 1) предзародыш, 2) дифференциация зародыша, 3) отложение запасных веществ, 4) созревание и переход в покой. На

Таблица 7. Изменение в содержании кислоторастворимого органического фосфора по мере созревания зерновок пшеницы 'Московка 48' и овса 'Золотой дождь' (в мг/кг сухого вещества)

Фаза	Пшеница		Овес	
	Неорганический фосфор	Органический фосфор	Неорганический фосфор	Органический фосфор
Молочная спелость	2,81±0,04	1,21±0,01	1,55±0,02	0,42±0,02
Молочно-восковая спелость	1,26±0,02	2,32±0,03	1,60±0,03	0,74±0,02
Восковая спелость	0,81±0,02	2,83±0,02	0,66±0,02	1,05±0,01

четвертом этапе происходит процесс обособления протоплазмы и переход в глубокий покой. С нашей точки зрения, на четвертом этапе происходит, очевидно, обезвоживание и переход семени не в покой, а в криптобиоз. При этом происходит процесс плазмаконтракции, и лишь во время процесса стратификации плодовых культур происходит переход семян из криптобиоза в органический покой.

Л. К. Константинов [1980] делит весь вегетационный период плодовых растений на шесть этапов: 1) период линейного роста; 2) период послеростовой вегетации; 3) период органического покоя; 4) период глубокого покоя; 5) период вынужденного покоя; 6) период весеннего пробуждения растений.

В отношении созревания зерновок почти все авторы выделяют несколько этапов. Так, по данным Я. С. Модилевского [1943], период развития (созревания) зерна делится на три этапа. Первый этап характеризуется неспособностью зерна прорасти. На втором этапе они прорастают. После прохождения второго этапа проращение зерновок идет уже значительно медленнее. Третий этап идет до полного созревания (проращение идет).

С нашей точки зрения, в первый период созревания семени растений находятся в органическом покое, в котором происходят глубокие изменения в белковом и нуклеиновом обмене, и вследствие этого не прорастают. К полному созреванию органический покой уже прошел и зерновки способны к проращению. В зависимости от окружающих условий и генетической запрограммированности органический покой может проходить быстрее или медленнее. Он может пройти и в еще несозревших зерновках или идет до почти полного созревания. Зерновки злаков и семени ряда других растений не требуют стратификации, так как органический покой проходит у них до их полного созревания. Активация белкового синтеза наблюдается через небольшие промежутки времени после набухания семян, что, по-видимому, связано с наличием в сухих семенах маскированной РНК. Стурани с сотр. [Sturanie et al., 1968] при использовании ^{32}P и разделения в градиенте плотности сахарозы рибосомальных фракций, выделенных из семени клеверины, показали, что через 40 ч набухания происходит формирование меченых рибосом и полисом. При подсушивании ранее поступивший ^{32}P перераспределяется таким образом, что радиоактивность полисом во фракции падает, а рибосом возрастает. Бьюли [Bewley, 1979] уделяет большое внимание изменениям ультраструктуры содержимого клетки и активности ферментов при набухании семян. С набуханием семян повышается интенсивность дыхания, что связано с увеличением числа митохондрий и их крист. В семядолях гороха происходит восстановление активности митохондрий. Первоначально окисление и фосфорилирование согласовано плохо, но затем регуляция дыхания улучшается. В начале гидратации переменная терминальная оксидаза дейст-

уует до тех пор, пока не вступает в действие путь цитохрома с цитохромоксидазами.

В отношении обезвоживания А. А. Прокофьев и В. П. Холодова [1968] отметили, что вода в созревающих семенах теряется за счет выдавливания ее при уменьшении гидрофильности вещества путем использования в процессе обмена и испарения. В работе А. А. Прокофьева и В. П. Холодовой [1968] показано, что в определенном периоде созревания семян интенсивность транспирации, достигнув плато, начинает снижаться.

В созревших семенах, находящихся в состоянии криптобиоза, все подготовлено для прорастания. В криптобиозе мы не обнаруживаем проявлений жизнедеятельности. Последнее обстоятельство отмечалось рядом исследователей. А. И. Опарин [1960] говорил о том, что при анабиозе не происходит нарушения согласованности реакций обмена, как в случае смерти, хотя практически скорость их снижается до нуля.

Следует все же подчеркнуть, что между растениями-пойкилоксерофитами и семенами имеется большое различие. Семена часто не прорастают, так как содержат большое число и количество ингибиторов. Это связано с тем, что семена в процессе эволюции отбирались не только для распространения в пространстве, но и во времени, как это удачно отметил П. Ю. Шмидт [1955]. Это способствует прорастанию семян иногда через много лет, если они попадают в неблагоприятные условия. В почве многие семена сохраняют свою всхожесть в течение десятков лет.

Возвращаясь к вопросу о подготовленности семян к прорастанию, отметим, что в сухих семенах как у голосеменных, так и у покрытосемянных (однодольных и двудольных) растений имеются все компоненты белоксинтезирующей системы, о чем свидетельствуют работы Маркуса и Н. А. Гумилевской (см.: [Сатарова, 1978]). В сухих семенах не имеется полисом, но обнаруживаются рибосомы и аминокцил-тРНК-синтетазы. Все это позволяет организму сохраняться долгое время в состоянии криптобиоза. Огха (цит. по: [Went, 1963]) показал, что семена лотоса *Nelumbium speciosum* сохранили на 75% свою всхожесть, пролежав в иловых отложениях в течение двух тысяч лет.

По данным Либби [Libby, 1951], радиоактивный анализ показал ошибку в возрасте семян лотоса в $\pm 186-240$ лет.

Беккерель [Besquerel, 1907] установил, что семена растений только из четырех семейств — кувшинковых, мотыльковых, мальвовых и губоцветных — сохраняют всхожесть свыше 50 лет. Так, например, семена *Stachys nepetaefolia* через 77 лет сохранили всхожесть всего на 10%. Многочисленные примеры долголетия семян приводят Крокер [1950], Крокер, Бартон [1955] и Овчаров [1969, 1976].

Рассматривая состояния криптобиоза у созревших семян можно отметить, что уже на заре выхода растений на сушу

одни растения выработали способность при неблагоприятных окружающих условиях впадать в криптобиоз, а другие — регулировать водный обмен путем развития водоудерживающей способности (осмотически и коллоидно-связанной воды), усиления образования метаболической воды, запасаания воды (суккуленты), ослабления отдачи воды в процессе транспирации, использования бесперебойного снабжения водой (гемиксерофиты), снижения обмена (эвксерофиты), наконец, ухода от засухи (эфмеры, эфемероиды, эмерофиллы). Мы не поддерживаем точку зрения Библа [Biebl, 1962] и В. М. Арнольди [1925] на широкую способность протоплазмы выносить обезвоживание, а связываем эти свойства у пойкилоксерофитов и семян с сохранением энергетически полноценного дыхания при обезвоживании до воздушно-сухого состояния.

Подводя итоги различий состояния растений в криптобиозе и в органическом покое, подчеркиваем, что хотя это очень близкие состояния, но не тождественные. При переходе в криптобиоз растение имеет следующие признаки: 1) способность образовывать макроэргические соединения в процессе дыхания при обезвоживании; 2) способность к гелефикации протоплазмы; 3) наличие процесса цито- или плазмаконтракции; 4) сильное снижение обмена (до неуловимых величин).

В органическом и глубоком покое, которые могут проходить последовательно или одновременно, наблюдается:

1) значительное увеличение вязкости протоплазмы, но отсутствие процесса ее гелефикации. При выделении плазмолитированного протопласта из чешуй обыкновенного лука в состоянии покоя [Генкель, Пронина, 1963] и стеблей бузины [Ситникова, 1968] вытекающий протопласт сохраняет форму шара, что характеризует его как жидкое тело;

2) интенсивность обмена сильно сокращается, но хорошо улавливается;

3) в покое, особенно в органическом, происходят активные процессы изменений в нуклеиновом и белковом обмене;

4) в отличие от криптобиоза не происходит передача макроэргических соединений структурам клетки;

5) в глубоком покое происходит процесс обособления протоплазмы, при котором плазмодесмы втягиваются внутрь клеточного содержимого, он похож на процесс плазмаконтракции, но не тождествен ему. Всхожесть семян, не прошедших органический покой, падает, а из немногочисленных проростков вырастают уродливые растения с сильно измененными ростовыми процессами. Особенно ярко необходимость прохождения органического покоя проявляется у плодовых растений. Большинство как семечковых, так и косточковых пород проходят органический покой в процессе стратификации. В природной обстановке процесс их стратификации идет под снеговым покровом, а в место-

обитаниях, где снега нет, — просто на поверхности почвы под влиянием низких положительных температур. Семена эти после созревания сразу переходят в криптобиоз, и органический покой проходит у них уже после выхода из криптобиоза. Агрегатное состояние в виде геля. Имеется процесс плазмаконтракции. У некоторых древесных растений, таких, как тополь и ива (за исключением *Salix pentandra*, которая прорастает весной, а не сразу же после созревания), не наблюдается процесса плазмаконтракции. Плазмодесмы у них сохраняются, и эти семена быстро теряют свою всхожесть [Ситникова, 1950]. По нашему мнению, семена находятся в это время не в состоянии покоя, а в своеобразном криптобиозе, так как агрегатное состояние их в это время представляет собой вязкий гель, а не жидкость. Все же такое состояние отличается от типичного криптобиоза, и мы считаем возможным назвать это состояние гемикриптобиозом. Подобные семена быстро теряют свою всхожесть, так как при высушении у них рвутся плазмодесмы. Семена кофе сохраняют всхожесть при хранении не дольше одного месяца. При более продолжительном сроке хранения они являются уже практически негодными. По нашим данным, после трех месяцев хранения семена кофе еще сохраняют всхожесть на 30%.

Наконец, большинство зерновок злаков и семян дикорастущих и культурных растений проходят процесс органического покоя в период так называемого послеуборочного дозревания. Многие озимые культуры без прохождения этого этапа не прорастают. У некоторых семян этот период проходит до криптобиоза, а у других — после криптобиоза. Семена хлопчатника значительно повышают свою всхожесть на второй год своего хранения, т. е. в условиях гемикриптобиоза. Ф. Ю. Ржевская (см.: [Генкель, 1978]) показала, что хорошая всхожесть наблюдается у семян хлопчатника после накопления значительных количеств РНК при двухлетнем хранении.

Семена, как и различные споры низших растений, очень устойчивы к воздействию экстремальных условий окружающей среды. Поскольку сухие семена находятся в состоянии криптобиоза, их устойчивость покоится на отсутствии активного сопротивления неблагоприятным воздействиям и носит пассивный характер. Она связана с сильным снижением содержания воды, с переходом содержимого клеток в плотный гель и фактическим отсутствием обмена веществ. С началом прорастания и переходом семян в биоз чувствительность их к действию высокой и низкой температур резко возрастает.

О том, как может смещаться, сокращаться или удлиняться период послеуборочного дозревания, свидетельствуют следующие данные М. Н. Кобловой [1965]. Она установила, что семанки плодов цикория, собранные в районе Нальчика, имели период покоя от 3 до 5 мес, а собранные в более сухом климате Волго-

града — совсем не имели покоя. Очевидно, во втором случае период органического покоя закончился еще до полного созревания семян. В первом он прошел уже органический покой после перехода в криптобиоз. Такой же случай описывает и Хакралорти (цит. по [Овчаров, 1976]). По его данным, у раннеспелых сортов риса покой отсутствует. С нашей точки зрения, у них период органического покоя проходит до созревания и перехода в криптобиоз, а у позднеспелых уже после прохождения криптобиоза.

Вторичный покой, хорошо изученный американскими исследователями Бойс-Томсоновского института [Крокер, 1950] также является, с нашей точки зрения, вторичным переходом семян в состояние криптобиоза.

Разнообразие условий прорастания различных семян, очевидно, связано с процессом эволюции, и неодинаковые пути прорастания сложились в процессе естественного отбора. Например, семена многих полупаразитов и эпифитов (*Viscum*, *Arcetobium*) прорастают только на свету. По-видимому, торможение прорастания семян может быть связано с различными факторами. К. Е. Овчаров и Е. Г. Кизилова [1966] отмечали, что чрезмерное накопление витамина Р, наблюдающееся при хранении семян саксаула и чогона, препятствует их прорастанию. М. Т. Николаева [1967] считает, что семена ясеня обыкновенного, бересклета европейского и клена содержат высокие концентрации гетероауксина, который задерживает их прорастание. Потребность в освещении для прорастания семян некоторых растений, по-видимому, связана с фитохромом. В темноте активная форма фитохрома P_{730} переходит в фитохром P_{660} , и для его регенерации нужен свет.

Окружающие условия, к которым приспособлены соответственные растения, играют большую роль. Для семян многих растений необходимо влияние низких положительных температур. Таковы, например, семена ландыша, купены и некоторых других растений. Так, у ландыша без действия температуры ($5-10^{\circ}$) только 40% растений давали корни, а после действия низкой температуры — 92%. У *Trillium erectum* без действия низкой температуры корни почти не образуются. У ландыша для роста стебля необходимо вторичное действие низких температур на эпикотиль [Крокер, 1950]. По нашему мнению, эпикотиль в этом случае находится в органическом покое.

У ясеня (*Fraxinus excelsior*) прорастание начинается только после того, как зародыш вырастет во всю длину семени [Крокер, Бартон, 1955]. По-видимому, у многих семян органический покой проходит до полного созревания семени, у других — после созревания, а у некоторых наблюдается после образования эпикотиля.

Возможно, что случаи, подобные варианту с семенами ясеня, свидетельствуют о том, что такие семена находятся не в типичном криптобиозе, а гемикриптобиозе. В некоторых случаях

(например, для бересклета) отмечена необходимость переменных температур, т. е. влияние относительно высоких положительных температур, а затем низких; первое, по нашему мнению, необходимо для перехода из криптобиоза в органический покой, а второе — для его прохождения.

Нам хочется подчеркнуть, что выяснение теоретического вопроса: в каком состоянии находятся семена и некоторые плоды (зерновки, семечки, орехи, желуди) — в состоянии покоя или криптобиоза — имеет практическое значение. Дальнейшая разработка данного вопроса должна оказать большое влияние на способы хранения семян и некоторых плодов, на возможность их оптимального обезвоживания и, следовательно, улучшения условий их сохранности. При повышении влажности семена из криптобиоза переходят или в органический покой, или непосредственно в биоз. Это касается особенно тех семян, которые проходят органический покой до вхождения в криптобиоз во время послеплодородного дозревания.

К. Е. Овчаров [1969] писал о роли содержания воды в семенах следующее: «Изучение влияния влажности и температуры на хранение семян 40 видов сельскохозяйственных и декоративных растений показало, что влажность воздуха оказала более сильное влияние на потерю ими всхожести, чем температура» (с. 42). В литературе имеются указания, что даже небольшое повышение влажности семян влечет за собой сильное изменение их всхожести. Семена овощных культур с влажностью в 10% вдвое долговечнее семян с влажностью 11% (цит. по: [Овчарову, 1969]). Из изложенного нами выше материала ясно, что из криптобиоза семена очень легко могут перейти в органический покой или непосредственно в биоз и этим будут созданы условия для ухудшения их состояния при хранении. Семена следует хранить в состоянии криптобиоза. Некоторые семена могут храниться непродолжительное время в состоянии гемикриптобиоза. Очевидно, при хранении нельзя допускать их перехода в органический покой, или, что еще опаснее, в состоянии биоза. Необходимо разработать быстрые и точные методы диагностики криптобиоза, гемикриптобиоза и органического покоя. Состояние семян при хранении играет большую роль в селекционных работах, а также должно иметь немаловажное значение для агротехники. Таким образом, после дальнейшего изучения решение вопроса о состоянии семян при их хранении, несомненно, должно оказать большое влияние на практику сельского и лесного хозяйства, а также садоводства и плодоводства.

Остановимся на вопросе, что такое анабиоз (криптобиоз).

В свое время Б. В. Кедровский [1935] правильно отметил, что анабиоз всегда был загадкой в биологии. Для человеческого ума трудно понять такое состояние, которое не было бы ни жизнью, ни смертью. Мы в отличие от П. Ю. Шмидта [1955],

который говорил об остановке жизни и возникновении ее заново при выходе из анабиоза, считаем, что анабиоз лучше трактовать как криптобиоз, т. е. жизнь, не прерванную анабиозом, а сохранившуюся в скрытом виде.

По нашему мнению, *криптобиоз* — это особое состояние организма, при котором он не проявляет активной жизнедеятельности, но остается жизнеспособным благодаря сохранению целостности своих нефункционирующих структур, сохранению ферментов и потенциальной согласованности обмена.

Л. К. Лозина-Лозинский [1973] считает, что анабиоз наиболее распространен среди более примитивных одноклеточных организмов и с усложнением организации способность к нему падает. Он отмечает, что анабиоз является первичным свойством живых систем. С этой точкой зрения можно согласиться, но с известной оговоркой, а именно: анабиоз при высыхании возник лишь с выходом растений на сушу или с временным там пребыванием, например синезеленых организмов, при высыхании всего или части водоёма. Нам кажется, что криптобиоз при сверхнизких температурах и при высыхании не идентичен.

В первом случае процессы адаптации не проходили при переходе в криптобиоз, а во втором (при обезвоживании) процесс адаптации в филогенезе, несомненно, шел, способность к криптобиозу уже стала нормой реакции у пойкилоксерофитов и адаптационного синдрома Селье, как мы установили, они не имеют. Л. К. Лозина-Лозинский считает, что для понимания криптобиоза нельзя не отметить значения принципа термодинамики. Э. С. Бауэр [1935] считал, что организм в стабильном состоянии находится в устойчивом неравновесии, живые системы ведут за счет своей свободной энергии постоянную работу против равновесия и оно возникает лишь в момент смерти. Биологические процессы в криптобиозе не идут, но очень медленные физико-химические реакции не исключены, что и может привести к потере жизнеспособности при многолетнем, а иногда и не очень продолжительном пребывании в состоянии криптобиоза. В отличие от криптобиоза в состоянии покоя биологические процессы с небольшой интенсивностью идут непрерывно. В связи с изложенным выше мы склонны отрицать наличие преданабиоза, о котором говорят многие авторы книги «Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов» [1973].

В вопросе о криптобиозе следует остановиться на выдвинутом А. М. Голдовским представлении о мезабиозе. В формулировке А. М. Голдовского это промежуточное состояние между биозом и криптобиозом (анабиозом), которое характеризуется наличием только процессов распада — диссимиляцией. Мы считаем, что мезабиоз не нормальное, а патологическое состояние и не может быть промежуточной формой нормального состояния организмов, способных переходить в криптобиоз [Генкель, Фро-

лова, 1978]. А. М. Голдовский [1973] отмечает, что в результате потери воды при обезвоживании происходит нарушение ферментативной деятельности. Он приводит литературные данные о прекращении синтеза белков у пшеницы при потере воды в 50% от начального веса листьев, а также о гибели клеток *Serratia marcescens* при потере воды. Переходы растения в гипобиоз и криптобиоз не являются патологическими процессами и понятно, что мезабиоз не может считаться переходным периодом между ними, а является патологическим процессом, ведущим к повреждениям и гибели растений. По нашему мнению, мезабиоз вообще не имеет места. Представления о нем основываются на том, что у находящихся в анабиозе семян происходит слабое выделение углекислого газа. Однако есть работы, в которых показано, что на поверхности семян имеются микроорганизмы, которые дышат и выделяют углекислоту [Oxley, Jones, 1944]. Кроме того, при изучении низших растений из экологической группы пойкилоксерофитов (у синезеленого *Nostoc*, мха *Neckera crispa* и лишайников) мы никогда не наблюдали у них мезабиоза. Мы считаем, что сущность анабиоза заключается в сохранении энергетической полноценности дыхания. Иными словами, при обезвоживании до воздушно-сухого веса происходит синтез макроэргических соединений и кислоторастворимый органический фосфор не разрушается, т. е. происходит не только распад, но и процесс синтеза. Наоборот, у гомеогидровых растений при сильном обезвоживании происходит не переход в мезабиоз, а денатурация и коагуляция полимеров протоплазмы, приводящая к различным повреждениям и даже гибели растений. Наряду с Вальтером [Walter, 1967] мы уже отмечали, что даже при небольшом увлажнении семян они переходят в состояние органического покоя, а не мезабиоза. Пойкилоксерофиты из криптобиоза при увлажнении переходят в биоз без всякой промежуточной фазы — мезабиоза.

А. М. Голдовский [1981] очень правильно подчеркивает, что семена находятся не в состоянии покоя, а в анабиозе (криптобиозе). Он также прав, что анабиозу в современной биологической литературе уделяется слишком мало внимания. В то же время мы не согласны с тем, что к анабиозу способны очень многие организмы. Круг их довольно ограничен. Однако споры, семена, многие плоды в порядке рекапитуляции почти все обладают способностью впасть в криптобиоз.

Мы не можем принять упрек автора в наш адрес, что мы не изучили механизм передачи энергии структурами клетки при высыхании. В настоящее время нет соответствующих методик для изучения этого вопроса.

Подводя итоги, мы можем отметить, что в фазу созревания семян обмен веществ носит пойкилоксерофитный характер, а не только характер изменения водообмена, как это отметили Е. М. Жданкина и Н. И. Антипов [1968].

В эволюционном процессе шли как бы две линии развития: пойкилогидровости и гомеогидровости. Первое направление проявилось по биогенетическому закону у голосеменных и покрытосеменных растений в фазе созревания семян.

Мы [Генкель, Пронина, 1969] внесли небольшое изменение в классификацию А. М. Голдовского: «жизнедеятельное состояние» заменили термином «жизнеспособное», но не активное состояние.

Приводим нашу несколько видоизмененную классификацию состояний организма.

А. Жизнедеятельное состояние:

- 1) биоз;
- 2) гипобиоз (состояния покоя):
 - а) органический покой;
 - б) глубокий покой;
 - в) вынужденный покой.

Б. Жизнеспособное состояние:

- 1) гемикриптобиоз (у некоторых семян);
- 2) криптобиоз:
 - а) пойкилоксерофиты;
 - б) большинство семян.

ВЫВОДЫ

Семена и многие плоды большинства растений находятся не в состоянии покоя, а в криптобиозе. Здесь наблюдается явление рекапитуляции. В фазу созревания семян происходит их сильное обезвоживание, возрастает количество органического кислоторастворимого фосфора, содержащего макроэргические соединения, и происходит процесс гелефикации протоплазмы. Большинство семян претерпевает процесс плазматонотаксии. Процесс плазматонотаксии не тождествен с процессом обособления протоплазмы в состоянии глубокого покоя, так как в обоих случаях наблюдается неодинаковое агрегатное состояние протоплазмы. В состоянии глубокого покоя протоплазма сохраняет характер вязкой жидкости, а в состоянии криптобиоза — плотного геля.

Благодаря малому содержанию воды, высокой вязкости протоплазмы, перешедшей в состояние геля, и отсутствию метаболизма семена обладают высокой пассивной устойчивостью к окружающим неблагоприятным условиям (влиянию высоких и низких температур).

Состояние криптобиоза близко периоду органического покоя, т. е. покоя, в котором протекают весьма глубокие физиолого-биохимические процессы, обуславливающие весенний рост растений. Однако это не тождественные процессы. Семена многих плодовых и древесных культур нуждаются для нормального роста в органическом покое, который протекает в процессе стратификации. В естественных условиях органический покой они проходят в процессе послеуборочного дозревания до окончательного перехода в криптобиоз или во время их пребывания зимой под снегом.

Семена, не имеющие плазматонотаксии и сохраняющие плазмодесмы, находятся, по нашему представлению, в особом

состоянии — гемикриптобиозе, характеризующемся переходом протопласта в плотный гель с сохранением плазмодесм. Семена быстро теряют всхожесть при подсыхании в связи с разрывом плазмодесм. Такие семена характерны для большинства ив, осины и кофе. Семена этой группы очевидно проходят органический покой также до созревания. Весь жизненный цикл и образование плодов и семян у этих растений проходят в очень ускоренном темпе.

Между криптобиозом семян и аналогичным состоянием у пойкилоксерофитов имеются все же существенные различия. У многих видов растений их семена и плоды содержат ингибиторы и ряд приспособлений, затрудняющих их прорастание (семена, прорастающие только на свету или в темноте). Это приспособление возникло, очевидно, в процессе эволюции в связи с тем, что многие семена рассчитаны на распространение не только в пространстве, но и во времени.

Состояния покоя и криптобиоза не являются тождественными состояниями. Прежде всего их отличает агрегатный состав содержимого клеток. В криптобиозе идет процесс гелефикации протоплазмы, а в покое внутреннее содержимое клеток имеет характер вязкой жидкости. Интенсивность дыхания и активность ферментов в покое сильно замедляются, а в криптобиозе весь обмен сублимируется и сохраняется лишь его потенциальная взаимосогласованность.

Криптобиозом называется особое состояние организма, при котором он не проявляет активной жизнедеятельности, но остается жизнеспособным благодаря сохранению ферментов и целостности своих нефункционирующих структур (мембран) и потенциальной согласованности обмена.

ЕДИНАЯ СОПРЯЖЕННАЯ И КОНВЕРГЕНТНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Теория эволюции Ч. Дарвина доказала единство происхождения всего мира организмов, т. е. микроорганизмов, растений, животных и грибов. В работах Дарвина наметилось два направления: 1) общность многих функций у растений и животных и 2) специальные приспособления и особенности животных и растений к окружающим условиям. Казалось бы, оба эти направления должны были получить одинаковое право на развитие. Однако мысль исследователей пошла главным образом в первом направлении.

Одним из продолжателей Дарвина был индийский физик и физиолог растений Джегдиш Чандра Бос, который также пришел к выводу об общности ответных реакций у животных и растений.

Представление Боса об однотипности ответных реакций организма на окружающие условия нашло свое продолжение на клеточном уровне в области цитологии в теории Д. И. Насонова и В. Я. Александрова [1940].

По теории Д. И. 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 одни и те же изменения в следующей последовательности: 1) изменения степени дисперсности протоплазмы в сторону ее уменьшения; 2) изменения проницаемости протоплазмы в сторону повышения; 3) денатурация белков протоплазмы; 4) паранекротические изменения ядра; 5) коагуляция протоплазмы.

Постараемся на ряде примеров показать, что дело обстоит не так просто. При более глубоком анализе можно видеть, что реакция оказывается более сложной и совсем не монотонной. Концепция о том, что ответные реакции растений на неблагоприятные окружающие условия протекают однотипно, сложилась в основном при изучении повреждений и гибели растений, а мнение, что ответная реакция организма сложнее и состоит как из неспецифических, так и специфических реакций, возникло при изучении адаптационных изменений, где специфические ответы растения явно выступают на первый план. Так, например, продуктивность растений проса при солевом закаливании 3%-ным раствором хлористого натрия увеличивалась на фоне хлоридного засоления и снижалась на сульфатном засолении. Ю. А. Урман-

цев [1979] следующим образом трактует вопрос о специфических и неспецифических ответных реакциях растений: «Ответные реакции растений на действие разных неблагоприятных условий, по крайней мере в ряде случаев, могут предстать в виде специфических реализаций одной и той же закономерности. Кстати, именно так обстоит дело с известными в литературе многочисленными колоколообразными кривыми, выражающими зависимость тех или иных функций растения от действия того или иного неблагоприятного фактора, кривыми, имеющими одну и ту же форму колокола, но тем не менее достоверно отличающимися друг от друга своими амплитудами, высотами и скошенностями (координатами). Обоснованная же на подобного рода данных концепция о единой устойчивости растений действительно была бы истинной, если бы во всех случаях — для всех функций растения и всех неблагоприятных условий — исследователи получали бы один и тот же „колокол“, или что то же, совокупность совмещающихся по своим координатам „колоколов“.

В целом же, исходя из философских соображений, мы всегда должны ожидать открытия специфического лишь как особенного проявления общего.

Метафизическую дилемму либо „специфично“, либо „неспецифично“ придется заменить диалектическим синтезом — „специфическим как особенным проявлением общего» (с. 1241).

Нам кажется, что предложенное Ю. А. Урманцевым решение, объединяющее положение об общем и специфическом в устойчивости растений к неблагоприятным окружающим условиям, вполне удовлетворительно объединяет обе указанные выше точки зрения.

В. Я. Александров [1975] трактует свой большой материал по влиянию температуры на животные и растительные организмы с позиций неспецифической реакции организмов на влияние повышенных температур.

В своей работе Г. В. Удовенко [1979] также развивает взгляд на устойчивость как на неспецифическую реакцию. Мы не согласны с его выводом о том, что все реакции растений на любой стресс однотипны. К этому же взгляду Г. В. Удовенко присоединяется в своей статье М. Таирбеков [1977]. В отношении сильных повреждений и гибели растения это в конечном счете может быть и так, но в отношении путей адаптации дело обстоит значительно сложнее. Адаптации идут очень разными путями. Например, закаленное к хлоридам растение уже не отличается высокой устойчивостью к сульфатному засолению. Пойкилоксерофиты, для которых обезвоживание и переход в криптобиоз являются нормой реакции, при быстром высыхании повреждаются и даже гибнут. Конечный вывод Удовенко, что адаптация к экстремальным условиям среды — сложный комплекс процессов, координируемых системой саморегуляции организма, несомнен-

но, правилен, но не самый конечный тезис о его однотипности при разных воздействиях.

Следует отметить, что наши представления о наличии неспецифической и специфической устойчивости разделяют Ф. А. Полимбетова и П. К. Мамонов [1980].

Остановимся на вопросе адаптации растений к неблагоприятным факторам окружающей среды. Значительный интерес представляют работы В. А. Соловьева [1966, 1969] по адаптации растений к засолению, выполненные в нашей лаборатории. Автор срезал кончик корня у тыквы и получал у нее разветвленную корневую систему. После этого он разделял корневую систему на две пряди, из которых одна находилась в питательной смеси + засоление 0,1 М NaCl, а другая — в воде или в питательном растворе Тотингема. При подобной постановке опыта растение восстанавливало свой рост, нормально снабжалось калием и, очевидно, другими минеральными веществами. Количество натрия уменьшалось в этом варианте или даже наблюдалось его выделение корневой системой. Снабжение водой на 87–94% происходило через прядь корней в варианте из незасоленного раствора.

Распределение калия и натрия у растений при изолированном питании приближается к таковому на незасоленном фоне. Прядь корней на засолении интенсивно поглощает натрий, но не создается его избытка, так как часть поглощенного натрия выделяется в паружную среду корнями пресной пряди. В. А. Соловьев считает, что обеспеченность элементами минерального питания определяет жизнеспособность растения в условиях засоления. С нашей точки зрения, эти работы объясняют неодинаковое развитие растений, обычно наблюдаемое на засолении, где одни растения почти нормальны, а многие крайне угнетены. Очевидно, у первых часть корней благодаря пестроте почвенного покрова попадает в малозасоленные или даже пресные условия и способствует адаптации растения к засолению.

В. Ф. Альтергот [1968] отмечает, что формирование жароустойчивости растений протекает при чередовании процессов нарушения обмена и деструкции структур под влиянием экстремальных температур и последующего «ростового обращения» этих нарушений, приводящего к перестройке и повышению устойчивости. По нашему мнению, такая обратимость может быть отмечена при минимальных разрушениях структур и, вероятно, связана в основном с запасными веществами клетки, а не с цитоплазматическими мембранами. Зашедшие далеко разрушения уже не вызывают подлинной репарации. Об этом свидетельствует и В. Ф. Альтергот [1968], который наблюдал, что лизис в клетке, в частности кариолизис, уже не приводил к восстановлению всей организации клетки.

Штокер [Stocker, 1958] описывает две фазы ответной реакции растений на обезвоживание, которые он устанавливает по изменению вязкости протоплазмы у растения *Lamium maculatum*: 1) фаза реакции и 2) фаза реституции. Штокер отмечает, что в фазе реакции вязкость протоплазмы обнаруживает двухфазную реакцию, т. е. вязкость цитоплазмы сначала падает, затем в течение трех дней повышается, достигая исходной величины, и за десять дней превышает исходную величину в 3 раза — это соответствует фазе реституции и представляет ответную защитную реакцию организма. После оводнения величина вязкости падает до первоначального значения.

Мы считаем, что ответная реакция растения на неблагоприятные условия имеет более сложный характер. По нашему представлению, в фазе реакции происходит изменение метаболизма, приводящее к усилению гидролитических процессов и гидролизу запасных веществ, которые используются в направлении адаптации (закаливания). Закаливание связано с перестройкой конституционных веществ и мембранных структур. При длительном воздействии или более сильном начинается уже процесс повреждения, вызывающий вначале обратимые повреждения, а затем необратимые, которые ведут к угнетению и к частичным некрозам, а в дальнейшем и к гибели растений. Наша схема близка к представлениям В. Ф. Альтергота, но не идентична с ними. Штокер [Stocker, 1958] очень правильно отметил наличие закаливания, но несколько односторонне связал его только с вязкостью протоплазмы, оставив в стороне вопросы метаболизма. Предложенная нами схема связывает воедино как повреждающее действие, так и адаптационные реакции растений и позволяет оценить действующий фактор как положительное или отрицательное явление. Естественно, что при адаптационном процессе разворачиваются защитно-приспособительные реакции как неспецифического, так и специфического характера.

Одно из характерных свойств адаптации растений — это способность растений противостоять действующему неблагоприятному фактору в условиях, когда воздействие этого фактора еще не вызывает повреждений, но заставляет растение начать приспособительную перестройку своего внутреннего содержимого, перестройку мембран на новый уровень сопротивляемости, т. е. возникает новый гомеостазис (гетеростази́с). В. Я. Александров [1956] считал, что теплоустойчивость у растений возрастает под действием температур, близких к повреждающим.

Мы (см.: [Генкель, 1946]) получали закаливающий эффект для клубней картофеля сравнительно невысокими температурами (30—35°). П. Д. Бухарин [1958а, в] установил, что температуры порядка 30° вызывают закаливание пшеницы, а более высокие (43°) ведут уже в повреждениям. Н. А. Сатарова и Г. И. Улыбина [1960] установили, что луковицы тюльпана сорта Гольден

Харвест, хранившиеся в состоянии покоя при 5° оказались в период вегетации более холодоустойчивыми, а выдержанные при 25° были более жароустойчивыми.

Начнем изложение наших представлений по вопросу специфических защитно-приспособительных реакций на субмикроскопическом уровне. И. Н. Андреева и Г. М. Гринева [1969], которые изучали действие повышенной температуры и анаэробноза на субмикроскопическую структуру митохондрий, выяснили, что в обоих случаях митохондрии в конечном счете разрушались как под действием повышенных температур, так и от анаэробноза. Однако субмикроскопические картины результатов влияния этих различных факторов резко отличались друг от друга. При действии высокой температуры (45°) на митохондрии корней кукурузы происходит их набухание, просветление матрикса, везикуляция и уменьшение числа крист, а при действии анаэробноза — появление лентовидных и закрученных крист и некоторое уплотнение, а затем увеличение объема, везикуляция и увеличение числа крист. В начале воздействия фосфорилирующая активность в обоих случаях сохраняется, а затем при сильных повреждениях падает (полное разобщение окисления с фосфорилированием). В конце воздействия морфологические картины повреждений сближаются, в это время наблюдаются высокая степень набухания митохондрий, полное отсутствие матрикса, сохранение небольшого числа крист — везикул.

На основании многолетних исследований мы пришли к выводу, что растение обладает защитно-приспособительными реакциями, из которых некоторые носят общий неспецифический характер, а другие — специфический. Следует отметить, что характер ответных реакций очень зависит от интенсивности действующего фактора: при малой интенсивности его происходит обычная ответная реакция, при более значительной интенсивности этого фактора организм начинает защищаться от неблагоприятного воздействия и для этого мобилизует все имеющиеся у него средства. При этом в организме могут возникнуть и новые, до этого не развивавшиеся свойства.

Сложившееся в физиологии растений представление об единой устойчивости растений к разным экстремальным условиям мы не считаем правомерным. Мы отмечаем, что существует не один механизм устойчивости, объединяющий все ее виды, а они различны для засухо-, жаро-, соле-, холодо- и морозоустойчивости [Генкель, 1967]. Изучение вопросов устойчивости растений к экстремальным условиям привело к представлениям о том, что не только разные виды устойчивости обуславливаются неодинаковыми причинами, но даже борьба растения с засухой решается многими эколого-физиологическими группами растений по-разному. Можно отметить, что в природной обстановке растущие рядом растения различно реагируют на засуху. Иными словами,

их адаптация к одним и тем же факторам окружающей среды шла различными путями и в этом отношении нельзя говорить об адекватности приспособления растения к среде обитания. Оно будет адекватно лишь в отношении наследственной природы растения, которая и обусловила путь приспособления в том или другом направлении.

Иногда наблюдаются случаи, когда приобретенная организмом адаптация носит не однофакторный, а более сложный характер, возникает целый ряд защитно-приспособительных реакций и растение одновременно становится устойчивым к нескольким видам неблагоприятных условий окружающей среды. Отмечая подобные случаи, мы считаем их проявлением не единой устойчивости, а устойчивости сопряженной, которая в ряде случаев имеет место. Когда в организме в результате приспособления происходит изменение одного из свойств, то оно во многих случаях вызывает изменения и ряда других признаков, которые и становятся сопряженными с первым. В этом случае сопряженное свойство может быть очень отдалено от первичной реакции приспособления. «Подобного рода взаимосвязь между различными видами устойчивости можно назвать сопряженной устойчивостью, она может быть положительной или отрицательной» [Генкель, Кушниренко, 1966, с. 7].

Этим термином мы хотели подчеркнуть, что в ряде случаев наблюдается одновременная устойчивость не к одному, а к двум или нескольким видам неблагоприятных условий окружающей среды, например к холоду и засухе, к перегреву и обезвоживанию, к засухе и к высокому содержанию солей.

В данной главе мы хотим рассмотреть некоторые случаи сопряженной устойчивости на ряде примеров, наблюдавшихся нами в течение многих лет. Начнем наше изложение с наиболее изученного вопроса о предпосевном закаливании растений против засухи.

Как известно, предпосевное закалывание приводит к повышению устойчивости не только к обезвоживанию, но и к перегреву [Генкель, 1956]. В данном случае необходимо выяснить причины одновременного повышения устойчивости к этим факторам. Основные свойства, повышающие способность растения выносить обезвоживание, — это высокая эластичность цитоплазмы, большая водоудерживающая способность, повышение интенсивности метаболизма (фотосинтез, дыхание, активность ферментов), приводящее к образованию метаболической воды в период засухи, лучшее сохранение синтетических реакций в это время и особенно в период репарации. В отношении жароустойчивости такими свойствами будут повышенная вязкость цитоплазмы, лучшее сохранение синтетических реакций, связывание образующегося аммиака в амиды [Альтергот, 1968; Mothes, 1955; Петинев, Молотковский, 1956, 1957], повышенная активность глютаминсинте-

тазы [Тихомирова, 1980], увеличение интенсивности водообмена при наличии достаточного количества воды в почве. Как известно, закаленные растения имеют одновременно повышенный метаболизм, повышенную эластичность и вязкость цитоплазмы и сохраняют синтетические реакции на более высоком уровне во время действия засухи и особенно в период репарации. Энергетический уровень закаленных растений находится на более высокой ступени. Это обстоятельство и обуславливает, с нашей точки зрения, повышенную активность и интенсивность процессов обмена у закаленных растений (повышенное содержание кислоторастворимого органического фосфора, увеличение содержания нуклеиновых кислот и легкорастворимой фракции хроматина в ядрах). Одновременно с этим в процессе адаптации идет и изменение структуры мембран, повышение их прочности (тилакоидов хлоропластов, крист митохондрий, ретикулума) [Генерозова, 1978; Андреева, Куркова, 1964; Андреева, 1971; Merinos, Fife, 1972]. Все это и создает более интенсивный обмен и обуславливает неспецифическую реакцию (стимуляционный эффект). Некоторые из измененных свойств приводят к специфическому повышению способности растения выносить обезвоживание (большая стабильность мембран и большая эластичность цитоплазмы), другие неспецифические условия, например повышенный обмен, ведут к увеличению метаболической воды, дыхания в период засухи. Повышенная вязкость цитоплазмы не играет значительной роли в способности выносить обезвоживание, но является важным фактором повышения жароустойчивости. При действии солей кальция, повышающих жароустойчивость, попутно возникают и другие реакции (снижение обмена), которые приводят к повышению солеустойчивости. Мы хотим подчеркнуть, что вряд ли целесообразно применять предпосевное воздействие одновременно к ряду факторов. Надо всегда брать лишь ведущий фактор. Весьма вероятно, что во многих случаях направленные противоположно защитные реакции могут друг друга нейтрализовать и в конечном итоге мы не получим ожидаемого эффекта, например одновременное применение закаливания против засухи, повышающее обмен, и солевое закаливание к хлоридам, понижающее метаболизм. Все же, например, наши опыты [Генкель и др., 1979] по влиянию ретарданта ССС на закаленные к засухе растения вызвали, помимо снижения ростовых процессов, углубление узла кущения и некоторое повышение жароустойчивости.

Сейчас перед исследователем возникают новые задачи — проследить более тщательно реакцию сопряжения свойств. В очень многих случаях при диагностике сортов на их устойчивость к обезвоживанию и перегреву эти свойства совпадают. Однако мы установили [Генкель, 1956], что у пшеницы сорта Пиротрикс в начальных фазах онтогенеза сопряжения в отношении устойчивости к перегреву и обезвоживанию не наблюдается или, вернее,

оно носит отрицательный характер, который, однако, сменяется на положительный во второй половине онтогенеза.

Коснемся вопроса об отрицательной сопряженной устойчивости. В начале июня 1950 г. (в ночь со 2-го на 3-е июня) в Каменной степи наблюдались очень редкие в это время года заморозки — до -2° . Еще раньше (8 мая 1950 г.) наблюдались более сильные заморозки — до -6° . Однако эти первые заморозки сильно сказались на яблонях, которые в это время цвели, и прошли почти бесследно для зерновых культур, очень слабо повредив подсолнечник. Вторые, более слабые, заморозки вызвали заметные повреждения яровой пшеницы 'Лютесценс 62' и ячменя 'Нутанс'. Было отмечено, что наиболее пострадали пшеница и ячмень, находившиеся в фазе кущения, и наименее — в фазе трубки. Пшеница 'Лютесценс 62' в фазу кущения имела следующее число поврежденных растений¹: 29 было повреждено средне и 38 сильно, а в фазу трубки — 30 средне и 15 сильно.

Таким образом, оказалось, что вопреки распространенному вполне правильному мнению [Сказкин, 1961] о высокой чувствительности растения в критическом периоде в фазе выхода в трубку (начало критического периода) пшеница и ячмень были повреждены сильнее в фазу кущения, а не в критический период [Генкель и др., 1952]. Анализ данного явления выяснил его причину. Ранее нами было установлено, что вязкость протоплазмы выше в фазу кущения, чем в фазу цветения. Далее мы показали, что вязкость протоплазмы у однолетних и двулетних растений возрастает до фазы кущения, затем падает в фазу цветения и опять повышается с началом созревания [Генкель, Барская, 1962].

У ржи, находившейся в это время в фазе цветения—колошения, листья почти не пострадали, а в первую очередь пострадали колосковые чешуи, как имевшие наибольшую вязкость цитоплазмы. Измерение вязкости плазмолитическим методом (по времени перехода вогнутого плазмолита в выпуклый) показало, что она равнялась в листьях 10 мин, в колосковых чешуях — 3 ч 50 мин, а в завязи — 40 мин (которая пострадала значительно меньше, чем колосковые чешуи). В то же время закаленный к засухе подсолнечник сорта Ждановский 8281, имевший более вязкую цитоплазму и еще не достигший фазы бутонизации, пострадал значительно сильнее контрольного. Если на контрольных делянках было повреждено 19% растений, то на делянках с закаленными растениями — 57%. Определенная нами вязкость

¹ Сравнение этих двух выборочных долей вариант (29 и 38 с 30 и 15 повреждениями соответственно в фазы кущения и трубкования) посредством ϕ -преобразования Фишера с последующим использованием ϕ -критерия (аргумента нормального распределения) дало вероятность достоверности различия $P > 99\%$.

протоплазмы у подсолнечника составляла у контрольных 27 мин, а у закаленных — 36 мин [Генкель и др., 1952].

Закаленный картофель, имевший более высокую вязкость протоплазмы, пострадал сильнее, чем контрольный. Отдельные экземпляры закаленного картофеля погибли полностью, чего не наблюдалось в контроле.

Из этих данных мы сделали вывод, что вязкость протоплазмы падает в листьях во время критического периода, а у генеративных органов она, наоборот, сохраняется на очень высоком уровне. Таким образом, оказалось, что, несмотря на высокую чувствительность в критическом периоде, благодаря пониженной в это время вязкости протоплазмы растения оказались более устойчивыми к заморозкам.

Действие пониженных температур воздуха и почвы на всходы яровых пшениц мы наблюдали в Троицком лесостепном заповеднике [Генкель, Колотова, 1938]. В период от посева 27—30 апреля до всходов, которые появились 9—12 мая мы наблюдали в некоторые дни снижение температур почвы до -14° до появления всходов и до $5,4^{\circ}$ в момент появления всходов, температур воздуха — до $-11,2^{\circ}$ до появления всходов и $6-4^{\circ}$ в момент появления всходов. Это снижение температуры привело к резкому уменьшению числа растений в поле. Последнее видно из табл. 8. В эту фазу развития вязкость цитоплазмы еще не сильно поднялась у закаленных растений, а осмотическое давле-

Таблица 8. Число растений в рядке длиной 0,5 м у различных сортов яровых пшениц

Сорт	Почва	Вариант	$M \pm m$	Среднее квадратичное отклонение	Достоверность разницы
0321	Глубокостолбчатый солонец	Контроль	21,7±1,8	3,6	7,4
		Закалка	31,2±1,1	2,2	
0111	То же	Контроль	18,2±1,6	3,3	4,3
		Закалка	29,2±2,0	4,1	
010	»	Контроль	27,7±2,3	4,6	3,4
		Закалка	32,5±2,5	5,0	
0321	Чернозем	Контроль	27,7±1,5	1,3	3,8
		Закалка	32,5±1,4	3,3	
0111	»	Контроль	18,5±1,3	3,7	3,4
		Закалка	35,0±1,4	3,9	
	»	Контроль	23,0±1,0	2,8	3,3
		Закалка	27,7±0,7	1,9	

ние было у них несколько выше, что, очевидно, и привело к уменьшению в них количества льда, т. е. закаленные, помимо своей засухоустойчивости, дали положительную реакцию относительно заморозкоустойчивости¹.

Хорошим примером сопряженной устойчивости является одновременное повышение жароустойчивости и солеустойчивости у проса сорта Кремовый, который перед посевом подвергался обработке 1/40 М CaCl_2 . Известно, что таким способом Холодный и Занкевич [Cholondпу, Sankewitsch, 1933] повышали вязкость протоплазмы у чешуй обыкновенного лука. Действительно, вязкость цитоплазмы, определенная плазмолитическим путем, возросла в фазе выхода в трубку у контрольных растений проса до 60 мин, а у опытных — до 90 мин. В течение вегетационного периода температурный порог коагуляции белков возрос на 2–3°. Одновременно возросла устойчивость клеток к обезвоживанию. Так, например, после шестичасового выдерживания в эксикаторе у контрольных растений в фазе трубки мы обнаружили в поле зрения микроскопа 53,5 живых клеток, а у опытных — 64,2. Поднялась и солеустойчивость растения. У растений проса в фазу трубки после шестичасового пребывания в молярном растворе NaCl обнаружено в контроле 28 живых клеток, а в опыте — 45. Таким образом, мы наблюдали одновременное повышение способности растений выносить перегрев, обезвоживание и засоление. Попробуем проанализировать причины подобной сопряженной устойчивости. Обработки CaCl_2 влияют на вязкость протоплазмы, с которой в растениях связана жароустойчивость, очевидно, повышается и эластичность протоплазмы, позволяющая лучше переносить обезвоживание. В данном случае мы эластичность не определяли, но это следует из того, что опытные растения лучше выносили плазмолиз. Наконец, большая солеустойчивость связана с некоторым уменьшением интенсивности обмена, что видно по более высокой вязкости протоплазмы и по снижению транспирации у опытных растений в наиболее жаркие часы дня.

А. Кашлан [Кашлан, 1966] описал интересный случай сопряженной устойчивости на примере табака (*Nicotiana tabacum*). Выращенный в вегетационных опытах табак подвергался предпосевному закаливанию против засухи. Он обнаружил повышенную засухоустойчивость и одновременно сульфатоустойчивость и пониженную хлоридоустойчивость. Более подробный анализ показал, что улучшение роста и продуктивности на сульфатном засолении у закаленных к засухе растений связано не с повышением сульфатоустойчивости, а с их повышенной жароустойчивостью, так как контрольные растения сильно снижают свою жароустойчивость на сульфатном засолении почвы. На хлоридном

¹ Тогда мы неправильно писали о морозоустойчивости.

засолении снижение хлоридоустойчивости у закаленных к засухе растений связано с их повышенным метаболизмом, большим поглощением солей и более развитой корневой системой (больший объем и поверхность поглощения корней).

В данном примере наблюдается положительная сопряженная реакция закаленных к засухе растений к недостатку воды и одновременно к засолению почвы сульфатами и отрицательная реакция к хлоридному засолению. Таким же характерным примером отрицательной сопряженной устойчивости является реакция растений, прошедших солевое закаливание к одному из видов засоления, при культивировании их на другом типе засоления. Впервые Баталин [Batalin, 1885], затем Б. А. Келлер [1940] и М. Д. Кушниренко [1950] показали, что галофиты реагируют на качество засоления и их адаптация на различных видах засоления идет неодинаково. Б. П. Строгонов [1962] создал концепцию о приспособлении растений к разнокачественному засолению не только для галофитов, но и для гликофитов.

Мы разработали метод солевого закаливания не только для сульфатно-хлоридного засоления, но и для хлоридно-сульфатного [Генкель, 1960], а также для карбонатного (содового) [Генкель, Иваницкая, 1967].

Кроме понятия сопряженной устойчивости мы вводим и понятие конвергентной устойчивости.

Как известно, конвергенция — это наблюдаемое сходство различных организмов obligatory одинаковым условиям существования — одинаковому давлению отбора.

Помимо типичных случаев конвергенции, мы можем условно дать случаи нетипичной конвергенции, когда неодинаковые экстремальные воздействия приводят к одинаковым результатам. Эти данные подчеркивают очень сложный характер приспособительной реакции у растений.

Таким образом, по нашему мнению, конвергенция не всегда связана с одинаковыми условиями существования, а может появляться и при разных воздействиях экстремальных факторов. Мы [Генкель, Окнина, 1964] обнаружили, что жароустойчивость древесных пород после их адаптации к неблагоприятным условиям зимы увеличивается. Основанием этой повышенной жароустойчивости, по-видимому, является сильное обезвоживание протоплазмы в зимний период и защитные действия тех липидов, которые находятся на поверхности протопласта.

Заппер [Sapper, 1935] описала случаи появления высокой жароустойчивости у весенних эфемеров под влиянием низких положительных температур и у ксерофитов под влиянием высокой температуры. У многих ксерофитов и мезофитов повышение вязкости цитоплазмы возникает как от повышенной, так и от пониженной температуры. В первых под влиянием пониженной температуры устойчивость к заморозкам падает, а при действии

повышенной температуры повышается жароустойчивость, т. е. реакция растения оказывается положительной.

Случаи, когда различные воздействия на разные эколого-физиологические группы растений приводят к одинаковому результату, мы можем назвать нетипичной, конвергентно сходящейся устойчивостью. Кроме того, имеются случаи расходящейся устойчивости, когда одинаковое воздействие приводит к неодинаковому эффекту. По данным Заппер [Sapper, 1935], при выдерживании водных растений валлисперии и элодеи при 25–30° первая понижает, а вторая повышает свою жароустойчивость.

Из всего приведенного выше нам кажется очень важным, что выдвигаемые нами понятия о сопряженной, конвергентной сходящейся и расходящейся устойчивости не только констатируют случаи одновременной устойчивости к нескольким экстремальным влияниям, но и случаи одинаковой реакции на различные воздействия окружающей среды и разной реакции на одни и те же условия. Таким образом, анализ сопряженной конвергентной устойчивости выясняет не коррелятивную, а причинную зависимость между воздействиями неблагоприятных условий и защитно-приспособительными ответными реакциями организмов.

ВЫВОДЫ

Действие любого неблагоприятного экстремального воздействия окружающей среды вызывает ряд ответных защитно-приспособительных реакций, часть из которых носит общий неспецифический характер, а другие — специфичный к данному условию. Эти реакции характерны для всех гомеогидровых растений в отличие от пойкилогидровых.

Одна из характерных черт адаптации растений — это способность противостоять действующему неблагоприятному фактору, когда воздействие этого фактора еще не вызывает повреждений, а заставляет растение начать приспособительную перестройку мембран и всего организма на новый уровень сопротивления, т. е. возникает гетеростазис. Иными словами, закаливание проходит не через повреждения, а путем изменения структуры и ряда физиолого-биохимических процессов.

При изучении процессов устойчивости иногда наблюдаются случаи одновременной устойчивости к двум или нескольким ее видам. Анализируя ряд подобных фактов, мы сформулировали понятие о сопряженной устойчивости, которая может быть положительной или отрицательной. Типичным примером сопряженной устойчивости являются предпосевно-закаленные против засухи растения, которые лучше контрольных переносят не только обезвоживание, но и перегрев. В каждом отдельном случае необходимо проанализировать причины сопряженной устойчивости. В случае предпосевного закаливания это повышенная вязкость

протоплазмы, в значительной мере обуславливающая способность выносить перегрев, высокая эластичность протоплазмы, увеличенная интенсивность метаболизма и сохранение высокой синтетической способности растений.

Ответ растения на неблагоприятные воздействия состоит из нескольких этапов: фазы реакции, в которой в случае обезвоживания и перегрева происходит гидролиз запасных углеводов и белков; фазы закаливания, в которой метаболиты используются в направлении адаптации (закаливания), происходящей перестройки конституционных веществ и мембран; фазы повреждения, когда после использования запасов начинаются уже некротические процессы в мембранах, вначале обратимые, а затем необратимые, приводящие к частичным и полным некрозам.

К конвергентной устойчивости мы относим два случая: 1) типичную конвергенцию, когда устойчивость различных организмов обусловлена одинаковыми условиями существования, и 2) нетипичную, когда разные условия приводят к одинаковому результату, например высокая жароустойчивость древесных пород зимой, связанная с их обезвоживанием и накоплением липидов на поверхности протопласта.

Наблюдаются случаи расходящейся нетипичной конвергентной устойчивости, когда одинаковое воздействие приводит к неодинаковому результату.

ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ КСЕРОФИТОВ

В этой главе мы 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). Особенности строения и биологии суккулентов настолько отчетливо видны, что и морфологически отличным от них ксерофитам (склерофитам) стали приписывать те же свойства. Например, Шимпер [Schimper, 1898] считал основной особенностью ксерофитов низкую интенсивность транспирации, т. е. экономное расходование воды. С 1916 г., с момента появления работ 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. Н. А. Максимов [1926, 1952] экспериментально показал, что ксерофиты, за исключением суккулентов, транспирируют или одинаково, или в большинстве случаев даже сильнее, чем мезофиты. Камерлинг (см.: [Генкель, 1946]), открывший сильно транспирирующую группу ксерофитных растений (казуарины), выделил их в группу псевдоксерофитов. Группа псевдоксерофитов Камерлинга, несомненно, соответствует установленной нами позднее группе гемиксерофитов. Название псевдоксерофитов мы отнесли к входящим от засухи эфемерам и эфемероидам. Следует отметить, что физиологи после работ Н. А. Максимова обратили основное внимание на транспирационный критерий и оставили в тени другое его очень важное положение о засухоустойчивости как способности растения выносить длительное обезвоживание.

Фолькенс [Volkens, 1884, 1887] установил большое разнообразие анатомических приспособлений у растений пустыни. Он отметил ряд видов сем. *Chenopodiaceae* и *Cruciferae*, которые, обладая тонкой кутикулой, могут впитывать паробразную воду. К этому мнению присоединился Л. С. Литвинов [1932], а также Л. Н. Бабушкин [1960], который показал, что поглощение паров воды листьями томатов и картофеля весьма вероятно. Наиболь-

шая наблюдавшаяся интенсивность поглощения паров воды была 6,25 л/дм² в час. Поглощение наблюдалось на свету, в темноте и в разное время дня. После исследований Н. А. Максимова [1926] появилось значительное число монографий и обзорных работ по экологии и физиологии ксерофитов и мезофитов [Туманов. Цит. по кн.: Генкель, 1946; Васильев, 1931; Кокина. Цит. по кн.: Генкель, 1946; Алексеев, 1948; Генкель, 1967; Сисакян, 1940; Литвинов, 1951; Василевская, 1954; Петин, 1959; Проценко и др., 1975; Тарчевский, 1964; Гусев, 1959; Сказкин, 1961; Шматько, 1974; Слухай, Ткачук, 1978; Полимбетова, Мамонов, 1980; Альтергот, 1981; Stocker, 1928; Huber, 1935]. В работах по ксерофитам [Васильева. Цит. по кн.: Генкель, 1946; Григорьева, 1955] было показано наличие различных по интенсивности транспирации ксерофитов.

В недавно вышедшей работе Левита [Levitt, 1980] рассмотрена устойчивость к различным неблагоприятным факторам окружающей среды.

Мы [Генкель, 1946] подошли к изучению ксерофитов с эколого-физиологической точки зрения, принимая во внимание не только транспирационный критерий, но и другие свойства и признаки (строение и распределение корневой системы, содержание воды, дневной и остаточный водные дефициты, водоудерживающую способность, возможность выносить перегрев, температуру листьев, осмотическое давление, интенсивность дыхания). Такое комплексное изучение дало возможность более глубоко подойти к пониманию экологии и физиологии ксерофитов.

В результате исследований были выявлены две группы ксерофитов, резко отличающиеся друг от друга по интенсивности транспирации и другим свойствам: слабо транспирирующие и интенсивно транспирирующие формы. К первой группе относятся такие растения, как *Veronica incana*, *Aster villosus*, *Artemisia glauca* и другие эвксерофиты. К группе интенсивно транспирирующих форм принадлежат растения, исследованные в опытах Максимова (*Falcaria rivini*, *Salvia dumetorum*), которые мы предложили назвать гемиксерофитами.

Из данных табл. 9 хорошо видно, что у гемиксерофитов интенсивность транспирации значительно выше, чем у эвксерофитов.

Гемиксерофиты не выносят большого водного дефицита, 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 1,5–2 суток.

Дальнейшее изучение этих двух групп привело к установлению и других особенностей, подчеркивающих их большое различие. Оказалось, что первый тип ксерофитов — эвксерофиты — в отличие от второго типа — гемиксерофитов — способен хорошо

переносить высокие дневные и остаточные водные дефициты (табл. 10).

При изучении жароустойчивости ксерофитов мы искусственно снижали транспирацию, завертывая листья растений в целлофановые конверты и выставляя их на прямой солнечный свет. В результате у гемиксерофитов *Falcaria rivini* и *Salvia dumetorum* мы наблюдали характерные пятна запала (побурение отдельных мест листа) и никогда не получали этого эффекта у эвксерофитов (*Artemisia glauca*, *Veronica incana*). Таким образом, нам удалось показать различную жароустойчивость этих двух групп ксерофитных растений. Иными словами, жароустойчивость гемиксерофитов основана на высокой интенсивности транспирации, а эвксерофиты являются подлинно жароустойчивыми растениями, которые могут переносить более высокие температуры своего тела без заметных повреждений.

Изучение характера корневой системы у обеих групп показало, что гемиксерофиты имеют корневую систему, очень глубоко идущую в почву (*Salvia*), иногда до грунтовой воды (*Falcaria*), у эвксерофитов же она находится на небольшой глубине (50—60 см), но очень сильно разветвлена.

Показано, что для эвксерофитов характерны более высокая вязкость и эластичность цитоплазмы 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 цитоплазмы у группы гемиксерофитов оказались очень невысокими. У резака *Falcaria rivini* обрыв протоплазмы при центрифугировании (1000—1500 об/мин) 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

Таблица 9. Интенсивность транспирации у ксерофитов

Способ расчета	Часы наблюдений			
	9—10	13—14	16—17	18—19
<i>Falcaria rivini</i>				
В 1 ч на 1 г сырого веса	0,90	0,91	1,29	0,31
Содержание воды, %	104	114	166	40
<i>Artemisia glauca</i>				
В 1 ч на 1 г сырого веса	0,22	0,05	0,24	0,19
Содержание воды, %	35	9	38	29

протоплазмы в это время происходит уже через 1—3 мин у резака и через 5—6 мин у шалфея. Напротив, эвксерофиты имеют гораздо более высокие величины эластичности протоплазмы. У таких эвксерофитов, как *Aster villosus* или *Veronica incana*, обрыв протоплазмы происходит через 20—30 мин и больше. Особенно интересно отметить отсутствие снижения эластических свойств протоплазмы у эвксерофитов во время цветения; скорее даже наоборот, наблюдается некоторое ее повышение.

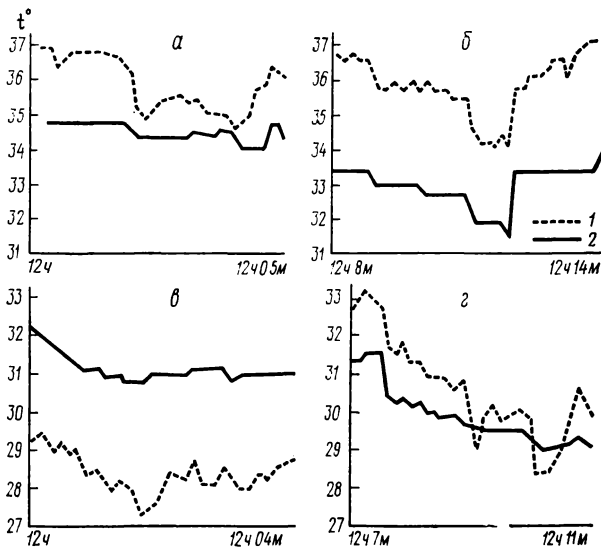
Видимо, естественный отбор в этой группе растений шел в направлении создания высокой устойчивости и в период цветения, так как, не имея глубоко идущей корневой системы, эти растения выработали способность цвести в период плохого снабжения водой в середине и в конце лета. Очевидно, у крайних форм ксерофитов — эвксерофитов — в процессе эволюции выработалось новое свойство — способность не снижать устойчивости к обезвоживанию в критический период. Таким образом, вряд ли можно 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 не способны 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.

А. П. Володин [1951] подтвердил эти данные, измеряя температуру листьев при помощи термопар. Результаты измерений, проведенных А. П. Володиным, приводятся на рис. 6. Прежде всего следует отметить, что четкие различия между температурами геми- и эвксерофитов он получал лишь в условиях хорошей

Таблица 10. Содержание воды и дневной водный дефицит у ксерофитов [Генкель, 1946]

Вид	11/VIII		14/VIII		20/VIII	
	Содержание воды, %	Водный дефицит, %	Содержание воды, %	Водный дефицит, %	Содержание воды, %	Водный дефицит, %
Гемиксерофиты						
<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
Эвксерофиты						
<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



Р и с. 6. Температура листьев у ксерофитов

а — *Veronica*; б — *Salvia*; в — *Falcaria*; 2 — *Artemisia*; 1 — температура листа; 2 — температура воздуха

инсоляции. В пасмурные дни температуры листьев у изученных растений приближались к температуре окружающего воздуха. Из рис. 6 видно, что температура листьев эвксерофита *Veronica* выше температуры окружающего воздуха, несколько выше она и у гемиксерофитов *Salvia*. Для выяснения охлаждающего влияния транспирации растения заворачивались в целлофановые конверты.

Температура листьев у эвксерофитов *Veronica incana* и *Artemisia glauca* всегда была выше, чем у гемиксерофитов *Falcaria* и *Salvia*. Так, например, при температуре воздуха 29–30° (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° (13/VI 1939 г.) температура листа *Artemisia* оказалась на 1° выше, а листа *Falcaria* — на 3° ниже температуры воздуха.

Из приведенных данных видно, что охлаждающий эффект транспирации значительно сильнее у гемиксерофитов, чем у эвксерофитов. Еще сильнее сказался охлаждающий эффект транспирации у ксерофитоида клубники *Fragaria collina*, где разница между обоими вариантами достигала 15°.

Важным моментом в работе А. П. Володина оказались его наблюдения над поведением эвксерофитов. При повышении температуры растения-эвксерофиты подвядали, и это, по-видимому,

в значительной мере и предохранило их от запала, несмотря на высокую температуру листьев ($49,9^{\circ}$). На рис. 6 видно, что температура листьев была у гемиксерофитов (*Falcaria*, *Salvia*) значительно ниже окружающего воздуха, а у эвксерофитов (*Veronica*, *Artemisia*), наоборот, — очень близка к температуре воздуха.

Уолесс и Клам (см.: [Володин, 1951]) также отмечали, что в большинстве случаев при перпендикулярном положении листьев к солнцу температура листа была несколько выше окружающего воздуха. Представляет интерес опыт А. Л. Володина [1951] с ксерофитоидом *Fragaria collina*. В целлофановом конверте температура листьев оказалась $52,2^{\circ}$. Обнаружился запал. Без конверта температура была $51,8^{\circ}$, но запала не было. Таким образом, небольшое повышение температуры (всего на $0,4^{\circ}$) уже может оказать губительное действие на растение. В заключение автор отмечает, что эвксерофиты лучше регулируют свою температуру, чем гемиксерофиты.

Группа гемиксерофитов является неоднородной. Растения этой группы характеризуются своей слабой способностью переносить обезвоживание благодаря бесперебойному снабжению водой за счет глубоко идущей в почву корневой системы. В то же время по признаку жароустойчивости она резко делится на две группы: 1) нежароустойчивые гемиксерофиты степей и 2) более жароустойчивые гемиксерофиты — растения полупустынь и пустынь [Генкель, Абдиева, 1971].

Таким образом, у пустынных гемиксерофитов жароустойчивость значительно выше, чем у степных видов. Это еще раз подчеркивает, что группы ксерофитов необходимо изучать в географическом разрезе.

При исследовании растительности Казахстана Л. И. Липаева [1951, 1952, 1954, 1955] отнесла к группе гемиксерофитов целый ряд растений: древесные и кустарниковые *Quercus pedunculata*, *Acer negundo*, *Salix wilhelmsiana*, *Halimodendron argenteum*, *Eleagnus angustifolia*, *Lonicera tatarica*.

Исследуя фотосинтез у ксерофитов, Карпилов [1970] установил, что первичными продуктами усвоения углерода у ксерофитов являются яблочная и аспарагиновая кислоты и только через некоторое время усвоенный углерод из C_4 -кислот переходит в фосфорилированные сахара. Такой характер углеродного метаболизма коррелирует с их анатомической структурой и водным режимом этих растений [Карпилов, 1970] и является приспособительной особенностью ксерофитов к засушливым местообитаниям.

По данным Б. И. Щербакова [1970], жароустойчивость у эвксерофитов обусловлена пониженной интенсивностью обменных процессов на фоне повышенной вязкости цитоплазмы и высокой концентрации клеточного сока. У гемиксерофитов жароустойчивость обусловлена повышенной вязкостью и гидрофильно-

стью цитоплазмы, у мезофитов — умеренно интенсивным обменом веществ и умеренно повышенной вязкостью протоплазмы и концентрацией клеточного сока. Наименьшей жароустойчивостью отличается группа псевдоксерофитов. Б. И. Щербаков делит группу эксерофитов на две подгруппы: 1) гиперксерофиты с широким диапазоном смещения своего физиологического состояния в зависимости от изменения амплитуды факторов окружающей среды и 2) гипоксерофиты с узким диапазоном смещения своего физиологического состояния. Общие свойства обеих групп — это жароустойчивость, способность выдерживать глубокую дегидратацию и пребывание в течение длительного времени в ювенильном состоянии.

Основное свойство ксерофитов, отличающее их от мезофитов, как мы уже отмечали, Н. А. Максимов видел не в транспирации, а в способности выносить обезвоживание. В то же время взятые им для исследования ксерофиты *Falcaria rivini* (резак) и *Salvia dumetorum* в природной обстановке, как показали наши исследования, не испытывают больших водных дефицитов и не способны выносить длительное обезвоживание. Это противоречие, вероятно, связано с тем, что Н. А. Максимов эти растения изучал в условиях вегетационного опыта и они, очевидно, испытывали недостаток постоянного водоснабжения и в какой-то мере адаптировались к действию почвенной засухи.

К другой группе можно отнести те ксерофиты, для которых Д. И. Колпиков [1957] предложил название стипаксерофитов (от одного из ее характерных представителей ковыля — *Stipa*). К группе стипаксерофитов относится, 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.

Настоящей переходной группой к ксерофитам являются эфемерофиллы [Генкель, 1946], к которым относятся многолетние растения, сбрасывающие листья в период засухи. *Fouqueiria splendens*, растущая в Аризонской пустыне, сбрасывающая листья в связи с периодами засухи, — характерный пример подобных растений. К этой же группе можно отнести *Amygdalus bucharica* и другие растения наших аридных районов, листья этих видов опадают во время засухи и отрастают после нее вновь.

В. М. Свешникова (см.: [Генкель, Абдиева, 1971]) приводит многочисленные примеры частичного или полного сбрасывания листьев у пустынных растений (*Smirnowia*, *Ammodendron* и др.). Прингсхейм (см.: [Генкель, 1946]) описывает сбрасывание листьев при большой сухости воздуха у *Coleus* и *Abutilon* и появление затем новых, более приспособленных к засухе листьев. По-видимому, подобным свойством эфемерофиллов сбрасывать

листву (частично или полностью) могут обладать различные экологические группы растений (гемиксерофиты, мезофиты, ксерофиты). Очевидно, можно говорить об эфемерофиллии как о свойстве наряду с другими аналогичными приспособлениями (скручивание листьев в трубку, уменьшение листовой поверхности вплоть до срастания стеблей с листьями, образование кладодий, филлодий, компасности и т. д.).

Суккуленты можно охарактеризовать следующим образом. В основном это растения пустыни, с толстыми мясистыми стеблями или листьями. Морфологически они делятся на два типа: 1) стеблевые (кактусы, молочайные) и 2) листовые (алоэ, агавы). Большинство кактусов отличаются редукцией листьев. Стебли с толстой кутикулой, для них характерно мощное развитие водозапасующей ткани. Растения отличаются крайне высокой вязкостью цитоплазмы, очень повышенной жароустойчивостью и очень низкой эластичностью цитоплазмы. Высокая вязкость цитоплазмы является одной из причин высокой жароустойчивости этих растений. Низкая эластичность объясняет их неспособность переносить обезвоживание. Метаболизм невысокий. Растения имеют мощную, но поверхностную корневую систему. Запасают воду и медленно ее расходуют. Н. А. Максимов [1947] назвал их растениями-«скопидами». Должны запасать воду два раза в год. Характерны для пустынь Нового света.

Б. Б. Вартапетян (см.: [Генкель, Абдиева, 1971]) с помощью тяжелого кислорода $^{18}\text{O}_2$ и тяжелой воды H_2^{18}O открыл своеобразный круговорот воды у 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, накапливающейся при дыхании ночью. Кроме того, углекислота ночью используется при синтезе органических кислот. В дневные часы в процессе фотосинтеза один атом кислорода углекислоты вновь восстанавливается, обуславливая 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 воды они используют метаболическую воду.

В основу классификации растений засушливых местообитаний, по нашему мнению, должна быть положена способность растения выносить обезвоживание и перегрев с учетом анатомо-физиологических, биохимических и биологических свойств растения.

Керни и Шантц [Kearney, Schantz, 1911] различали четыре группы растений: 1) уходящие от засухи; 2) обходящие засуху, т. е. растения, имеющие ограниченную потребность в воде, с ре-

дуцированной 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. Мы считаем неправильной и трактовку 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 с неодинаковыми путями борьбы с засухой.

Классификацию ксерофитов по морфологическим, а отчасти и биологическим признакам дал Опенгеймер (см.: [Генкель, Абдиева, 1971]). Он делит ксерофиты на следующие жизненные формы: 1) луковичные и корневищные геофиты; 2) вечнозеленые склерофиллы; 3) одревесневшие растения, у которых в течение засушливого лета листья опадают или заменяются более мелкими и ксероморфными листьями; 4) безлистные несуккулентные растения типа дрока, например виды *Retana*, *Genista* и внешне сходные с хвощами австралийские казуарины; 5) растения с сочными листьями, стеблями и корнями; 6) растения, способные выдерживать предельную степень обезвоживания, — «воскресающие растения». К первой группе, очевидно, относятся эфемероиды, ко второй — лауроксерофиты, к третьей — эфемерофиллы, к четвертой — гемиксерофиты, а к пятой — суккуленты и тело-ксерофитоиды. К шестой, очевидно, принадлежат пойкилоксерофиты.

В. М. Свешникова [1962] дала характеристику растений высокогорных пустынь Памира по интенсивности транспирации и водному балансу и отчасти по их морфологическим особенностям. Она выделила семь групп растений.

1. Эвксерофиты (в понимании В. М. Свешниковой, галосуккуленты) — растения с афильной структурой своих органов, некоторой суккулентностью, ограниченной транспирацией, высоким осмотическим давлением клеточного сока. Глубоко проникающая корневая система сохраняет их водный баланс почти неизменным в течение дня. К ним относятся саксаулы и ряд представителей рода *Salsola*.

2. Настоящие ксерофиты — растения со сравнительно неглубокой корневой системой, средним осмотическим давлением клеточного сока и сравнительно невысокой транспирацией. Это,

очевидно, эксерофиты в нашем понимании. К ним относятся полыни, терескен (*Eurotia ceratoides*), *Kochia prostrata* и др.

3. Деревья и кустарники с частично или полностью сбрасываемой листвой в период засухи (*Ammodenoron conollyi*, *Amygdalus bucharica*, *Fouquieria splendens*). Корневые системы у них не очень глубокие; в первой половине лета эти растения имеют высокую интенсивность транспирации и характеризуются быстрой сменой воды, как, например, у *Smirnowia turcestana*. По-видимому, в эту группу попадают некоторые эфемерофильные ксерофиты и частично пустынные гемиксерофиты по нашей классификации.

4. Вечнозеленые склерофильные растения типа лавра, маслины, вечнозеленого дуба и других, экономно расходующих воду, с глубоко проникающими в почву корнями. По-видимому, они в значительной степени соответствуют лауроксерофитам нашей классификации.

5. Тип *Ephedra strobilacea* характеризуется резко ксероморфным строением, глубокой корневой системой, низкой транспирацией, растения могут выносить длительные водные дефициты. К концу лета они сокращают свою транспирацию и увеличивают осмотическое давление. По-видимому, представляют собой вариант эксерофитов по нашей классификации.

6. Суккулентные растения.

7. Травянистая растительность пустынь, среди которой разные группы отличаются большим или меньшим расходом воды. Многие из них прерывают вегетацию летом (очевидно, ближе всего к стипаксерофитам Д. И. Колпикова).

Как видно из приведенных примеров, многие группы совпадают или близки к предложенной нами классификации, что свидетельствует о существовании в природе естественных эколого-физиологических групп растений, сложившихся в борьбе за существование и в результате естественного отбора в процессе эволюции. Классификацию египетских пустынных и полупустынных растений приводит Мигахид [Migahid, 1963]. Он различает пять групп этих растений: 1) эфемеры; 2) суккуленты (*Zygophyllum* и др.); 3) вечнозеленые многолетники (*Retana gaetam*) — ксероморфные растения с мощной кутикулой, погруженными устьицами, со слабой транспирацией, по-видимому, лауроксерофиты; 4) переживающие зиму многолетники (*Colocynthis vulgaris*), сбрасывающие листву зимой и находящиеся в это время в покое. Кутикула листа у них тонкая, осмотическое давление низкое, интенсивность транспирации высокая при хорошем водоснабжении и сильно снижается при неблагоприятном водном режиме; 5) переживающие лето многолетники (*Euphorbia cornuta*), сбрасывающие летом частично или полностью свою листву. Транспирация их динамична и снижается в связи с влажностью почвы. С нашей точки зрения, это своеобразные эфемероиды юж-

ных пустынь. Классификация эта носит скорее биологический, чем эколого-физиологический характер, и весьма вероятно, что третья группа близка к эксерофитам, а четвертая — гемиксерофитам.

Наша классификация в ее первой редакции получила поддержку со стороны ряда ученых [Сисакян, 1940; Максимов, 1944; Липаева, 1951, 1952, 1954; Колпиков, 1957; Щербаков, 1962] и вошла в ряд учебников [Попов, 1956; Рубин, 1976], а предложенные нами наименования — пойкилоксерофиты, гемиксерофиты, эксерофиты и псевдоксерофиты — вошли в словарь ботанических терминов В. П. Викторова [1964]. В то же время она вызвала и некоторые критические замечания [Гроссгейм, 1950; Григорьев, 1955; Шенников, 1950]. Так, А. А. Гроссгейм [1950], соглашаясь с нашим определением ксерофитов, считает необходимым подчеркнуть, что ксерофиты являются растениями не только сухих местообитаний, но также и сухого сезона. А. А. 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, эфемероиды и эмерофиллы, не может 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.

Ю. С. Григорьев [1955] правильно считает, что в основу проблемы ксерофитизма должен быть положен эволюционный принцип, однако он сам взял фактически не эволюционный, а ботанико-географический принцип, т. е. ареал их распространения. Свои исследования он проводил в Таджикистане. Возражения против данных, полученных нами, Ю. С. Григорьев видит в том, что мы проводили исследования в Западной Сибири в течение трех лет, главным образом в августе, который, по его мнению, является концом вегетации. Для условий Западной Сибири, где вегетация начинается поздно (в мае), это не так. В то же время в этом районе июль обычно наиболее богат осадками, а август наиболее засушлив и поэтому является лучшим месяцем для работ с ксерофитами. В результате своей работы Ю. С. Григорьев фактически подтвердил наличие более слабо и сильно транспирирующих форм ксерофитов.

В. К. Василевская [1954] считает неправильным выделение нами эфемероидов из типа ксерофитов. Не считая эфемеры и эфемероиды настоящими ксерофитами, мы включили их, однако, в число растений засушливых мест, назвав их псевдоксерофитами, и подчеркнули своеобразие их способа борьбы с засухой путем ухода от нее за счет более быстрого ритма развития.

Д. И. Колпиков [1971] следующим образом критикует подход Ю. С. Григорьева в отношении ксерофилизации: «Попытка Ю. С. Григорьева [1955] подменить поиски путей приспособления к засухе у разнообразных групп растений только интегральной (общей) оценкой свойства ксерофилизации, с нашей точки зрения, не состоятельна. Автор недооценивает того факта, что одни и те же признаки ксероморфизма по-разному сочетаются и по-разному функционируют применительно к разным группам растений» (с. 296).

Изучение ряда анатомических особенностей [Липаева, см. Генкель, Абдиева, 1971], протоплазматических свойств [Генкель, 1949] дополнило и обосновало первоначальную схему, предложенную нами еще в 1939 г. После нашей монографии [Генкель, 1946] появились работы, в которых были отмечены слабо и сильно транспирирующие формы [Климочкина, см. Генкель, Абдиева, 1971; Григорьев, 1955]. Можно предположить, что слабо транспирирующие формы в этих работах относятся к эвксерофитам, а сильно транспирирующие — к гемиксерофитам. Е. Л. Жданкина и Н. И. Антипов [1968] установили наличие на соответственных местообитаниях в средней полосе СССР различных групп ксерофитов: суккулентов, гемиксерофитов, эвксерофитов и стипаксерофитов.

Н. И. Антипов [1968] пришел к выводу о наличии особой группы ксероморфных гигрофитов, к которым он отнес камыш *Scirpus lacustris* и тростник *Phragmites communis*. Еще в 1950 г. Б. А. Келлер считал, что некоторые растения засушливых степей произошли от гигрофитов (*Carex stenophylla*, *C. praecox*, *C. supina*, отдельные группы вейника *Calamagrostis epigeios* и тростника *Phragmites communis*). Д. И. Колпиков [1971] предложил их называть гигроксерофитами, а Н. И. Антипов — ксерогигрофитами. Эти растения в результате приспособления к засухе характеризуются интенсивным водообменом, а также устойчивостью к перегреву, но высокой чувствительностью к обезвоживанию. Они близки к гемиксерофитам, но отличаются от них способностью жить на бедных почвах и повышать прочность своих структур за счет кремния. В 1971 г. нами (П. А. Генкель, Р. Т. Абдиева) на основании морфологических критериев была выделена особая группа лауроксерофитов, куда относятся растения средиземноморской флоры, частично представленной на побережье Крыма и Кавказа.

Лауроксерофиты были названы так в связи с одним из характерных ее представителей — лавром (*Laurus nobilis*).

Совершенно уникальная группа аэроксерофитов пока представлена одним видом хвойниковых растений *Welwitschia mirabilis*, растущим только в пустыне Намиб в Африке. Распространена она на расстоянии, не превышающем 80 км от океана, и в основном существует за счет воздушного питания влагой (тума-

ны). Обнаружена Вельвичем и описана Д. Гукером (цит. по: [Менинджеру, 1970]).

А. А. Горшкова [1960], а затем А. А. Горшкова, А. Д. Копытова [1971] выделили особую группу криоксерофитов, растущих на вечной мерзлоте в Забайкальских степях. А. А. Горшкова [1966] следующим образом характеризует эту группу: «Группа криоксерофитов, обитающая на холодных, но более влажных почвах при интенсивности транспирации 0,62—1,29, имеет высокую общую оводненность тканей (65—75%), почти равную таковой у мезоксерофитов. Содержание связанной воды заметно меньше, чем у эвксерофитов. Криоксерофиты способны длительно удерживать свой водный запас. Завядание наступает при значительных потерях воды. Водный дефицит составляет 4—10%. Эти особенности водного режима группы криоксерофитов позволяют им противостоять неблагоприятным факторам среды» (с. 239). Познакомившись с рядом представителей ксерофитов, мы можем определить ксерофиты как растения сухих местообитаний и сухого сезона, обладающие способностью в процессе онтогенеза хорошо приспосабливаться к засухе (перегреву и обезвоживанию) благодаря наличию ряда признаков и свойств, возникших под влиянием условий существования и естественного отбора в процессе эволюции популяций.

Помимо настоящих ксерофитов мы выделили особую группу ксерофитоидов. К ним относятся устойчивые к засухе мезофитные растения довольно широкой экологической амплитуды. Такковы многие растения, встречающиеся в колках лесостепной полосы Западной Сибири. Растения эти представляют собой переходную группу 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 Lamartiere. Цит по кн. Генкель, 1946].

Ксерофитоиды имеют сравнительно высокое осмотическое давление, жароустойчивость у них ниже, чем у эвксерофитов, 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 явление запала, часто наблюдающееся у них в природе. Таким образом, этот тип растений является среднеустойчивым к засухе. Засуха резко влияет на ксерофитоиды. На окраине березовых колков, в наиболее благоприятных микроклиматических условиях клубника сохраняется лучше. В открытой степи

она в засушливые годы «выгорает», т. е. запалается, высыхает и почти не приносит плодов.

У группы ксерофитоидов обрыв цитоплазмы 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 эвксерофитами. В то же время эластические свойства их цитоплазмы сильно варьируют в зависимости от условий местобитания растения. Так, например, у клубники, выросшей на окраине березового колка, эластичность цитоплазмы составляла 8 мин, а у растущей в открытой степи — 15 мин.

Так характеризуется эта 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 некоторых молочайных. К подобного рода растениям можно отнести *Sedum purpureum*, *Umbilicus spinosus* и др.

Д. И. Колпиков [1971] предложил выделить особую группу телаксерофитоидов среди ксерофитоидов. Автор рассматривает эту группу как одну из ступеней превращения мезофитов в ксерофиты. В морфофизиологическом отношении у них более развита склеренхимная ткань и наблюдается разделение мезофилла на столбчатую и губчатую ткань. У них наблюдается тенденция к формированию клубневидных утолщений и специальных вместилищ для воды и метаболитов. Вязкость плазмы высокая. Телаксерофитоиды засухоустойчивы, активно противостоят засухе (перегреву и обезвоживанию). К телаксерофитоидам Д. И. Колпиков относит *Lathyrus tuberosa*, *Filipendula hexapetala*, *Phlomis tuberosa*, *Eremostachys tuberosa*, *E. labiosa*, *Scorzonera tuberosa*, *Thymus marchallianus*. К ним же он относит и такие виды, как *Daucus carota*, *Potentilla argentea*, *Plantago lanceolata* и др.

К группе псевдоксерофитов относятся растения, обладающие способностью уходить от засухи, быстро заканчивая свой цикл развития. Благодаря этой способности в период засухи они находятся в покоящемся состоянии (семена, луковицы, корневища и т. д.). К этим растениям относятся эфемеры (однолетники) и эфемероиды (многолетники) (по терминологии Е. П. Коровина [1935]). Одни авторы считают, что эфемеры — это типичные мезофиты [Шенников, 1950], другие относят их к ксерофитизированным мезофитам [Культиасов, 1952], третьи — к переходным формам между мезофитами и ксерофитами [Липаева, 1951, 1952].

Основанием для отнесения эфемеров к мезофитам послужили опыты с культивированием эфемеров в условиях Ленинградской

и Московской областей [Полунина, 1950; Даева, 1951; Волкова, 1958, 1960]. При культуре в зоне достаточного 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 — *Koelrpinia linearis*, *Egemonurum hirsutum* и другие — сформировались в условиях засушливого климата, они более ксеричны и при культуре в климатических условиях Москвы сохраняют темп развития.

В. К. Василевская [1954] считает, что эфемеры по своему анатомическому строению являются мезофитами. Л. И. Липаева [1951, 1952, 1954] на основании анатомического строения отмечает среди эфемеров ксерические и более мезофитные формы. Е. Н. Волкова [1960] установила резкое различие в строении между формами *Bromus tectorum*, собранными под Москвой и в Ашхабаде, при культуре их в условиях Москвы.

Физиологически группа эфемеров изучена весьма недостаточно. По данным Волковой, эфемеры имеют сравнительно небольшую вязкость цитоплазмы, 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 местообитании. В 1954 г. при весьма необычном для Туркмении весне — с исключительным обилием осадков — эфемеры достигали необычайно больших для них размеров.

Приведенные выше данные свидетельствуют о высокой приспособляемости эфемеров к засушливым условиям и о их высокой пластичности. 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. Мы ввели их в классификацию растений засушливых местообитаний. В своей работе [Генкель, 1946] мы подчеркивали их приспособленность в отношении засухи, т. е. ускорение их развития для ухода от нее, а также отмечали наличие большего или меньшего ксероморфизма у разных видов в связи с более или менее длительным циклом развития.

Н. Т. Нечаева [1958] считает, что для эфемеров характерна высокая пластичность и способность изменять длительность вегетационного периода в зависимости от окружающих условий. Исследования многих авторов¹ (В. Л. Леонтьева [1940], А. В. Про-

¹ Цит. по: [Генкель, Абдиева, 1971].

зоровского [1940, 1941], Н. Т. Нечаевой и В. К. Василевской [1945] Н. Т. Нечаевой [1958]) показали, что многие эфемеры не имеют того короткого цикла развития (как считали раньше), так как многие из них могут прорасти осенью по типу озимых растений, и если зима мягкая (вегетационная), то они вегетируют в течение почти всей зимы. По-видимому, в песчаной пустыне Каракумы вегетация эфемеров более продолжительна, чем в глинистых пустынях Узбекистана. Если осенью эфемеры не проросли и не образовали розетку, то они могут прорасти весной по типу яровых растений, сильно сокращая при этом свой вегетационный период.

Таким образом, представление об эфемерах как о растениях очень короткого цикла развития требует уточнения. Действительно, многие растения из этой группы, уходящие от засухи, могут развиваться как мезофиты.

Кроме эфемеров, имеется группа летних однолетников пустыни, которые, несомненно, являются устойчивыми к засухе растениями, но имеют довольно крупные листья. К ним относятся *Agriophyllum latifolium*, *Euphorbia cheirolepi* и др. Семена этих растений прорастают только при наличии влажной весны. Группа эта подлежит более глубокому экспериментальному анализу. Предположительно можно считать, что эти растения относятся к группе пустынных ксерофитоидов, проявляющих значительную засухоустойчивость.

Р. А. Ротов [1969] относит *Rheum turkestanicum* и роды *Dorema*, *Ferula* к особому разделу своей классификации — к стержнеклубнекорневым эфемероидам. В. К. Василевская [1954] приводит интересные данные по формированию листьев у мезофильных и ксерофильных видов. Автор отмечает, что мезофиты отличаются большей продолжительностью роста листьев и дорзавентральным строением листа. Автор считает, что строение хлоренхимы листа — признак очень устойчивый и изменения строения в зависимости от условий культуры (в частности, под влиянием засухи) касаются лишь размеров клеток и межклетников и толщины оболочек. Изменения под влиянием окружающих условий у разных видов выражаются различно. У одних видов лист в условиях засухи становится толще (*Cercis siliquastrum*), а у других тоньше (сорта яблонь). Сохранение характера хлоренхимы автор объясняет очень ранней ее дифференциацией уже в зачатке листа. Однако у некоторых видов развитие постоянного числа слоев хлоренхимы растягивается почти на месяц. Автор считает, что листья мезофитов отличаются, с одной стороны, большой пластичностью, а с другой — сохраняют в изменившихся условиях основной план своего строения. В отношении ксерофитов В. К. Василевская отмечает более короткий период их роста по сравнению с мезофитами, но темп роста идет более медленно. В связи с одинаковой активностью деления и растяже-

ния клеток во всех слоях хлоренхима листа состоит вся из плотно сомкнутых палисадных клеток. Для ксерофитов характерно утолщение стенок эпидермиса. Автор показал, что ксероморфная структура этих растений дифференцируется ранней весной во время их наиболее интенсивной жизнедеятельности. Очевидно, это можно объяснить лишь тем, что в процессе эволюции отобрались формы, проходящие быструю дифференцию, которая способствовала их жизнедеятельности в засушливый период. В. К. Василевская отмечает, что виды некоторых родов, мезофильные по своему происхождению (*Acer*, *Rhus*, *Malus*, *Pyrus*, *Lonicera*, *Vitis*), обитая на склонах Копетдага в аридных условиях, сохраняют черты мезофильного типа строения. Подобная константность отдельных признаков обусловлена очень ранней дифференциацией фотосинтезирующих тканей. Все же перечисленные В. К. Василевской виды не все являются мезофитами. Груша (*Pyrus*) имеет гемиксерофитную природу. Обобщая полученные ею результаты, В. К. Василевская приходит к выводу о том, что растение тем засухоустойчивее, чем короче период роста его листьев, лист толще, а ткани его плотнее.

Интересные взгляды на эволюцию мезофитов, гигрофитов и ксерофитов высказал Н. И. Антипов [1971, 1973, 1975]. В основу своих исследований он положил учение А. Н. Северцова о направлениях эволюционного процесса, т. е. ароморфозах (морфофизиологический процесс), идиоадаптации (частные приспособления), ценогенезе (эмбриональные приспособления) и общей дегенерации (морфофизиологический регресс). При ароморфозе у растений совершенствуются физиологические процессы и в зависимости от этого формируется структура вегетативных и репродуктивных органов. При идиоадаптации у организмов вырабатываются частные приспособления по отношению к условиям существования (например, к избытку влаги, засухе, вредным солям), но общая организация у них остается неизменной. При ценогенезе у организмов образуются на эмбриональных этапах развития полезные, а затем с возрастом исчезающие признаки (эндосперм, семядоли и др.). При дегенерации осуществляется функциональное и структурное упрощение организма. Н. И. Антипов подчеркивает, что в течение третичного и четвертичного периодов эволюция шла не только в направлении ксероморфогенеза, а главным образом в сторону мезоморфогенеза. По мнению А. Л. Тахтаджяна [1954], у мезофитов в большей степени выражена способность к ароморфозу, чем у гигрофитов и ксерофитов. Нами [Генкель, 1946] было открыто свойство многих мезофитов адаптироваться к недостатку воды в процессе онтогенеза, в результате чего они становятся более засухоустойчивыми. Мы, однако, считаем, что при возникновении новых типов растений — гигрофитов, ксерофитов — происходит не только идиоадаптация, но и нечто большее, т. е. при этом растение уже выходит за рамки существующей общей

организации и поднимается в физиологическом смысле на более высокий уровень. У возникших гигрофитов, ксерофитов и галофитов общая организация, несомненно, менялась, и не только в физиологическом, но и в какой-то степени в морфологическом плане. Это не ароморфоз в его прямом смысле, но своеобразный физиологический ароморфоз, т. е. изменения на том же уровне морфологической организации, но имеющие огромное значение в процессе естественного отбора в условиях изменившегося местообитания.

Н. И. Антипов считает, что процессы гигрофитогенеза и ксерофитогенеза, а мы прибавим и галофитогенеза происходили на всех этапах эволюционного развития наземных растений. В заключение Н. И. Антипов приходит к выводу, что основной линией развития является мезофитогенез, из которого возникло большинство групп гигрофитов и ксерофитов. Современные гигрофиты из числа цветковых — это вторичноводные растения.

Процессы гигрофитогенеза и ксерофитогенеза происходили в виде физиологических ароморфозов. В растениях, с их более бедным эмбриогенезом и морфологией по сравнению с животными организмами, центр тяжести падает на физиологические особенности. Процессы рекапитуляции у них чаще идут в физиологическом плане. Это впервые отметил Ф. Д. Сказкин в отношении полового процесса, П. А. Генкель и Е. З. Окнина [1964] — в отношении процесса обособления протоплазмы у растений в состоянии покоя, П. А. Генкель, А. Т. Крапивина — [1957] в отношении кутикулярной транспирации, которая достигает значительных величин у молодых листьев (до 70%) и падает (до 15—20%) у взрослых листьев по мере развития кутикулы и кутикулярных слоев.

Борьба за влагу есть основной стимул эволюции растительного мира [Вульф, 1944]. В качестве примера приведем тип галофитных гигрофитов или мезофитов, которые освоили засоленные местообитания в связи с большей оводненностью засоленных почв [Генкель, 1946]. Выжили, однако, те формы, которым удалось приспособиться к высокому содержанию солей в почве. Близкую картину обнаружили и у мангровых растений. По нашим данным [Непскей, 1963], мангровые растения происходят от гликофитных растений тропического леса. Они приспособились к высокому содержанию солей в зоне прилива морских лагун или эстуариев крупных рек. Их вивипария — а у некоторых форм криптовивипария¹ — связана с приспособлением к засолению. В связи с началом нового онтогенеза мангровые растения теряют свою солеустойчивость, но, прорастая на материнском растении и

¹ Криповивипарией мы называем вивипарию у некоторых растений мангров, у которых зародыш прорастает не на материнском растении, а развивается внутри плода, например у рода *Avicennia*.

получая от него соли, фотосинтезируя (проростки зеленого цвета), они повышают свою солеустойчивость, попадая затем в условия засоления (в морской воде содержание солей 3,5%), становятся даже более солеустойчивыми, чем материнское растение. В то же время у мангров имеются различные приспособления морфологического характера, явно возникшие *de novo* при освоении этих биотопов.

Приведем несколько цифр по адаптации растений мангров к засолению. Выдержанные в течение 6 ч в растворе хлористого натрия различные части растений мангров (например, *Sesuvium portulacastrum*) имели в листьях 27 сохранившихся живых клеток, а в лепестках все клетки были мертвыми. Образовавшиеся проростки на материнском растении имели 79% живых клеток.

Мы [Генкель, Антипов, 1956] изучали водный режим эвгалофитов на солончаках в окрестностях Валуевской сельскохозяйственной опытной станции в Волгоградской области. К этой группе принадлежат галофиты, накапливающие значительные количества солей в своих клетках и тканях. Количество солей мы определяли по удельной электропроводности растительного сока, отжатого ручным прессом из убитых растений при помощи реохордного моста типа РМ.

Мы обнаружили две группы эвгалофитов: 1) галосуккулентные формы, к которым относятся изученные нами *Salicornia herbacea*, *Suaeda prostrata*, *Echinopsilon hyssopifolium* и *Salsola soda*; 2) галоксерические формы — *Petrosimonia triandra*, *P. litwinowi*. Галосуккулентные формы отличаются большим содержанием воды (83,2—90%), меньшими дневными и остаточными водными дефицитами, менее интенсивной транспирацией. Водные дефициты у *Salicornia* и *Suaeda* не превышают 16%. У галоксерических форм водные дефициты превышают 20%, а в засушливое время достигают 37—45%, содержание воды 57—75%. *Suaeda prostrata* существенно отличалась низкой транспирацией, очень низким числом устьиц.

Остаточный водный дефицит у типично галосуккулентных форм невелик по сравнению с галоксерическими видами. Промежуточное положение занимают менее галосуккулентные организмы (*E. hyssopifolium*, *S. soda*). Е. И. Покровская [1957] изучала, помимо водного режима, некоторые окислительные процессы (интенсивность дыхания, активность фенолазы и каталазы) почти у всех тех же видов галофитов. Галосуккулентные формы отличаются несколько пониженной интенсивностью дыхания по сравнению с галоксерическими, криногалофитными, гликогалофитными и гемисуккулентными формами. В генеративную фазу развития интенсивность дыхания у всех изученных форм выше, чем в вегетативную. При слабом засолении интенсивность дыхания у гликогалофитов возрастает (особенно в репродуктивную фазу), а по мере увеличения засоления падает. Активность пероксидазы и

полифенолоксидазы также ниже у эвгалофитов, особенно у гало-суккулентных форм. Несколько выше она у галоксерических эвгалофитов и глюкогалофитов. По мнению А. А. Шахова [1956], у галофитов низкая активность каталазы связана с тем, что под влиянием солей не образуются ядовитые вещества типа перекисей, так как в связи с длительной эволюцией на засоленных почвах серьезных нарушений обмена не происходит.

На засоленных почвах водный режим солеустойчивых растений (например, подсолнечника) может складываться более благоприятно, чем у несолеустойчивых. Для этого необходимо, однако, чтобы растение было в какой-то степени солеустойчивым. По данным П. Д. Бухарина [1958], подсолнечник выносит засоление 0,56—0,69 по плотному остатку. Вязкость цитоплазмы и жароустойчивость была выше у растений, растущих на засоленном участке. Количество связанной воды у растений подсолнечника сорта Ждановский 8281 составляло на засоленном участке 36,7% на незасоленном — 17,4%, а у Саратовского 169 — соответственно 31,3 и 20,2%. Вязкость цитоплазмы повышалась у растений на засоленном фоне.

Несколько слов мы хотели бы посвятить популяционному подходу в связи с засухоустойчивостью. Д. И. Колпиков [1960], изучая растения в фитоценозах, показал, что растения в них сочетаются в микрогруппировки по одинаковому способу их реагирования на засуху и другие условия среды.

Г. М. Культиасова [Культиасова (Гринева) 1951] изучала засухоустойчивость посеянных многолетних трав в Каменной степи. Она сравнивала засухоустойчивость многолетних трав кормового севооборота на лесных полосах и в открытой степи. Изучались как бобовые, так и злаковые компоненты кормового севооборота — люцерна синяя, эспарцет, клевер, костер, житняк и пырей бескорневищный. Наиболее засухоустойчивым растением был житняк. По урожаю зеленой массы было констатировано, что на третий и четвертый годы использования травосмесь оказалась мало продуктивной. Пырей бескорневищный из-за медленного развития и плохого отрастания после укосов недостаточно продуктивен. На третий год пользования бобовые пышно развиваются вблизи лесных полос и выпадают по мере удаления от них, совершенно исчезает клевер. Менее засухоустойчивые растения (люцерна, эспарцет и костер) и более ксерические виды (житняк) развиваются в различных экологических условиях неодинаково. Менее засухоустойчивые растения развиваются лучше среди лесных полос и приносят большой урожай. Более засухоустойчивые растения (житняк) лучше развиваются в открытой степи. У житняка площадь листовой поверхности больше у растений в степи, чем среди лесных полос, а у менее засухоустойчивых растений ксероморфизм возрастает у особей, растущих в степи, и площадь листьев у них сокращается. У степных

растений житняка повышается интенсивность дыхания, активность пероксидазы. Повышение активности обмена у растений в степи говорит о том, что в этих условиях более засухоустойчивые растения адаптируются к засухе, в то время как у менее засухоустойчивых видов происходят нарушения, приводящие к истощению и уменьшению засухоустойчивости, а соответственно и к падению продуктивности. Особенно резкие скачки процесса дыхания наблюдались у клевера, который даже среди лесных полос выпадал почти весь на третий год пользования. Житняк не выдерживает конкуренции на лесных полосах со стороны пышно развивающихся более мезофильных растений. Наиболее производительными растениями на лесных полосах были коостер и люцерна синяя. Более засухоустойчивый эспарцет закавказский плохо отрастает после укусов и менее пригоден для культуры, чем люцерна. О том, что эспарцет плохо адаптируется к условиям открытой степи, говорит снижение его устойчивости к перегреву и обезвоживанию. Вязкость и эластичность цитоплазмы у него в этих условиях падает, а значит, снижается его способность выносить перегрев и обезвоживание, т. е. в этих условиях (открытой степи) он не адаптируется к засухе, а повреждается. Люцерна и эспарцет как растения, близкие к гемиксерофитам, отличаются повышенной транспирацией, причем у люцерны с ее более глубокой корневой системой наблюдается более бесперебойное снабжение водой, чем у эспарцета. При культуре люцерны в степи она в известной мере адаптируется к перегреву.

А. Н. Бейдеман [1962, 1964, 1975] выяснила значение характера транспирации в связи с уровнем грунтовых вод, заболачиванием, засолением и рассолением субстрата. Тростник *Phragmites communis* в связи с высокой интенсивностью транспирации вызывает накопление солей в грунтовых водах и почве (10 т/га в год). Этот процесс Бейдеман называет биологическим соленакоплением. По отношению к поглощению и выделению воды А. Н. Бейдеман делит растения на четыре группы: 1) гидрофиты — растения с поверхностной корневой системой, питающиеся подземными водами, с высокой интенсивностью транспирации, повышающейся летом; 2) фреатофиты — с глубокой корневой системой, использующие грунтовые воды, с высокой интенсивностью транспирации; 3) трихогидрофиты — с неглубокими корневыми системами, поглощающие капиллярную воду, с меньшей величиной транспирации и ее снижением летом; 4) омброфиты — с поверхностной корневой системой, улавливающие влагу осадков, с наименьшей величиной транспирации, резко снижающейся летом. Мы считаем, что при этой классификации в каждую группу искусственно включены очень разнообразные растения. Группа гидрофитов более однородна. Хотя по существующим классификациям сюда относятся гигрофиты, гидрофиты и, может быть, гидатофиты. Наиболее определенной является группа фреатофи-

тов. Мы предпочитаем называть их гемиксерофитами, так как фреатофиты изучены физиологически менее определенно, чем гемиксерофиты [Генкель, 1946], которые охарактеризованы нами как нежароустойчивые растения с невысокой вязкостью и эластичностью цитоплазмы, с повышенным обменом. Группа трихогидрофитов включает в себя эвгалофиты, ксерофитоиды, мезофиты. Возможно, сюда относятся и некоторые эфемероиды. Наконец, к омброфитам могут быть отнесены суккуленты, некоторые суккулентоидные и ксерофитоидные гелиофиты, некоторые галофиты.

На основании литературных данных и собственных исследований мы предлагаем эколого-физиологическую классификацию растений разных местообитаний, которая связана с их эволюционным происхождением и отражает современный его этап. Мезофиты, несомненно, дали начало ксерофитоидам, а из последних образовались ксерофиты, некоторые ксерофиты произошли непосредственно от мезофитов. В нашей классификации получили свое отражение как первичные морские и другие водные галофиты, так и вторичные цветковые галофиты. Пойкилоксерофиты являются как первичными (большинство низших растений), так и вторичными — некоторые мхи, папоротникообразные и немногочисленные цветковые растения. Очевидно, резко различающиеся друг от друга группы ксерофитов произошли от разных представителей мезофитов. Весьма вероятно, что и отдельные группы галофитов произошли от гигрофитов, а другие — от мезофитов. Одни пошли в направлении галосуккулентности, а другие — галоксероморфизма, в частности криногалофиты и глюкогалофиты.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

А. Ксерофиты

Суккуленты (запасают воду, используют эндогенную воду):

- а) стеблевые (кактусы);
- б) листовые (алоэ).

Эвксерофиты:

- а) травянистые степные;
- б) травянистые пустынные (гиперксерофиты, гипоксерофиты);
- в) древесные.

Гемиксерофиты:

- а) степные, мало жароустойчивые;
- б) пустынные, более жароустойчивые.

Пойкилоксерофиты [при сильном обезвоживании переходят в криптобиоз (анабиоз)]:

аэрофитные водоросли, большинство лишайников, некоторые мхи, ряд папоротников и папоротнико-

образных, немногие цветковые растения (*Myrothamnus flabellifolia* и др.);

Стипаксерофиты:

степные злаки (*Stipa* sp. *Kochleria* и др.).

Криоксерофиты:

подушкообразные растения на холодных почвах и вечной мерзлоте Забайкалья.

Лауроксерофиты:

вечнозеленые растения средиземноморья (*Ruscus aculeatus* и др.).

Гигроксерофиты:

Phragmites communis, *Scirpus lacustris* и др.

Эфемерофильные ксерофиты:

Fouqeria splendens, *Amygdalus bucharica* и др.

Аэроксерофиты (растут за счет атмосферной влаги, в частности

туманов:

хвойниковое растение *Welwitschia mirabilis*.

Б. Ксерофитонды

Суккулентоидные гелиофиты:

Sedum purpureum и др.

Ксероморфные гелиофиты:

Fragaria collina и др.

Телаксерофитоиды:

Phlomis tuberosa, *Filipendula hexapetala*, *Lathyrus tuberosus* и др.

Однолетники песчаных пустынь (вегетируют только во влажные годы).

В. Псевдоксерофиты

Эфемеры:

лесные, полупустынные и пустынные.

Эфемероиды:

лесные, полупустынные и пустынные.

Эфемерофиллы.

Г. Мезофиты

Гелиофитные.

Суккулентные, сциофитные.

Эфемероподобные:

яровые злаки, пшеница, овес, ячмень и др.

Д. Гигроморфные растения

Растения, не регулирующие своего водного режима (пойкилогидровые):

а) пойкилогигрофиты;

б) пойкиломезофиты

Растения, регулирующие свой водный режим (гигрофиты).

Водные растения пресных водоемов:

а) гидрофиты;

б) гидатофиты

Ж. Галофиты

Водные (морские и других засоленных водосмоов):

а) стеногалинные;

б) эвригалинные.

Полусухопутные:

растения мангров и другие растения черты приливов.

Наземные:

а) эвгалофиты (накапливающие соли):

1) галосуккулентные формы;

2) галоксерические формы.

б) криногалофиты (выделяющие соли);

в) глюкогалофиты (мало поглощающие соли);

г) локогалофиты (локализирующие соли).

ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТУРНЫХ МЕЗОФИТОВ

Большинство культурных растений относятся к типу мезофитных растений, и лишь очень немногие имеют своими родоначальниками другие типы растений. Мы разделяем точку зрения А. А. Тахтаджяна [1954], Н. И. Антипова [1971], которые считают мезофиты основной группой растений, из которых развились и все остальные: гигрофиты, ксерофиты и некоторые галофиты. Они менее специализированы, и в то же время очень многие из них обладают значительной пластичностью, что и позволяет им изменяться в разных направлениях. Это их свойство привело в процессе филогении к изменениям, вызвавшим процессы ксерогенеза, гидрогенеза и галогенеза. С другой стороны, это позволяет и сейчас использовать их пластичность в направлении большей мезофитизации (применение орошения) или ксерогенеза, связанного, однако, не с потерей продуктивности, а с ее повышением в аридных условиях (предпосевное повышение засухоустойчивости). Всего вероятнее, что с процессом мезофитизации сельскохозяйственных растений связано их окультуривание человеком. Процесс мезофитизации наблюдается, видимо, всегда, когда человек ставит культивируемые им растения в лучшие условия существования, чем они имеют или имели в природной обстановке. Последнее очень четко обнаруживается в условиях орошаемого земледелия. Поставленные в лучшие условия существования растения в поливном хозяйстве претерпевают процесс мезофитизации [Петинов, 1959] и становятся более чувствительными к ухудшению своего водного режима. Нам пришлось наблюдать, как отрицательно сказалось небольшое опоздание с поливом на Троицком опытном поле в Челябинской области: все делянки с поливными растениями в связи с внезапно наступившем суховеем хотя и выколосились, но были стерильны и не образовали зерна, в то время как на неполивных имелся, хотя и сниженный, урожай.

Естественно, что процесс вовлечения в культуру дикорастущих растений шел не только путем улучшения условий агротехники, но и путем применения народной селекции с использованием искусственного отбора, к которому уже в эпоху культурного земледелия присоединились и другие методы селекции, например гибридизация, а в последние годы и искусственное получение мутационных изменений. Культура растений и связанная с нею мезофитизация вели к значительному повышению продуктивности растений и увеличению не только количественной, но и качественной ее стороны.

Мы, однако, должны подчеркнуть, что среди культурных растений существуют большие градации в отношении их мезофитных свойств: от типичных мезофитов (томаты, огурцы и другие) до видов, относящихся к категории ксерофитоидов или, во всяком случае, очень жаро- и засухоустойчивых мезофитов (сорго, просо, морковь и некоторые другие культуры). Более того, даже и среди мезофитов отдельные сорта отличаются своей большей или меньшей жаро- и засухоустойчивостью, т. е. способностью выносить перегрев и сравнительно длительное обезвоживание. Одни из них могут выносить сравнительно длительное нарастание остаточного водного дефицита [Литвинов, 1933, 1951] и небольшой перегрев, другие к этому мало способны. Для некоторых растений родоначальниками были не мезофиты, а гемиксерофиты, т. е. растения, которые бесперебойно снабжаются водой из глубоких слоев почвы, например серповидная люцерна, арбуз, а из плодовых культур — груша. Очевидно, в практике растениеводства в этом случае следует учитывать и находить определенные условия для данных растений. Например, М. Д. Кушниренко [1965, 1967] предложила возделывать груши в Молдавии не на склонах, а в низинах, где грунтовые воды находятся ближе к поверхности.

В. В. Гриненко посвятила ряд работ водному режиму растений в связи с их обезвоживанием. Она [1971] изучила ряд признаков, имеющих большое значение для адаптационных возможностей растений в процессе их приспособления к обезвоживанию. Автор особенно подчеркивает роль белков, а также водоудерживающей способности клеток.

Одной из основных особенностей мезофитов (гелиофитов) по сравнению с гемиксерофитами является их довольно хорошо выраженная способность адаптироваться к неблагоприятным условиям окружающей среды, и в частности к перегреву.

К значительной адаптации менее способны теневыносливые растения лесов. Культурные растения относятся к гелиофитному типу и способны в довольно широких пределах адаптироваться к недостатку воды и перегреву. Нельзя, однако, полностью отрицать наличие адаптационной способности и у теневыносливых растений. Мы культивировали теневыносливое растение копытень (*Asarum europaicum*) на прямом солнечном свете в Ботаническом саду Пермского университета. Копытень хорошо прижился, а через несколько лет листья его стали более толстыми и поверхность их уменьшилась примерно вдвое, растение приобрело подушкообразную форму.

Из изложенного видно, что среди мезофитов можно отличить гелиофитные растения и сциофитные (теневыносливые): видимо, многие яровые злаки можно считать эфемероподобными мезофитами в связи со сравнительно коротким вегетационным периодом. Весьма вероятно, что дальнейшее подробное изучение этой груп-

пы обнаружит еще более сложный ее характер. Понятие «мезофит» можно определить следующим образом. *К мезофитам относятся растения, обладающие большой пластичностью и приспособляемостью к окружающим условиям, в той или иной мере выносящие кратковременные водные дефициты и перегревы и характеризующиеся сбалансированным водным режимом и мезоморфной структурой.*

Возвращаясь к вопросам адаптации, отметим, что она идет не столько на субклеточном, клеточном и тканевом уровнях, сколько на организменном. Это не значит, что крупные изменения метаболизма и структуры организма в экстремальных условиях не идут в клетках растений. Однако реагирует на них организм как целое, регулирует и координирует происходящие в нем изменения. Изучение изменений в клетках на разных уровнях познания очень важно для понимания происходящих в растении процессов под влиянием неблагоприятных факторов среды. Не отдельная клетка создает ту или иную реакцию организма, а организм как целое, интегрируя происходящие в его отдельных частях и звеньях процессы, структурные изменения и всю организацию клеток и тканей, отвечает целесообразно, нейтрально или нецелесообразно на воздействие внешней среды.

В этом отношении показательны результаты, полученные по культуре растительных тканей. С большим трудом удавалось получить регенеранты у растений на засоленном фоне и выделить из них солеустойчивые формы.

Р. Г. Бутенко с соавт. [1967] установили в культуре тканей, что при засолении питательной среды до 1%-ной концентрации не угнетается процесс дифференциации, а тормозится рост органов зародыша. Е. И. Комизерко, Т. И. Хретонова [1973] выращивали на засолении каллусную ткань из камбия, флоэмы и ксилемы корнеплода моркови. Каллусная ткань пассировалась со все увеличивающимися концентрациями NaCl. Полученные эмбрионды из варианта с NaCl гибли в большем числе, чем в контроле. Наиболее устойчивыми были регенеранты, полученные из камбия, а выделенные из флоэмы и ксилемы ингибируются засолением. Таким образом, путем адаптации были выведены устойчивые к засолению формы моркови. Американский исследователь Нейборс (см.: [Нейберг, 1980]) получал мутанты в клеточной культуре. Ему удалось выделить мутационные клетки и регенерировать из них целые растения в направлении повышения их солеустойчивости. По его подсчетам, один мутант появляется на один миллион клеток. Нейборс получил клетки, которые в 13 раз более солеустойчивы, чем обычные. Он вывел этим путем солеустойчивые растения табака, пшеницы, салата, овса и томатов.

Одним из важнейших вопросов, тесно связанных с адаптационными процессами клетки, является их водный режим и содержание воды в клетке.

Особенный интерес представляет вопрос о наличии специфических реакций при адаптации, сохраняющих растение и обеспечивающих ему стабильность в меняющихся условиях среды [Ляпунов, 1964].

Один из основных вопросов засухоустойчивости и водного режима растений — это состояние воды в растении. Вода — вещество с рядом аномалий и, по удачному определению Сент-Дьердьи [1960], является неотъемлемой частью живой системы, а не просто средой. Вопросом о состоянии воды занималась казанская школа физиологов во главе с А. М. Алексеевым [Алексеев, 1948, Гусев, 1959, 1967; Тарчевский, 1964; Самуилов, 1972; Сулейманов, 1965], а также украинские физиологи [Проценко и др., 1975; Слухай, Ткачук, 1978]. В ИФРе АН СССР много внимания этому вопросу уделяли Н. С. Петинев [1959], Н. С. Петинев и Н. А. Аскоченская [1975]. С. И. Аксенов, Н. А. Аскоченская, Е. А. Головина [1977] установили закономерности гетерогенного распределения различно связанной воды, взаимодействующей с белком, крахмалом и другими структурами семян.

С. И. Слухай и Е. С. Ткачук [1978] приводят результаты изучения водного режима и минерального питания озимой пшеницы и ее различных сортов. Аналогичная работа, заслуживающая большого внимания, была выполнена И. Г. Шматько [1974]. Вода, несомненно, играет очень большую роль в упорядочении структуры цитоплазмы и органелл клетки. Большое внимание в свое время было уделено понятию активности воды Вальтером [Walter, 1931]. По мнению Вальтера, она может быть измерена по осмотическому потенциалу клеток. Понятие гидратуры, введенное этим исследователем, несомненно, сыграло положительную роль в учении о водном режиме растений. С недавнего времени Кьюпер (см., [Сатарова, 1978]) уделяет большое внимание связи воды с мембранами клетки. В настоящее время отмечается наличие трех форм воды. В 1892 г. К. А. Тимирязев [1937] установил наличие двух форм воды в растении: 1) вода организационная и 2) вода расхожая. Кроме того, в дальнейшем выделили метаболическую воду [Вартапетян, Курсанов, 1959]. Кроме того, отличают воду свободную и связанную. Свободная вода находится главным образом в вакуолях, а связанная — в органеллах, мембранах и матриксе цитоплазмы. Следует, однако, отметить, что граница между связанной водой и свободной не очень резка. Во всяком случае, мы можем отметить жесткосвязанную и рыхлосвязанную воду. Первая находится в семенах и в пойкилоксерофитных растениях, впадших в состояние криптобиоза. Для гомеогидровых растений характерна рыхлосвязанная вода, повреждение и гибель растения происходят еще до того, как оводнение падает до использования организационной воды, у эксерофитов — при содержании воды 20–25%. У пойкилоксерофитов и у созревающих семян при большой потере воды содержимое

клетки подвергается гелефикации. Очевидно, у этих двух групп растений: 1) пойкилоксерофитов и созревающих семян и 2) гомеогидровых растений — различно отношение к наличию организационной воды и воды, которую можно назвать гомеостатической. Это то количество воды, которое необходимо для поддержания гомеостаза растений, а ниже этого уровня происходит повреждение и гибель растений.

Американский физиолог Вальтер Кеннон [Cannon, 1972] сформулировал учение о гомеостазисе. Он показал, что единство и, как бы мы отметили, относительное постоянство внутренней среды организма поддерживается цепью сложных и многосторонних процессов.

Очевидно, у ксерофитов и мезофитов содержание гомеостатической воды выше, чем у эвксерофитов. Можно предполагать, что уровень содержания гомеостатической воды определен генетически и, очевидно, может колебаться у мезофитных растений от 3 до 50% в расчете на воздушно-сухой вес. В то время как у гомеогидровых растений при этом уровне содержания воды начинается отдача воды органеллами клеток, у пойкилогидровых идет не только отдача, но и ее связывание мембранами клетки и происходит гелефикация протоплазмы, протекающая как активный энергозависимый процесс. В отличие от пойкилогидровых растений у гомеогидровых этот процесс не происходит, а идет денатурация содержимого клеток и коагуляция протоплазмы.

Определение гомеостатической воды мы проводили с помощью центрифужного микропресса, сконструированного Г. В. Лебедевым [1967]. Этот пресс был с успехом применен Л. А. Незговоровым с сотр. [1969] для оценки действия закаливания, повышающего устойчивость теплолюбивых растений к низкой положительной температуре. (Мы признательны Л. А. Незговорову за предоставление аппаратуры для опытов и консультации.) В качестве объекта Л. А. Незговоровым было взято нехолодоустойчивое растение огурец (*Cucumis sativa*). Авторы установили, что отжатие сока при малых давлениях происходит прижизненно и изменения в его составе и количестве отражают изменения в протоплазме, окружающей вакуоль. Авторы предполагают, что выделяемый из листьев сок является продуктом ультрафльтрации содержимого вакуоли под влиянием возникшего в ней при отжатии гидростатического давления. Как известно, Вальтер [Walter, 1931] для определения осмотического давления выжимал растительный сок у убитых нагреванием растений. Растительный сок, выжатый из живых растений, давал очень неодинаковые результаты, что вполне понятно, так как клетки различных растений удерживают воду с разной силой. Маковски [1976] определял ассимилированную воду по разнице выжимания из убитых и живых растений.

Маковски [1976] выдвинул еще в 1959 г. свое представление о биоструктуре организмов. Эта гипотеза довольно близка

аналогичным представлениям В. В. Лепешкина [Lepeschkin, 1938] о витаидах. По гипотезе Маковски, часть материи живой протоплазмы интегрирована в совершенно особую, свойственную только живому структуру, названную им биоструктурой, а другая часть является внутриклеточным, интрацеллюлярным или интерплазматическим раствором. Биоструктура — носительница специфических для живого свойств — существует только в живом организме и распадается при его отмирании. Как видно из изложенного, биоструктурная теория (по Маковски), по нашему мнению, не отличается особой ясностью, и ее автор приписывает ей все основные свойства живого.

По Маковски, живая протоплазма состоит из биоструктуры и внутриклеточного раствора. При отжимании прессом воды из живого организма из него в виде сока стечет только внутриклеточный раствор, т. е. свободная вода с растворенными в ней веществами. Условно Маковски называет его вакуолярным соком и считает, что его количество и химический состав приблизительно характеризуют биоструктуру. Выжатый сок из убитых растений Маковски считает «смешанным», так как он состоит из смеси вакуолярного и плазматического соков.

Мы использовали отжимание сока для определения содержания минимума той воды, без которой жизнедеятельность растительного организма невозможна, т. е. гомеостатической воды. Определение гомеостатической воды мы проводили следующим образом. Сначала выжимали растительный сок центрифугированием при сравнительно небольшом давлении. Затем неповрежденные диски из листьев, подвергавшихся давлению, оставляли во влажной камере на 3—4 дня. Диски оставались живыми. Второе центрифугирование проводилось уже при большем давлении, и оставленные во влажной камере диски погибали примерно через 1—2 сут. Гибель подтверждалась их плазмолизированием. Затем определяли содержание воды подсушиванием при 105°. Проведенные нами исследования показали, что у различных эколого-физиологических групп растений содержание гомеостатической воды различно. У ксерофитов оно меньше, чем у мезофитов. У пойкилоксерофитов — наименьшее содержание воды и, по-видимому, совпадает с содержанием организационной воды, так как при большой потере воды они впадают в криптибиоз, что является для них нормой реакции.

Данные по содержанию (в %) гомеостатической воды у различных эколого-физиологических групп приведены ниже (см. стр. 111).

Задача определения гомеостатической воды, очевидно, должна стать неотложным вопросом изучения водного режима растений. Содержание гомеостатической воды сильно различается у различных экологических групп растений.

Рассмотрим влияние перегрева и обезвоживания на растения

811

Мезофиты		Ксерофиты	
Мать и мачеха (<i>Tussilago farfara</i>)	52	Ястребинка (<i>Hieracium pilosella</i>)	25
Бальзамин (<i>Impatiens parviflora</i>)	47	Гелеофиты	
Одуванчик (<i>Taraxacum officinale</i>)	46	Клевер красный (<i>Trifolium pratense</i>)	30
Лопух (<i>Lappa tomentosa</i>)	43	Клевер белый (<i>Trifolium repens</i>)	29

на молекулярном уровне. Отметим, что под влиянием засухи в растительном организме может происходить целый ряд функциональных и структурных изменений [Генкель, 1978]. Существенную роль в функциональных изменениях играет изменение активности ферментных систем. Обнаружено, что засуха приводит к усилению активности почти всех гидролитических ферментов, в том числе и рибонуклеазы.

Действие засухи на рибонуклеазную активность растений изучено к настоящему времени довольно подробно. Объясняется это, по-видимому, двумя обстоятельствами. Во-первых, рибонуклеазная активность играет заметную роль в рибонуклеиновом обмене клетки, а следовательно, может существенно влиять на белковый обмен; во-вторых, рибонуклеазная активность растений довольно чувствительна к водному дефициту [Сатарова, 1978; Творус, 1978].

Впервые увеличение рибонуклеазной активности при обезвоживании растений (томатов, фасоли, гороха, яблони и др.) было обнаружено Кесслером [Kessler, 1961]. При этом по мере возрастания степени обезвоживания в растении наблюдалось снижение содержания суммарной РНК. Автор установил, что причиной послужило не столько нарушение интенсивности синтеза РНК, сколько усиление ее распада при обезвоживании в результате возросшей рибонуклеазной активности. Несомненно, огромное значение имеет сохранение белоксинтезирующей системы во время засухи [Сатарова, Творус, 1964, 1975; Генкель и др., 1967; Henckel, 1970; Сатарова, 1971, 1978].

Под влиянием засухи происходит распад полирибосом на рибосомы и субъединицы, и в результате этого сильно падает синтез белка (на 50—75%), в то же время наблюдается сравнительно небольшое (на 10%) снижение содержания РНК, так как рибонуклеаза, по-видимому, атакует в первую очередь информационную РНК. Исследования проводились двумя путями: 1) электронно-микроскопическим и 2) путем центрифугирования в градиенте плотности сахарозы. При регидратации происходит сборка рибосом и субъединиц в полирибосомы, которые являются основными органеллами, синтезирующими белок. Мы [Генкель и др., 1974] установили на примере пшеницы Безенчукская 98, что рибонук-

леазе принадлежит важная регуляторная роль в синтезе белка: она влияет на основные компоненты белоксинтезирующей системы — рибонуклеиновые кислоты, и в первую очередь на информационную РНК. В сбалансированной системе у оводненных листьев участие рибонуклеазы заключается в разрушении РНК, выполнивших свою роль. При наличии водного дефицита повышается суммарная активность рибонуклеазы, усиливается распад РНК, в результате чего нарушается сбалансированность белоксинтезирующей системы и снижается уровень синтеза белка. При неглубоких нарушениях эти изменения обратимы после изменения условий в благоприятную сторону. Г. И. Блехман, Е. К. Творус [1974] показали, что белки с рибонуклеазной активностью содержатся во всех фракциях, субклеточные структуры которых способны синтезировать белок, а также и в цитоплазме. Засуха вызывает возрастание рибонуклеазной активности в цитоплазме за счет усиления активности цитоплазматической рибонуклеазы и проникновения в цитоплазму рибонуклеаз из субклеточных структур. Н. А. Сатарова и Е. К. Чернявская [1966] отметили, что пурины и пиримидины оказывают стимулирующее действие на синтез нуклеиновых кислот в растениях, а также играют защитную роль по отношению к РНК, подавляя активность рибонуклеазы, которая обычно повышается под действием водного дефицита. При этом происходит усиление синтеза белка. О повышении синтеза белка авторы судили по включению меченого азота ^{15}N в белки. Сравнение растений кукурузы, обработанных аденином, с предпосевно-закаленными растениями, перенесшими атмосферную засуху, показало очень близкие результаты как по синтезу белка, так и по урожаю, который был несколько выше у закаленных растений.

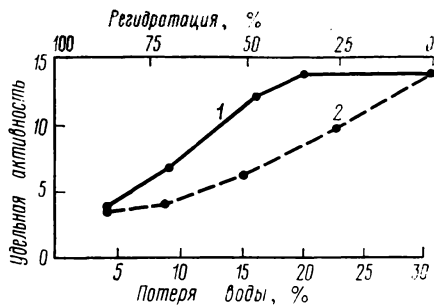
Следует отметить, что далеко не всегда возрастание активности рибонуклеазы приводит к уменьшению содержания суммарной РНК [Блехман, 1979а]. Эти данные вызвали предположение о том, что возрастающая рибонуклеазная активность в первую очередь направлена на деполимеризацию информационных РНК.

В настоящее время известно, что возрастание рибонуклеазной активности при обезвоживании растений может происходить по крайней мере по трем причинам. Во-первых, может усиливаться интенсивность синтеза фермента, и главным образом цитоплазматической рибонуклеазы [Творус, 1970]. Во-вторых, было обнаружено, что при обезвоживании листьев хлопчатника общее возрастание рибонуклеазной активности сопровождается ее количественным внутриклеточным перераспределением: увеличением активности в цитоплазматической фракции и уменьшением во фракции хлоропластов [Vieira da-Silva, 1970]. Последний автор полагает, что обезвоживание приводит к высвобождению некоторых изоэнзимов рибонуклеазы из латентного состояния, а также имеет место зимогенный путь активации фермента. Мы уже от-



Р и с. 8. Изменение рибонуклеазной активности при обезвоживании и регидратации листьев пшеницы 'Безенчукская 98'

1 — обезвоживание; 2 — регидратация



Р и с. 7. Знимограмма рибонуклеазной активности в цитоплазматической фракции листьев пшеницы 'Безенчукская 98'

а — необезвоженные растения; б — потеря воды 16—18%;

1 — кислые белки; 2 — щелочные белки

мечали, что внутриклеточное перераспределение рибонуклеазной активности обнаружено и при обезвоживании листьев пшеницы [Генкель и др., 1975; Блехман, Творус, 1974]. В этих работах установлено, что вызванное обезвоживанием общее возрастание рибонуклеазной активности и ее количественное внутриклеточное перераспределение сопровождаются и качественным перераспределением: появлением в цитоплазматической фракции, кроме собственной рибонуклеазы, ее изоферментов, принадлежащих в «норме» субклеточным структурам (рис. 7).

Третья причина, приводящая к повышению рибонуклеазной активности при обезвоживании, также выявлена у листьев пшеницы 'Безенчукская 98' [Блехман, Творус, 1976; Блехман 1977]. Для этого объекта она оказалась наиболее существенной и заключается в нарушении четвертичной структуры цитоплазматической рибонуклеазы при обезвоживании. Было обнаружено, что возрастание рибонуклеазной активности по мере обезвоживания листьев пшеницы (рис. 8) сопровождается диссоциацией цитоплазматической рибонуклеазы, представляющей собой димер [Блехман, 1977а], на субъединицы [Блехман, 1977б; Блехман, 1978], которые значительно (в 3—4 раза) активнее недиссоциированной формы фермента [Блехман, Творус, 1976; Блехман, 1977а]. При регидратации наблюдалось снижение рибонуклеазной активности и исчезновение диссоциированной формы фермента (рис. 9).

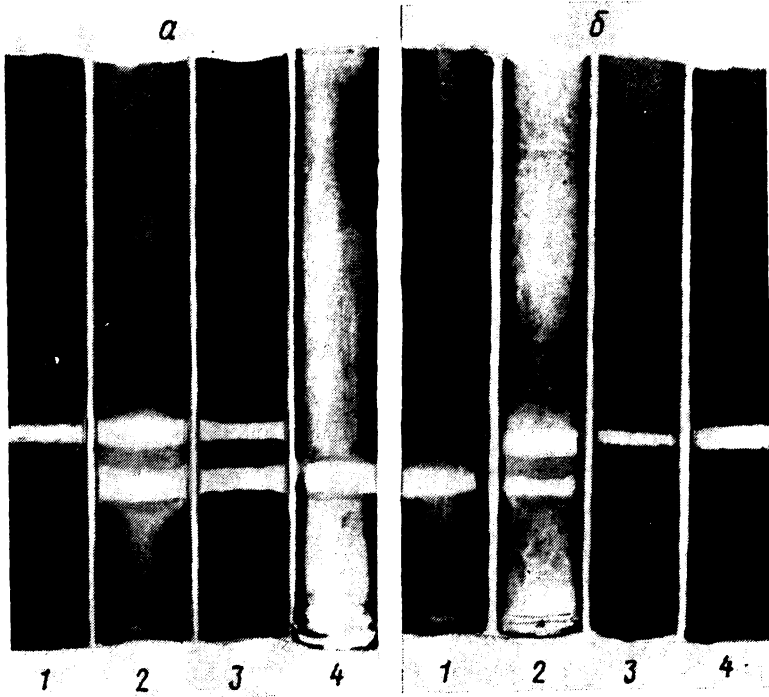


Рис. 9. Зимограмма изменения четвертичной структуры цитоплазматической рибонуклеазы листьев пшеницы 'Безенчукская 98' при обезвоживании и регидратации

a — обезвоживание: 1 — 4,2%, 2 — 9,1%, 3 — 15,8%, 4 — 20,2%; *b* — регидратация: 1 — 20,2%-ное обезвоживание (контроль); 2 — 25%-ное, 3 — 49,3%-ное; 4 — 87,2%-ное обезвоживание

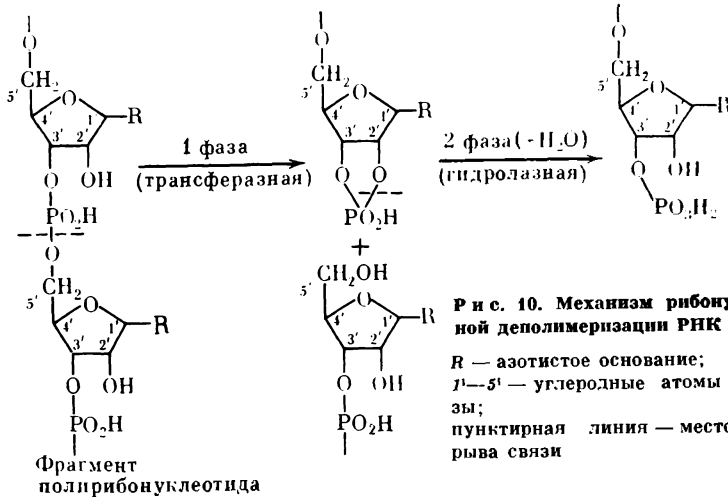


Рис. 10. Механизм рибонуклеазной деполимеризации РНК

R — азотистое основание;
1'—5' — углеродные атомы рибозы;
пунктирная линия — место разрыва связи

Было также обнаружено, что диссоциированная форма цитоплазматической рибонуклеазы не только значительно активнее недиссоциированной, но и несколько иначе катализирует *in vitro* реакцию деполимеризации РНК [Блехман, 1978]. Если выделенная из необезвоженного растения недиссоциированная форма катализирует этот процесс обычным двухфазным путем [1) разрыв межнуклеотидных связей, сопровождающийся внутримолекулярным трансфосфорилированием с образованием 2',3'-нуклеозидциклофосфатов (негидролитическая или трансферная фаза) и 2) последующий гидролиз 2',3'-нуклеозидциклофосфатов с образованием нециклической 3'-формы нуклеозидов (гидролитическая или гидролазная фаза)], то при действии выделенной из обезвоженного растения диссоциированной формы рибонуклеазы второй фазы реакции обнаружить не удалось (рис. 10).

Оказалось, что эти особенности проявляются не только *in vitro*, но и в самом растении. Во-первых, обнаружено, что обезвоживание листьев пшеницы сопровождается заметным увеличением содержания в цитоплазматической фракции конечных продуктов рибонуклеазной деполимеризации РНК — рибонуклеозидмонофосфатов [Блехман, 1979]. Это коррелирует с уже указанным заметным возрастанием активности цитоплазматической рибонуклеазы при обезвоживании. Во-вторых, оказалось, что по мере обезвоживания нециклическая 3'-форма рибонуклеозидмонофосфатов уступает место циклической 2',3'-форме конечных продуктов рибонуклеазной деполимеризации РНК [Блехман, 1980]. Это также коррелирует с изменением механизма рибонуклеазной деполимеризации РНК ферментом, выделенным из обезвоженного растения (см. рис. 10), и окончательно подтверждает предположение о том, что диссоциированная форма цитоплазматической рибонуклеазы участвует в рибонуклеиновом обмене обезвоженного растения.

При регидратации циклическая 2',3'-форма рибонуклеозидмонофосфатов уступает место обнаруживаемой у необезвоженных растений нециклической 3'-форме (рис. 11, 12), а также наблюдается снижение содержания этих соединений до уровня, обнаруживаемого у необезвоженных растений [Блехман, 1979а, 1980].

Физиологическая и приспособительная роль указанных изменений в одном из звеньев рибонуклеинового обмена пока еще не вполне ясна, но видно, что они наблюдаются в период реакции и исчезают при регидратации.

Мотес (см.: [Генкель, 1946]) показал, что при обезвоживании наступает гидролиз белков с образованием промежуточных продуктов, токсичных для растения. Н. А. Хлебникова (см.: [Генкель, 1946]) также установила наличие распада углеводов и белков при обезвоживании растений. Молиш (см.: [Генкель, 1946]) один из первых констатировал распад крахмала при обезвоживании, но он связывал свои результаты не с обезвоживанием, а с повышенной транспирацией. Усиление гидролиза углеводов и

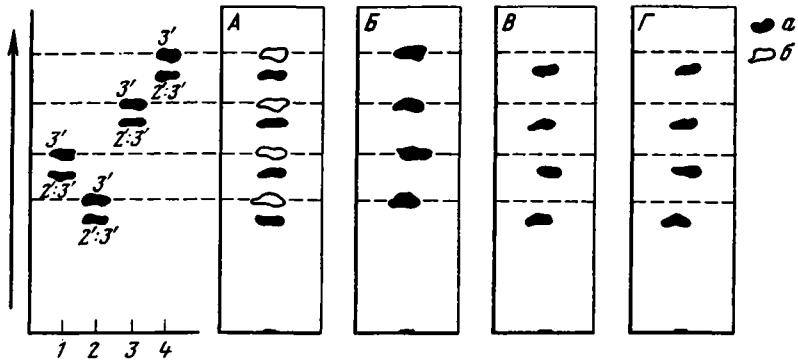


Рис. 11. Схема анализа методом бумажной хроматографии конечных продуктов деполимеризации РНК недиссоциированной и диссоциированной формами цитоплазматической рибонуклеазы листьев пшеницы 'Безенчукская 98'

1-4 метчики АМФ, ГМФ, ЦМФ и УМФ соответственно; А, Б — действие недиссоциированной формы фермента (15 и 60 мин), В, Г — действие диссоциированной формы фермента (15 и 60 мин)

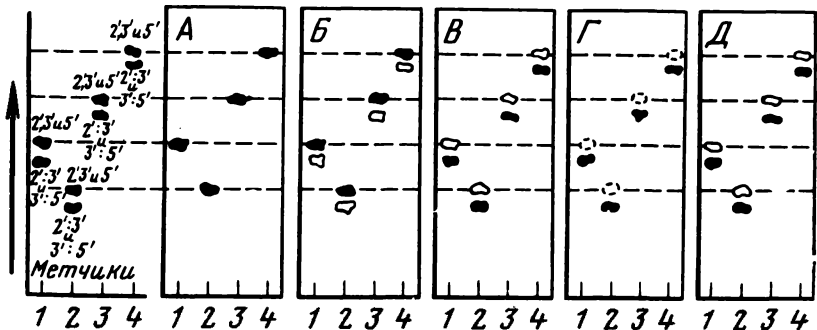
а — основной, б — минорный компоненты; стрелкой показано направление движения растворителя

белков при засухе установили Н. М. Сисакян [1940], П. А. Генкель [1952], а также Генкель, Мартыанова, Зубова [1964]. Гидролиз белков при обезвоживании может быть качественно или сравнительно учтен путем макроскопических реакций на белок (миллоновая, биуретовая и ксантопротеиновая). В. Ф. Альтергот [1981] показал, что распад белков при засухе приводит к накоплению аммиака, влияющего токсически на растения. Сразу же отметим, что В. Ф. Альтергот получал свои результаты при

Рис. 12. Схема анализа методом бумажной хроматографии рибонуклеозидно-нофосфатов цитоплазмы листьев пшеницы 'Безенчукская 98' при обезвоживании и регидратации

А — контроль; Б, В, Г — обезвоживание (9,8; 16,1; 21,1% соответственно); Д, Е, Ж — регидратация (29,2; 68,4 и 100% — по отношению к Г соответственно)

Остальные обозначения те же, что и на рис. 11



очень сильным действием жары или обезвоживания растений, когда уже начинался кариолизис и другие признаки сильного повреждения растений. По данным Н. М. Сисакяна [1940], для более засухоустойчивых растений характерна более высокая способность к синтетическим реакциям, и гидролиз белков в период засухи идет не столь интенсивно и быстро по сравнению с неустойчивыми растениями. По его мнению, повреждение и гибель растений происходят тогда, когда сильно снижается уровень содержания белков.

По данным А. С. Кружилина и З. М. Шведской [1970], у некоторых сельскохозяйственных растений под действием высокой температуры у неустойчивых сортов повышаются дыхание и активность пероксидазы, а также наблюдается накопление моноз, аминокислот и аммиачного азота. На основании представления о преобладании в период действия засухи гидролитических процессов был разработан метод крахмальной пробы [Генкель, 1952]. Кратко он сводится к определению содержания крахмала у срезированных растений после завядания. Чем больше крахмала остается в растении после завядания, тем оно устойчивее. Защитное действие растений в этом направлении было отмечено Мотесом [Mothes, 1955]. Оказалось, что в ответ на обезвоживание одной из основных защитных реакций является обезвреживание аммиака путем образования аспарагина и глутамина. Н. С. Петин и Ю. Г. Молотковский [1956, 1957] показали, что и при воздействии высокой температуры в растении накапливаются амиды, а также аммонийные соли органических кислот. Снижая активность дегидрогеназ, им удалось повысить жароустойчивость сахарной свеклы путем опрыскивания ее солями цинка.

В работе Темп [1976], выполненной в лаборатории Ф. Д. Сказкина, обезвоживание ячменя приводило не к образованию аммиака в токсических дозах, а к возрастанию содержания амидов. Эта работа была продолжена в нашей лаборатории Е. В. Тихомировой [1980]. Она исследовала действие повышенной температуры на изменение активности глутаминсинтетазы (ГС), содержание аммиака, амидов и белка в листьях и корнях различных по жароустойчивости злаков — малоустойчивого овса и более жароустойчивого проса. На выращенных в гравийной культуре злаках выявлено, что реакция растений на действие повышенной температуры связана с увеличением активности ГС — фермента первичной ассимиляции аммиака. Показателем степени угнетения растений высокой температурой является падение содержания белка в их листьях. В листьях опытных растений содержание амидов увеличивалось в 10–15 раз, а суще-

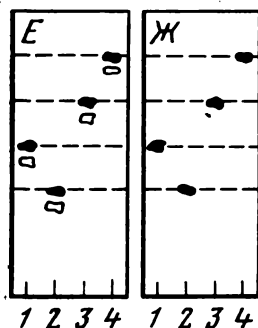


Таблица 11. Изменение азотного обмена в листьях и корнях растений проса и овса при действии засухи
[Тихомирова, 1980]

Характеристика	Длительность засухи, ч					
	Корни			Листья		
	0	14	36	0	14	36
Просо						
Белок, мг/мл экстракта	2,02±0,05	1,35±0,11	0,86±0,07	14,25±0,55	7,93±0,82	5,30±0,10
Азот аммиачный, мг/100 г сырой массы	0,08±0,01	0,20±0,07	0,32±0,01	0,07±0,02	0,07±0,03	0,12±0,01
Азот амидный, мг/100 г сырой массы	0,15±0,03	0,06±0,02	0,58±0,08	0,21±0,04	0,52±0,02	3,05±0,13
Активность глутаминсинтетазы, отн. ед./мл экстракта	0,14±0,03	0,24±0,02	0,26±0,01	1,95±0,13	2,03±0,16	0,87±0,01
Удельная активность глутаминсинтетазы, отн. ед./мг белка	0,07±0,01	0,18±0,01	0,30±0,01	0,14±0,004	0,26±0,007	0,16±0,001
Овес						
Белок, мг/мл экстракта	2,24±0,15	0,89±0,10	0,27±0,03	14,77±0,02	10,67±0,52	6,22±0,42
Азот аммиачный, мг/100 г сырой массы	0,19±0,02	0,25±0,02	1,52±0,07	0,10±0,03	0,10±0,02	0,18±0,04
Азот амидный, мг/100 г сырой массы	0,40±0,02	0,13±0,02	0,93±0,23	0,35±0,01	1,14±0,02	3,62±0,22
Активность глутаминсинтетазы, отн. ед./мл экстракта	0,60±0,12	0,34±0,01	0,04±0,01	6,81±0,72	6,46±0,17	4,65±0,02
Удельная активность глутаминсинтетазы, отн. ед./мг белка	0,27±0,04	0,38±0,03	0,13±0,03	0,46±0,05	0,60±0,01	0,75±0,05

ственного накопления аммиака не наблюдалось. По-видимому, аммиак может накапливаться только при сильном экстремальном воздействии повреждающего фактора, когда нарушается деятельность ГС и падает ее активность. В свете представлений К. Т. Сухорукова, развиваемых В. Ф. Альтерготом, начинается окислительное разрушение плазмы как конечный этап отмирания.

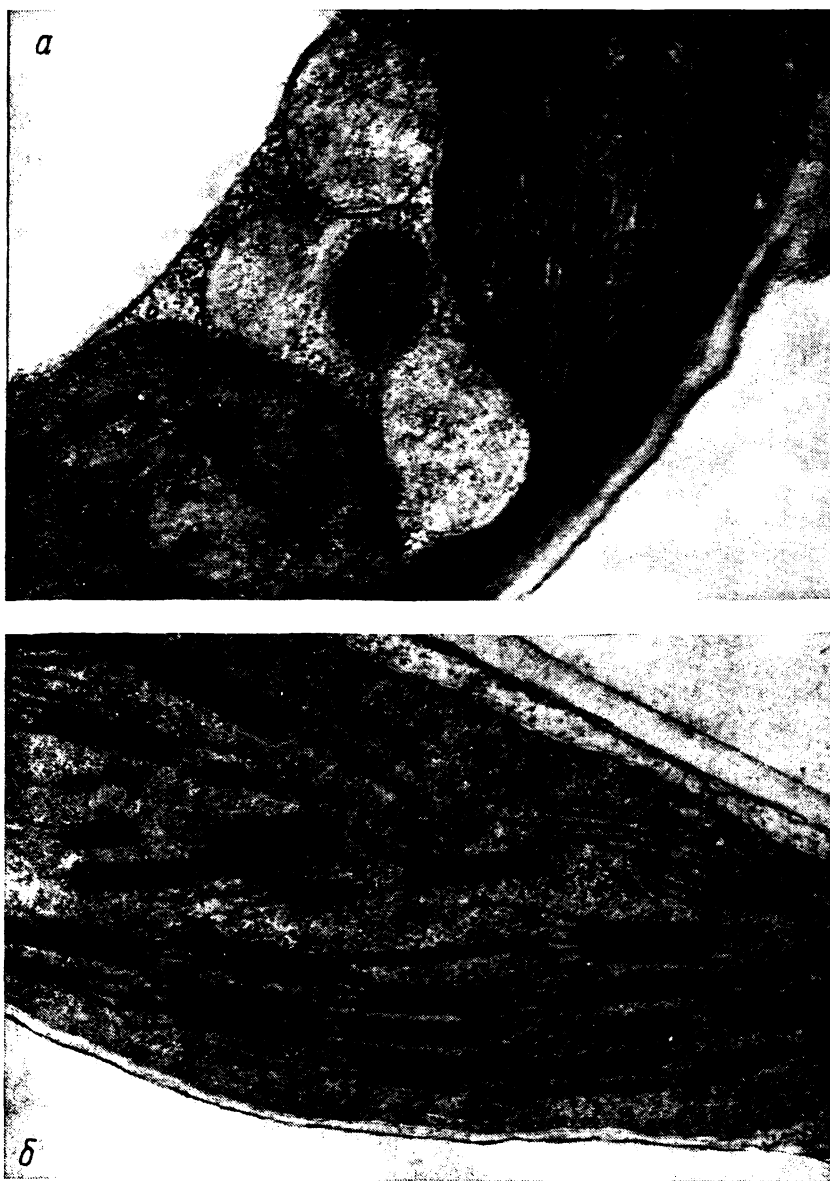
Активность ГС в листьях и корнях различна у растений проса и овса. У растений проса под влиянием атмосферной засухи (суховея) активность ГС значительно возрастает даже в условиях сильного суховея как в листьях, так и в корнях, а у растений овса в это время она в корнях и листьях падает. Е. В. Тихомирова предполагает, что причиной высокой жароустойчивости проса является более высокая активность ГС не только в листьях, но и в корневой системе (табл. 11).

В результате работ Е. В. Тихомировой можно сделать вывод о том, что одной из защитных реакций растений мезофитов на действие высокой температуры является повышение активности глутаминсинтетазы как в листьях, так и в корнях.

Обезвоживание, а также повышенная температура влияют на субмикроскопическую структуру клеток, и прежде всего на мембраны клетки. При сильном обезвоживании листьев томата [Генкель и др., 1967], а также при перегреве нарушается сопряженность окисления и фосфорилирования у выделенных из растений митохондрий до полного разобщения этих процессов. При этом имеет место только свободное окисление субстратов без образования макроэргической связи АТФ. При подобном перегреве наблюдаются изменения в ультраструктуре митохондрий (их набухание, просветление матрикса, разбухание крист и уменьшение их числа) [Генкель и др., 1968; Андреева, Куркова, 1964]. И. Н. Андреева [1971] провела электронно-микроскопическое изучение митохондрий проростков гороха, кукурузы, фасоли. У гороха (растение неустойчивое к нагреву) как в оптимальных условиях, так и при прогреве (30–50°) митохондрии набухают сильнее, чем у более устойчивых фасоли и кукурузы. Сокращение набухших митохондрий при внесении АТФ и бычьего сывороточного альбумина (БСА), а также сукцината БСА происходит при всех изученных температурах. У жароустойчивых растений (кукуруза, фасоль) наблюдается высокое сокращение при экстремальных температурах (45–50°), в то время как у неустойчивых (горох) сокращение резко снижено, что подчеркивает необратимость температурного повреждения. Все же и у жароустойчивых растений (фасоль) при 35 и 45° полного сокращения митохондрий не происходит. Из приведенных данных видно, как резко различаются мезофитные растения в отношении стабильности ультраструктуры митохондрий и как нарушается их ультраструктура под влиянием повышенных температур.

Тилакоиды хлоропластов, по-видимому, как и остальные мембраны, состоят также из двух типов [Anderson; Machold. Цит. по кн.: Генерозова, 1978]. Пограничные липиды составляют мономолекулярную пленку, ассоциированную с наружной гидрофобной поверхностью «интегральных белков». Жидкие подвижные липиды образуют матрикс двух липидных слоев. Андерсон [1975] считает, что подобная организация мембраны позволяет ей быстро менять конформацию и расположение макромолекулярных белковых компонентов.

По литературным данным, реакция на обезвоживание — одно из главных условий, регулирующих состояние растений в неблагоприятных условиях [Parker, 1972; Todd, 1972; Keck, Boyer, 1974]. Это становится вполне понятным, если вспомнить, что вода входит как обязательный компонент в структуру мембран. Чепмен (см: [Генерозова, 1978]) считает, что минимальное количество воды в мембранах составляет примерно 20% от ее сухого веса, а снижение этого содержания приводит к нарушениям их структуры. Установлено, что при сильном обезвоживании происходит разрушение митохондрий и пластид [Nir et al. Цит. по кн.: Генерозова, 1978], аппарата Гольджи [Schnerf. Цит. по кн.: Генерозова, 1978], эндоплазматического ретикулума и ядерной оболочки [Nir et al., 1969]. Большое значение для противостояния обезвоживанию представляет состояние тонопласта. По данным И. П. Генерозовой [1976], более уплотненный тонопласт имеется у закаленных к засухе растений, а у контрольных он не уплотнен и хлоропласты при обезвоживании разрушаются. Функциональные нарушения в работе органелл появляются задолго до разрушения хлоропластов [Bayer, 1970]. Первая заметная реакция проявляется в разбухании крайних тилакоидов. Е. Б. Куркова [1975] показала, что еще раньше падает содержание крахмала, видимо, за счет нарушения функции фотосинтеза. По данным И. П. Генерозовой [1978], у семидневных проростков пшеницы при 27%-ной потере воды листом межгранные ламеллы частично разрушаются и грани теряют правильную ориентировку, при этом они выглядят слегка размытыми; по мере увеличения степени потери воды разрушение усиливается. При 55%-ной потере воды листом строма хлоропласта сильно уплотнена и гранальные тилакоиды разрушены (рис. 13). И. А. Тарчевский [1964] отмечает, что почвенная и атмосферная засухи нарушают тонкую структуру хлоропластов, снижают содержание хлорофилла а и b, желтого пигмента виолосантина и увеличивают содержание каротина и лутеина. Засухи вызывают, по мнению И. А. Тарчевского, неспецифические и специфические изменения в метаболизме углерода. К неспецифическим изменениям он относит снижение интенсивности фотосинтеза, меньшее включение ¹⁴С в высокомолекулярные соединения, особенно в белки и сахарозу, а также увеличение включения радиоактивного углерода в аланин и гек-



Р и с. 13. Субмикроскопическое строение хлоропластов после засухи
а — контрольные растения; б — закаленные растения

созы. К специфическим изменениям фотосинтеза при засухе автор относит сильное уменьшение включения ^{14}C в фосфорные эфиры. Образование аланина в условиях засухи снижает токсическое действие образующегося аммиака. За счет высокой интенсивности реакции фосфоглицериновая кислота — фосфопируват — аланин фотосинтез поддерживается на сравнительно высоком уровне, когда основное течение фотосинтеза прекращается из-за недостатка АТФ в хлоропластах. Снижение образования сахарозы и накопление геكсоз вызывает, очевидно, повышение осмотического давления, что повышает водоудерживающую силу клеток.

Атмосферная и почвенная засухи нарушают постфотосинтетические превращения углерода и приводят к усилению образования клетчатки и пролина, что также является одной из приспособительных реакций. Засуха также снижает интенсивность оттока ассимилятов из листьев. Почвенная засуха тормозит дыхательный метаболизм углерода и приводит к снижению темновой фиксации CO_2 . Снижается также синтез АТФ в фотосинтетическом и окислительном фосфорилировании. Засуха вызывает денатурацию белков протоплазмы и органоидов клетки. Свою работу И. А. Тарчевский [1964] провел на пшеницах и на травянистых растениях леса.

Связь коллоидно-химических свойств содержимого клеток с засухоустойчивостью впервые начал изучать Н. А. Максимов с сотр. [Максимов, Васильева, 1948; Максимов, Сойкина, 1939; Максимов, Можаяева, 1944]. В основном они изучали изменение проницаемости протоплазмы в процессе завядания и после перенесенного обезвоживания. Они показали, что под влиянием обезвоживания происходит изменения в вязкости протоплазмы, усиливается ее проницаемость. Н. А. Максимов и Л. В. Можаяева [1944] отметили повышение вязкости в ходе онтогенеза.

Значение вязкости протоплазмы для жароустойчивости было изучено нами [Генкель, Цветкова, 1955; Генкель, Баданова, 1956]. Н. Т. Холодный [1924], Норсен (см.: [Генкель, Баданова, 1956]) отметили, что величина вязкости протоплазмы клеток меняется как от физиологического состояния, возраста [Генкель, Барская, 1962], так и от ряда других внешних условий.

Исследования Норсена (см.: [Генкель, Баданова, 1956]) показали, что при выдерживании листьев *Elodea* в растворах этилового, пропилового и бутилового спиртов уже через несколько минут наблюдается сильное уменьшение вязкости протоплазмы. Аналогичное действие на изменение вязкости протоплазмы, по его данным, оказывают повышенные температуры. Обработка нитей *Spirogyra* 0,1 М растворами различных амидов вызывает понижение вязкости протоплазмы в первые 2 мин, а затем последующее повышение. Следует отметить, что NaCl и сахара вызывают уменьшение вязкости протоплазмы клеток.

Исследования Норсена и последующие работы Д. А. Сабина и его учеников (см.: [Генкель, Баданова, 1956]) показали, что степень изменения вязкости протоплазмы определяется ее исходной величиной, физико-химическими свойствами молекул и концентрацией действующего вещества.

Нами была поставлена задача установить значение коллоидно-химических изменений протоплазмы, ее вязкости, определяющих свойства жароустойчивости растений. Оказалось, что наиболее жароустойчивые растения — суккуленты — имеют наиболее вязкую протоплазму [Генкель, 1956], а искусственно повышая вязкость путем обработки срезов или зерновок хлористым кальцием, удалось сильно поднять вязкость цитоплазмы и точку коагуляции ее коллоидов под действием повышенной температуры у суккулентов, злаков и ряда культурных растений (Генкель, Цветкова, 1955].

Работа по влиянию катионов и анионов на вязкость и жароустойчивость растений была продолжена П. А. Генкелем [1956] и К. А. Бадановой [1957]. Как известно, катионы различной валентности оказывают неодинаковое действие на коллоидно-химическое состояние клетки, в частности на дисперсность и гидрофильность коллоидов, тогда как анионы органических солей влияют на величину структурной вязкости протоплазмы. Учитывая это, мы в своих опытах использовали следующие соединения: хлористые соли алюминия, кальция, натрия и калия, натриевые и калиевые соли лимонной, щавелевой и винной кислот при рН 8. Контролем служила дистиллированная вода. В качестве опытного объекта использовалась *Elodea canadensis*, листья которой обрабатывались в течение 30 мин 0,05 М растворами вышеуказанных солей. Вязкость цитоплазмы определялась методом центрифугирования при 1500 оборотах. После центрифугирования листья фиксировались соответствующей смесью (равные объемы 1%-ной хромовой кислоты и 10%-ного формальдегида с добавлением небольшого количества уксусной кислоты) и промывались дистиллированной водой. Величина вязкости измерялась по времени полного смещения хлоропластов.

Для определения степени жароустойчивости листья помещали в пробирку с дистиллированной водой, нагретой до определенной температуры, и выдерживали при этих условиях в течение 10 мин, после чего листья переносили в молярный раствор сахарозы и просматривали под микроскопом. Число плазмолизированных клеток служило показателем степени жароустойчивости растения.

Данные табл. 12 свидетельствуют о различном действии катионов на протоплазму клеток: с повышением валентности катиона увеличивается вязкость протоплазмы. Увеличение вязкости протоплазмы сопровождается повышением жароустойчивости растений. Однако анионы органических кислот, повышая вязкость про-

топлазмы, не вызывают увеличения, а наоборот, понижают жароустойчивость растений.

Результаты по определению степени гидрофильности коллоидов свидетельствуют о том, что катионы натрия и кальция вызывают повышение гидрофильности коллоидов протоплазмы, причем наибольшее увеличение гидрофильности вызывает катион кальция. Наблюдаемое явление можно объяснить с точки зрения повышения дзетапотенциала коллоидов под влиянием небольшого количества электролитов. Анионы органических кислот понижают гидрофильность коллоидов.

На основании полученных данных можно сделать предположение о существовании нескольких видов вязкости протоплазмы, различающихся по своей природе. Очевидно, действие катионов на растения оказывает определенное влияние на степень дисперсности и гидратации клеточных коллоидов, что обуславливает соответствующие изменения вязкости протоплазмы, которые мы называем гидрофильной вязкостью протоплазмы.

При действии анионов органических кислот на растения можно предполагать, что анионы этих соединений, влияя на электростатические силы боковых цепочек белковых молекул, снижают из заряд и степень гидратации. Подобные изменения вязкости протоплазмы называют структурной вязкостью цитоплазмы.

К выводу о наличии двух видов вязкости цитоплазмы (дисперсной и структурной) пришел также Столфельт [Stolfelt, 1955]. Наше мнение о наличии гидрофильной и структурной вязкости протоплазмы подтвердил П. Д. Бухарин [1958а]. Он подвергал яровую пшеницу 'Лютесценс 758' в светлом термостате действию различных температур: 26, 36, 40, 46° — в фазу всходов; 32, 34, 46 и 50° — в фазу кущения. Было констатировано,

Таблица 12. Влияние катионов солей и анионов органических кислот на устойчивость листьев *Elodea canadensis* к высоким температурам

Вариант	Вязкость протоплазмы (время полного смещения хлоропластов, в мин)	Жароустойчивость клеток (число погибших клеток)
Контроль	10	41
AlCl ₃	17	47
CaCl ₂	15	45
NaCl	10	42
KCl	8	41
Контроль	8	48
Натрий лимоннокислый	16	47
Натрий виннокислый	14	47
Натрий цавелевокислый	12	48

что вязкость протоплазмы непрерывно повышалась, а жароустойчивость возрастала только до действия температуры 35°. Начиная с температуры 40°, жароустойчивость начала снижаться. Автор объясняет это следующим образом. По его мнению, до 40° повышалась гидрофильная вязкость цитоплазмы, тесно связанная с жароустойчивостью, а в дальнейшем начинала возрастать структурная вязкость, не связанная с жароустойчивостью. Таким образом, П. Д. Бухарин показал, что под влиянием повышенной температуры в организме смещаются соотношения между гидрофильной и структурной вязкостью цитоплазмы.

А. Ф. Клешнин [1945] определял жароустойчивость листьев хлопчатника на засоленном фоне в водных культурах на питательной смеси Гельригеля (засоление 0,1–0,3% NaCl по хлору). Температура воздействия доводилась до 55° в течение 10 мин. Автор пришел к выводу, что засоление снижает жароустойчивость листьев, причем наибольшую устойчивость давали средние листья, а наименьшую — нижние, имеющие меньшую общую возрастность, и верхние с незначительным собственным возрастом. А. Ф. Клешнин считает, что анионы и катионы солей, проникая в клетки растений и понижая заряды содержимого клеток, должны снижать жароустойчивость. П. Д. Бухарин [1958] изучал жароустойчивость растений сначала на Валуевской сельскохозяйственной опытной станции им. П. А. Костычева, а в 1955 г. — на полях колхоза «Заветы Ленина» Шадринского района Курганской области. Работы проводились с пшеницей 'Лютесценс 758', кукурузой 'ВИР42' и подсолнечником 'Ждановский 8281'. Измерения температуры производились микроэлектротермометром. У пшеницы 'Лютесценс 758' во всех сроках наблюдения температура листьев была всегда несколько ниже, чем температура воздуха. У кукурузы 'ВИР42' температура листьев поднимается на 1,0–3,1° выше температуры окружающего воздуха в середине дня, а в утренние и вечерние часы — всего на 0,2–0,4°. У подсолнечника 'Ждановский 8281' температура листьев в середине дня была на 0,8–1,6° ниже температуры воздуха. По данным Новоселовой (см.: [Генкель, 1956]), полученным на Валуевской опытной станции в условиях почвенно-атмосферной засухи, ни в одном случае не отмечалось перегрева листьев яровых пшениц.

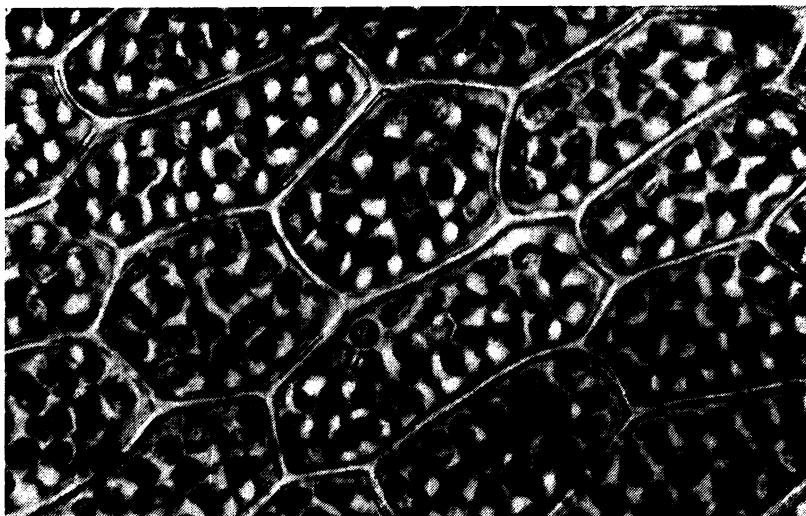
Для выяснения роли транспирации в охлаждении листа П. Д. Бухарин применял следующие методы: заворачивание листьев в целлофановые конверты, замазывание устьиц ланолином, подрезка жилок у подсолнечника. При сокращении интенсивности транспирации температура листьев всегда повышалась на 1,4–6,9°. Длительное пребывание в целлофановых конвертах приводило к необратимым повреждениям — запалам, т. е. побурениям листа или его части. Подобные ожоги автор наблюдал и непосредственно в полевых условиях на Валуевской станции у

подсолнечника на поливных участках после полива, а на неполивных их не наблюдалось. Последнее обстоятельство свидетельствует о том, что на неполивных участках произошло закаливание растений.

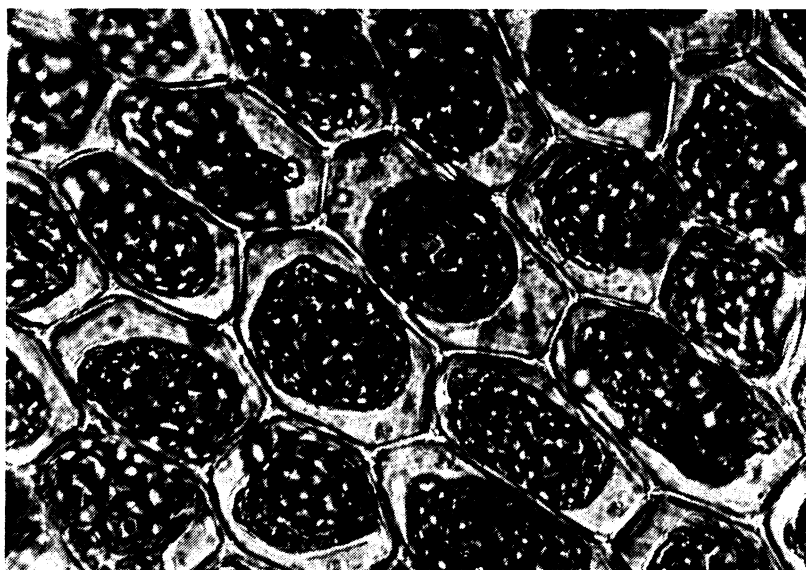
Особую категорию повреждения у растений представляют припочвенные ожоги. А. А. Кобылин (см.: [Генкель, 1946]) наблюдал их у проростков овса сорта Победа в Троицком лесостепном заповеднике в Челябинской области. Температура воздуха в это время была 28°, а температура почвы — 48°. А. А. Кобылин отметил полегание проростков, вызванное припочвенными ожогами, такие повреждения были названы им «высохшие перекручины».

П. Д. Бухарин [19586] наблюдал припочвенные ожоги пшеницы на полях колхоза «Заветы Ленина» в Шадринском районе Курганской области у яровой пшеницы 'Лютесценс 758'. Температура почвы достигала 58,5°. П. Д. Бухарин установил, что ожоги появляются у пшеницы при температурах почвы от 50 до 53°, а при температуре в 54,5° наблюдаются сильные ожоги. Незначительные припочвенные ожоги вызывают частичное повреждение клеток, глубокие ожоги приводят к отмиранию растений.

В то же время выносить обезвоживание растениям помогают, по нашему мнению [Генкель, 1956], эластические свойства протоплазмы. Разработанный нами метод определения эластичности сводится к ослаблению связи протоплазмы с оболочкой путем погружения срезов растения в раствор на 1/10 молярности ниже, чем изоосмотический раствор, с последующим центрифугированием (1000—2000 оборотов). Чем скорее происходит отрыв цитоплазмы от оболочек, тем меньше эластичность цитоплазмы. Несомненно, эластические свойства цитоплазмы связаны не только с упорядоченной ориентацией мицелл, но и с размерами клеток растений. Ксероморфная структура, ведущая к мелкоклетности, несомненно, способствует меньшему натяжению цитоплазмы при обезвоживании, т. е. позволяет лучше переносить циторризы. Когда клетка гомеогидрового растения теряет тургор, наблюдается не плазмолиз, а циторриза клеток (цитос — клетка и ризос — сморщивание). При циторризе содержимое клетки сжимается и тянет за собой оболочку, которая втягивается внутрь клетки. При этом может легко произойти отрыв плазмы от оболочки или ее повреждение втягивающейся оболочкой. Очень легко циторриза происходит у пойкиломезофитного мха *Mnium*. Следует отметить, что виды этого мха не переносят длительного обезвоживания и быстро повреждаются и погибают при обезвоживании. *Mnium* обычно растет во влажных условиях тенистого леса, это помогает ему переживать засушливые периоды лета. Циторриза *Mnium* сравнительно мало способствует перенесению обезвоживания. В. Штруггер [1953] на основании некоторых работ отмечает, что



Р и с. 14. Контрольные клетки мха *Mnium affine*



Р и с. 15. Выпуклый плазмолиз в клетках мха *Mnium affine*

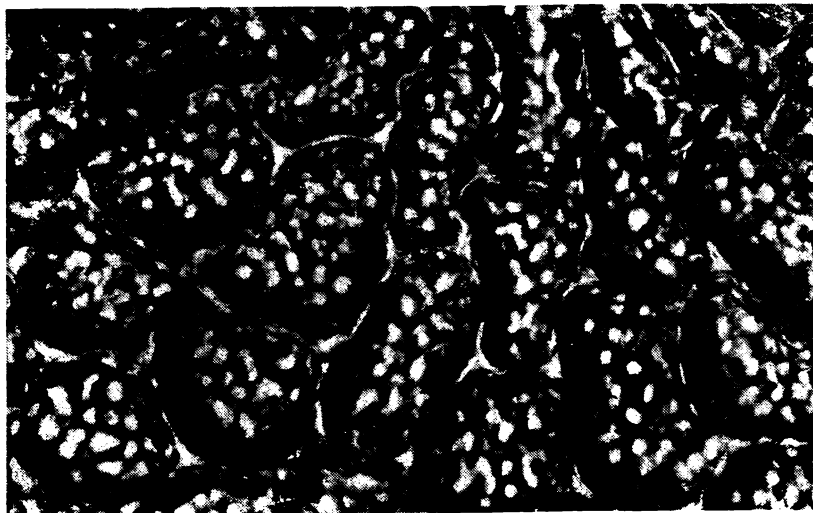


Рис. 16. Циторриза в ослабленных клетках мха после выдерживания в натриевой соли АТФ

циторриза у *Mnium* можно вызвать не только подсушиванием, но и действием гипертонического раствора сахарозы вследствие непроницаемости клеточной оболочки *Mnium* для сахарозы. Мы связываем это явление со свойствами мембран живого содержимого клетки. При работе с видами рода *Mnium* (*Mnium undulatum* и *M. affine*) мы обнаружили следующие интересные факты [Генкель, Пронина, 1973]. Вначале мох при плазмолизировании его сахарозой давал типичные картины циторриза. Однако через несколько месяцев культуры в лаборатории он переставал давать картины типичного циторриза и в растворах сахарозы обнаруживался плазмолиз. Типичные картины клеток мха даны на рис. 14. Типичная картина плазмолиза у ослабленных клеток *M. affine* видна на рис. 15. Мы пришли к выводу, что отсутствие циторриза при длительной культуре мха связано с ослаблением его жизнеспособности в условиях лаборатории. Для доказательства этого положения мы обрабатывали листья мха 0,01%-ной натриевой солью АТФ (Na АТФ) в течение 30 мин. После этого действовали 0,8 М раствором сахарозы. При этом сразу же наблюдался циторриз, который и продолжался 16–18 мин., а затем он переходил в вогнутый плазмолиз. На рис. 16 представлен циторриз в ослабленных клетках мха. Принесенный из леса *Mnium* сразу же давал циторриз, который также продолжался в течение 14–15 мин, потом уже переходил в вогнутый, а затем в выпуклый плазмолиз. Обработка таких листьев Na АТФ не давала каких-либо результатов.

В табл. 13 приведены результаты одного из опытов по влиянию обработки NaATФ на мох *Mnium*. Как видно из этих данных, время циторриза увеличивается после обработки. Вязкость и эластичность протоплазмы по мере обезвоживания падают, а после обработки NaATФ возрастают, но более замедленно (табл. 14).

Таким образом, для циторриза необходима затрата энергии, связанная с увеличением эластических свойств протоплазмы. Наш вывод о связи циторриза не со свойствами клеточной оболочки, а с мембранами самой протоплазмы получает полное подтверждение.

Успехи в изучении протоплазматических мембран и их роли в строении и организации внутреннего содержимого клетки заставляют признать их значение и для понимания физиологии устойчивости. Очевидно, не просто содержание белков, а именно состояние мембран и определяет в значительной мере одну из основ устойчивости растительных организмов, в частности жаро- и засухоустойчивости. Изучая различные группы ксерофитов, мы натолкнулись на интересный факт. В водных и солевых вытяжках, особенно у эксксерофитов, мы обнаружили при их температурной коагуляции очень малое содержание белка, в то же время у культурных злаков (пшеница, овес) количество коагулированных белков было очень значительным. Не следует ли из этого факта предположить, что у эксксерофитов большинство бел-

Таблица 13. Влияние NaATФ на мох *Mnium*, культивировавшийся в лаборатории

Содержание воды, % на сырую массу	Начало плазмолиза, мин	Продолжительность циторриза после обработки NaATФ, мин
76,5	12±0,04	17±0,04
58,4	11±0,02	18±0,02
50,6	7±0,03	16±0,04

Таблица 14. Влияние NaATФ на вязкость и эластичность протоплазмы у мха *Mnium*

Содержание воды, % на сырую массу	Вязкость протоплазмы, мин		Эластичность протоплазмы, мин	
	Контроль	Обработка NaATФ	Контроль	Обработка NaATФ
76,5	38±0,13	46±1,16	18±0,06	24±0,02
58,4	27±0,13	42±0,15	12±0,04	19±0,04
50,6	21±0,12	29±0,15	6±0,04	12±0,03

ков составляют не запасные, а конституционные белки, входящие в состав мембран. Французский гистолог Поликар [1975] считает, что в клетках животных организмов большую роль играет межклеточное вещество на границах двух клеток. Поликар отмечает, что межклеточное вещество и поверхность клетки могут быть связаны путем контактирования, дающего менее прочную связь в случае уплотненной структуры, где они связаны путем адгезии. У растительных клеток нет межклеточного вещества, такого, как у животных клеток, но имеется менее вязкий матрикс внутри клетки и мембраны различных органелл клеток (аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, митохондрии, хлоропласты). Можно предположить, что между матриксом и мембранами органелл могут быть менее или более прочные связи, которые и определяют большую их устойчивость. Предпосевно-закаленные к засухе мезофиты также имеют более стабильные в отношении повреждения повышенными температурами мембраны тилакоидов хлоропластов [Генерозова, 1978] и крист митохондрий [Андреева, Куркова, 1964]. Вопрос о большой стабильности мембран у закаленных растений требует дальнейшего экспериментального изучения.

Наши исследования [Генкель, 1956] показали, что увеличение вязкости протоплазмы сопровождается повышением жароустойчивости растений. При действии CaCl_2 на растения значительно повышается вязкость протоплазмы, а наряду с этим и жароустойчивость растений, поэтому мы предложили метод предпосевной обработки семян 0,2%-ными растворами CaCl_2 с целью повышения соле- и жароустойчивости растений.

Мы хотим остановиться на наличии у мезофитных растений критического периода. Критический период в водном режиме растений — это особая чувствительность растения к недостатку воды в период колошения и цветения. Недостаток воды в этот период особенно губителен для растения. Особенно ценные исследования критического периода у растений принадлежат Ф. Д. Сказкину [1940, 1955, 1961]. По мере развития растений до критического периода, т. е. до момента образования генеративных органов, засухоустойчивость растения возрастает. Затем она резко падает, чтобы вновь несколько усилиться после процесса оплодотворения. Ф. Д. Сказкин [1940] впервые отметил общебиологический характер критического периода. Он высказал мнение, что поскольку весь растительный мир вышел из воды на сушу, то наиболее важный процесс продолжения рода связан с водной средой. У мхов и папоротникообразных растений он совершается лишь при наличии воды около их половых органов (антеридиев и архегониев). У голосеменных и покрытосеменных растений он происходит внутри растения. Тем не менее растение должно в это время не испытывать недостатка в воде, так как при этом пыльца становится стерильной. Таким образом, Ф. Д. Сказкин

видит в критическом периоде типичную рекапитуляцию. На примере двух видов овса (*Avena sativa* и *A. bizantina*) Ф. Д. Сказкин установил наличие двух типов растений по их критическому периоду. У овса обыкновенного этот период более растянут по сравнению с овсом анатолийским. Иными словами, овес обыкновенный чувствителен к недостатку воды в течение более длительного срока, а овес анатолийский — в течение менее длительного срока. Первые растения Ф. Д. Сказкин [1961] назвал растениями широкого диапазона действия засухи, а вторые — узкого диапазона. По данным Ф. Д. Сказкина, критический период начинается с момента появления материнских клеток пыльцы в археспориальной ткани пыльников и заканчивается с завершением процесса оплодотворения. Особенно чувствительна к засухе, по данным В. В. Аникиева [1963], пыльца. Оплодотворение пыльцой, поврежденной засухой, протекает ненормально, и у растений наблюдается череззерница и пустоколосье. При засухе в критический период происходит отмирание стенок пыльника, лизируется тапетум и поступление питательных веществ к пыльцевым зернам прекращается — происходит настоящее голодание формирующихся половых элементов. По данным Ф. Д. Сказкина, внесение азота в это время улучшает углеводный и азотный обмен и способствует лучшему сохранению пыльцы. Развивавшиеся Ф. Д. Сказкиным положения были разработаны его учениками [Аникиев, 1963; Аникиев, Горощенко, 1955; Завадская, 1959; А. В. Петровская, 1955; Углов, 1959; Моткалюк, 1965, 1968; Завадская, Сказкин, 1960; Сказкин, Завадская, 1957]. Сотрудниками Ф. Д. Сказкина было изучено влияние засухи на женский гаметофит. А. В. Петровская [1955] наблюдала у белой горчицы, а П. Д. Углов [1959] — у огурцов уменьшение числа семязачатков под влиянием почвенной засухи. К. А. Лукомская [1963], исследуя яровые культурные злаки, показала, что женский гаметофит лучше переносит недостаточное водоснабжение почвы. О. Б. Моткалюк [1965] у женского гаметофита ячменя при сильной почвенной засухе (40 дней засухи) отметила два типа повреждения зародышевых мешков. В первом случае наблюдалась деформация клеток зародышевого мешка, затем разрушались клетки вокруг него, а после дегенерировало и его содержимое. Во втором случае (при поливе в период цветения) происходило оплодотворение, но дальнейшего развития эндосперма и зародыша не наблюдалось; такие зародышевые мешки либо зарастали, либо их полость спадалась с отслоением от интегументов. Влияние повышенных температур на микроспорогенез изучали Сакамура и Стоу [Sakamura, Stow, 1926]. Они отметили некоторые аномалии мейоза. В археспории гусяного лука (*Gagea lutea* L.) они наблюдали образование гетерогенной пыльцы в виде гигантских и очень мелких клеток, которые образовывались одновременно с нормальной пыльцой. Стоу [Stow, 1927] изучал влияние повы-

шенных температур на микроспорогенез у картофеля и наблюдал торможение расхождения хромосом. Хайльброн [Heilbron, 1928, 1930] изучал аналогичное явление на микроспорогенезе яблони и также отметил неправильное расхождение хромосом. Аномальные явления в пыльниках пшеницы наблюдал Блайер [Bleier, 1930], а у яблони — Мидзирцеки [Miedzyrzecki, 1939]. В. Ф. Любимова [1958], изучая микроспорогенез у некоторых пырейно-пшеничных гибридов в естественных условиях, обнаружила аномалии в прохождении мейоза в жаркую погоду. Она наблюдала образование гигантских клеток, занимавших почти всю полость пыльников. Г. П. Главацкая [1968] также наблюдала нарушения мейоза у пырейно-пшеничных гибридов при неблагоприятных условиях окружающей среды. Е. И. Барская, Н. В. Балина [1976а] изучали влияние повышенной температуры (атмосферной засухи) в условиях фитотрона ИФР АН СССР на микроспорогенез у кукурузы сорта ВИР42. Авторы установили, что наиболее чувствительная фаза — это мейоз. Они подтвердили мнение Ф. Д. Сказкина о возрастании вязкости цитоплазмы при обезвоживании, а также отметили, что правильность расхождения хромосом нарушается и наряду с нормальной пылью образуются монады, триады и полиады.

Известно, что каллоза в пыльниках растений является запасным полисахаридом, поставляющим в результате ее гидролиза сахара формирующимся микроспорам. Е. И. Барская, Н. В. Балина [1971а] показали, что каллоза в пыльниках несет и другую важную функцию, которая заключается в локальной защите делящихся материнских клеток микроспор от потери влаги и в обеспечении их водой в условиях водного дефицита. Эта роль каллозы обусловлена ее особыми физико-химическими свойствами, высокой гидрофильностью. Е. И. Барская, Н. В. Балина [1973] подвергали растения фасоли сорта Сакса в фазу заложения репродуктивных органов действию атмосферной засухи в сушевой камере фитотрона ИФР АН СССР в течение 1–2 суток. Было установлено, что в норме по мере завершения мейоза содержание белков возрастает и достигает максимума в тетрадах микроспор (интенсивно-синее окрашивание проционового синим). После действия засухи отмечалось некоторое ослабление реакции на белки, а в случае значительной засухи (50 ч) содержание белков резко снижалось и микроспоры тетрад едва окрашивались в бледно-голубой цвет.

В условиях засухи резко нарушаются гидролиз каллозы и утилизация ее формирующимися клетками микроспор. На препаратах таких бутонов в полости пыльника часто встречаются неправильной формы скопления, образовавшиеся в результате медленного распада каллозных «капсул», некогда заключавших в себе тетрады. Показано, что в норме поверхность цитоплазмы микроспор тетрад имеет амебодные выросты, проникающие во

внутренние слои каллозной «капсулы». Мембраны, содержащиеся в этих выростах и несущие фермент каллазу, осуществляют быстрый гидролиз каллозы. Отклонение от нормы в динамике каллозы в пыльниках под влиянием значительной засухи приводит к нарушению метаболизма углеводов в формирующихся микроспорах, что может в дальнейшем явиться причиной их неполноценности (стерильности).

Следует отметить, что в критический период все биохимические и физиологические процессы, обуславливающие высокую засухоустойчивость, снижаются. Так, например, мы [Генкель, Барская, 1962] изучали вязкость протоплазмы у редиса и капусты первого и второго годов жизни. Однолетнее растение редиса дает характерное понижение вязкости цитоплазмы в фазу цветения. У капусты первого года величина вязкости непрерывно растет. У капусты второго года вязкость снижается во время цветения, а затем ее величина несколько возрастает в период плодоношения. Таким образом, у двулетних растений падение вязкости цитоплазмы в листьях происходит в критический период, т. е. во время образования генеративных органов.

Несомненно, одним из важных вопросов не только физиологии роста, но и физиологии устойчивости является изучение природных стимуляторов и ингибиторов роста.

Работы А. М. Алексеева [1937], Н. А. Максимова [1939] показали, что засуха подавляет рост растений. Главное ее действие направлено на фазу растяжения клеток. В. А. Алексеев [1949, 1951] обнаружил снижение содержания ауксинов в листьях овса и пшеницы при действии засухи. После разработки более совершенных методов определения фитогормонов и ингибиторов исследователи пришли к заключению, что нормальный рост растений определяется сбалансированным взаимодействием фитогормонов и ингибиторов [Кефели, 1974].

Хартунг и Витт [Hartung, Witt, 1968] подтвердили ранее полученные закономерности в изменении ауксинов при засухе. Они обнаружили уменьшение ауксинов в листьях подсолнечника и пустынного растения *Anastatica hierochuntica* при снижении влажности почвы до 30% от полной влагоемкости. Другие факторы засухи (высокие температуры, низкая относительная влажность воздуха, суховеи) снижали уровень ауксинов в верхушках проростков кукурузы [Overbeek van, 1936] и в растениях пшеницы [Кыдрев, Тянькова, 1960]. Почвенная засуха и высокие температуры подавляют транспорт ауксинов по растению [Kaldewey, Ginkel, Waweruniak, 1974]. Эти изменения в содержании ауксинов могут быть объяснены уменьшением содержания предшественника ауксинов — триптофана — в условиях засухи [Прусакова, 1960] или увеличением скорости их окисления [Darbyshire, 1971]. Не только индольные соединения могут выступать в роли ауксинов. Некоторые фенольные соединения, так

же как катехины, стимулируют рост растений [Сургучева и др., 1970].

Изучая засухоустойчивость закаленных к засухе семян абрикоса, Т. Н. Пустовойтова [1976] обнаружила в их листьях (–) эпигаллокатехин галлат, (–) эпикатехин, (–) галлокатехин. Изучив изменение содержания катехинов, она показала увеличение уровня катехинов в листьях закаленных засухоустойчивых семян абрикоса в условиях длительной засухи. Это коррелировало с интенсивностью роста семян. Кратковременная засуха мало изменяла содержание катехинов в листьях закаленных растений. Уровень катехинов при засухе у незакаленных растений снижается.

В репарационный период уровень ауксинов может возрасти, однако этот процесс медленный, и более активно он проходит в частях растений, которые были сформированы до засухи [Пустовойтова, 1978].

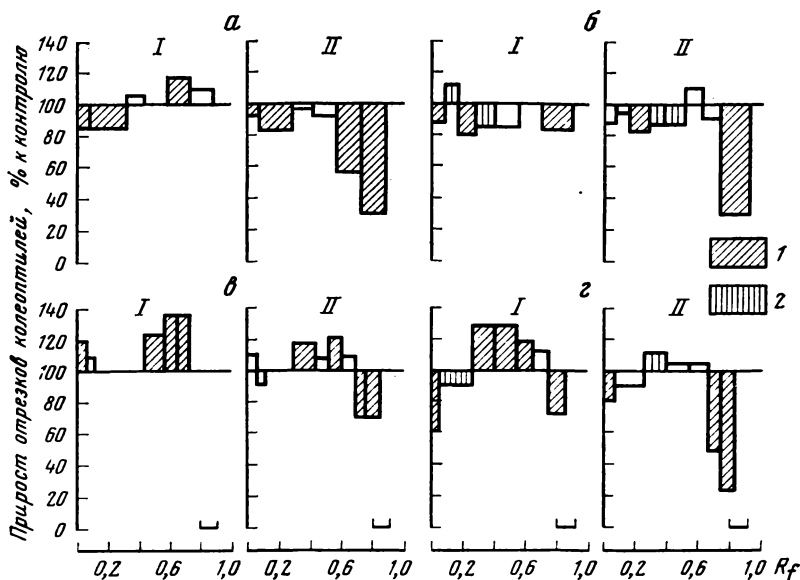
Засуха уменьшает уровень других фитогормонов — гиббереллинов. Так при выращивании конских бобов в условиях недостаточного увлажнения почвы в растениях было обнаружено меньшее содержание гиббереллоподобных веществ [Якушкина, Чурикова, 1967]. Уменьшение влажности воздуха также способствовало снижению содержания гиббереллинов в стеблях и плодах арахиса.

В недавних исследованиях П. Н. Пустовойтовой и Н. А. Бородиной [1981] установлено снижение содержания гиббереллинов в листьях желтой акации после девятидневной засухи. За этот период листья потеряли 5,6% воды в расчете на сырую массу. Уровень гиббереллинов уменьшился с $90,7 \pm 10,7$ мкг/экв на 1 кг сырой массы до $11,6 \pm 1,3$ мкг/экв. Однако данных по изменению содержания гиббереллинов в растениях при засухе накоплено мало, что, несомненно, оставляет открытой эту область исследований для изучения.

Существенные изменения претерпевают цитокинины растений в условиях засухи. Их активность снижается при незначительном обезвоживании, действии высоких температур и низкой влажности воздуха. При незначительном водном дефиците в листьях синтез цитокининов прекращается.

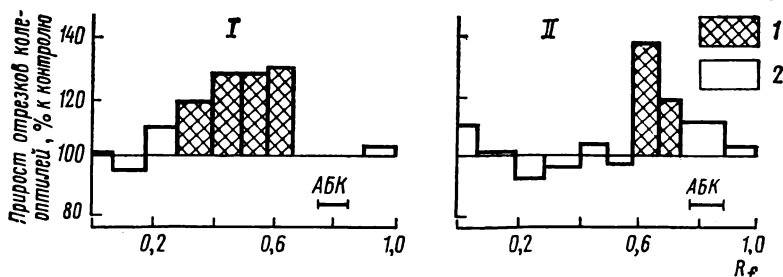
Обработка листьев растений цитокинином увеличивала их стойкость к высоким температурам [Mothes, 1960; Engelbrecht, Mothes, 1964]. Предполагается, что эти изменения связаны со стабилизирующим действием их на мембраны [Кулаева, 1973].

Рост растений в условиях засухи обусловлен снижением фитогормонов и накоплением ингибиторов роста фенольной и терпеноидной природы. Увеличение уровня ингибиторов роста под влиянием засухи впервые было установлено Т. Н. Пустовойтовой [1967]. Завядание листьев абрикоса в течение 3 ч привело к накоплению ингибиторов. Более продолжительное завядание (6, 10



Р и с. 17. Изменение содержания ауксинов и ингибиторов в листьях мезофитов при завядании

I — контроль, II — завядание; а — бобы; б — клеверина; в — пшеница; г — конопля; 1 — разница с контролем достоверна при 1%-ном уровне значимости; 2 — при 5%-ном. Метчик АБК для 15% уксусной кислоты соответствует R_f 0,8—0,9



Р и с. 18. Действие длительного завядания на изменение эндогенных регуляторов роста в стеблях онунции

I — полив, II — завядание 69 дней (потеря воды 7,4%) 1 — разница с контролем достоверна при 1%-ном уровне значимости; 2 — ниже 5% Метчик АБК для 15% уксусной кислоты соответствует R_f 0,8—0,9

и 24 ч) способствовало некоторому увеличению ингибиторов роста. Один из них идентифицирован был ею как фенольное вещество. В дальнейшем было показано, что абсцизовая кислота также накапливалась в листьях растений при засухе [Пустовойтова, 1972].

Используя метод определения свободных ауксинов и ингибиторов роста В. И. Кефели и Р. Х. Турецкой [1966], установили, что кратковременная засуха в меньшей степени снижала активность ауксинов у закаленных растений и что не отмечалось увеличение ингибитора R_1 роста, сходного по R_1 с абсцизовой кислотой, тогда как незакаленные растения накапливали в листьях значительное содержание этого ингибитора.

В нашей лаборатории засухоустойчивости ИФР АН СССР [Пустовойтова, 1970] было показано, что эндогенные ингибиторы роста образуются в растениях с различным типом обмена веществ и на различных фазах развития. Опыты проводились на семидневных растениях бобов *Vicia faba* L., имеющих белковый тип обмена веществ. Одиннадцатидневные растения пшеницы (*Triticum aestivum*) были использованы в качестве организмов с углеводным типом обмена. Для этих растений создавали условия, сходные с почвенной засухой. Из масличных растений в опытах использовали растения клещевины (*Ricinus communis* L.) в фазу молочной спелости семян, конопли (*Cannabis sativa* L.) в период цветения. Завяданию подвергали отрезанные побеги этих растений. Длительность обезвоживания для бобов 22 ч, пшеницы — 48 ч, клещевины и конопли — 24 ч. Потеря воды составила соответственно 2,9; 4,3; 5,7 и 4,0%. В листьях исследованных растений обнаружены ингибиторы роста фенольной природы и абсцизовая кислота. Уровень ауксинов был значительно снижен (рис. 17). Подобное изменение эндогенных регуляторов роста характерно для растений мезофитов с различным типом обмена веществ на различных фазах развития. Изменения начинаются при относительно небольшой потере воды растением и возрастают при длительном обезвоживании.

Разнообразие экологических групп растений, отличие их защитных приспособительных реакций позволили предполагать наличие неодинаковых путей изменения фитогормонов в растениях при засухе. Это положение было подтверждено работами Т. Н. Пустовойтовой [1975, 1970, 1978].

Суккулент кактус-опунция (*Opuntia vulgaris*) экономно расходует воду в период засухи и способен к ее реутилизации. При длительном завядании побегов опунции в течение 24 дней с потерей воды 7,7%, а также в течение 69 дней с потерей воды 7,4% в побегах не обнаружено ингибитора роста, абсцизовой кислоты, но отмечено присутствие ауксинов (рис. 18).

Таким образом, на примере нескольких типов растений — пойкилоксерофита мха *Neckera crispa*, гомеогидровых растений,

относящихся к мезофитам, суккулента опунции — выявлены разнообразные пути регуляции роста растений при засухе. В основе ограничительной реакции роста при засухе у растений мезофитов лежат изменения, ведущие к накоплению ингибиторов роста (в особенности абсцизовой кислоты и фенольных веществ) и снижению уровня фитогормонов. У пойкилоксерофитов и суккулентов ограничительные функции ингибиторов роста не проявляются при задержке роста в период засухи [Пустовойтова, 1978]. Помимо огромного значения протоплазматических свойств и физиолого-биохимических способов защиты растения от перегрева и обезвоживания, большую роль в этом процессе играют анатомические и физиологические особенности растений.

Мы [Генкель, Крапивина, 1957] показали, что у древесных пород, имеющих устьица лишь на верхней стороне, кутикулярная транспирация имеет большое значение у молодых листьев (около 70% всей транспирации). В ходе онтогенеза кутикулярная транспирация снижается (от 30 до 25%) в связи с формированием более плотной кутикулы и кутикулярных слоев. Мы видим в этом процессе рекапитуляцию, связанную с водным происхождением растений.

ВЫВОДЫ

Группа мезофитных растений крайне неоднородна. Среди них встречаются гелиофиты, устойчивые к обезвоживанию и перегреву, а также теневыносливые сциофиты, которые не приспособлены выносить обезвоживание и перегрев и осуществляют свою жизнедеятельность в условиях затенения под пологом леса.

Мы даем следующее определение группе мезофитов: *к мезофитам относятся растения, обладающие большой пластичностью и приспособленностью к окружающим условиям, в той или иной мере выносящие кратковременные водные дефициты и перегревы; характеризующиеся сбалансированным водным режимом и мезоморфной структурой.* Среди мезофитов различаются несколько групп: теневые, теневыносливые и гелиофиты.

Мезофиты отличаются высокой пластичностью и адаптационной способностью, и в процессах ксерогенеза, гигрогенеза и галогенеза, протекавших на основе эволюции, дали начало более специализированным группам — ксеро-, гигро- и галофитов. Большинство сельскохозяйственных растений относятся к группе мезофитов, и лишь немногие ведут свое начало от гемиксерофитов (арбуз, груша) и ксерофитоидов (морковь).

Своеобразную группу, которую мы называем эфемероподобными растениями, представляют однолетние злаки, характеризующиеся сравнительно быстрым циклом развития. Процессы ксерогенеза и мезофитизации создали большое экологическое разнообразие этих растений от ксерических типов до сильного

мезофитизма. Окультуривание злаков привело к значительной мезофитизации многих из них.

Жароустойчивость складывается из устойчивости к окружающей температуре воздуха и гелиоустойчивости, т. е. устойчивости к прямому солнечному свету. Защиту от прямого солнечного света создают различные приспособления (вертикальное положение листьев, волоски, уменьшение поверхности листьев, фототаксис хлоропластов и другие приспособления).

Помимо воды организационной, расхожей, метаболической, мыдвигаем понятие гомеостатической воды, которая поддерживает гомеостазис растения. Ниже уровня содержания гомеостатической воды растение не может осуществлять свою жизнедеятельность и погибает. Различные экологические группы растений имеют различное содержание гомеостатической воды: покрытосеменные пойкилоксерофиты — примерно от 18—20%, ксерофитоиды — до 30, мезофиты — от 35 почти до 50%.

Засуха может приводить к заметному возрастанию активности целого ряда гидролитических ферментов, в том числе и рибонуклеаз.

В результате усиливается деполимеризация РНК, снижается содержание полисом и увеличивается содержание рибосом и их субъединиц, падает активность белоксинтезирующей системы. При регидратации после негибельного обезвоживания происходит репарация указанных процессов.

Возрастание активности рибонуклеазы при обезвоживании не всегда приводит к уменьшению суммарной РНК, что свидетельствует в пользу предположения о том, что рибонуклеазная активность в первую очередь направлена на деполимеризацию информационных РНК. При обезвоживании происходит и внутриклеточное перераспределение рибонуклеазной активности: в цитоплазматической фракции, помимо собственной рибонуклеазы, появляются ее изоферменты, принадлежащие в норме субклеточным структурам. Возрастание рибонуклеазной активности по мере обезвоживания листьев пшеницы сопровождается диссоциацией цитоплазматической рибонуклеазы, представляющей собой димер, на субъединицы, которые значительно активнее недиссоциированной формы.

Одной из активных форм защитно-приспособительных реакций на перегрев является активность глутаминсинтетазы, которая образует глутамин и тем самым обезвреживает амиак. Содержание амидов в листьях проса при воздействии повышенной температурой возрастало в 10—15 раз.

Важную роль в засухоустойчивости у мезофитов играют структура и сложение мембран. У более засухоустойчивых растений (закаленных) стабильность мембран к высокой температуре значительно выше у митохондрий, а также у тилакоидов хлоропластов. Сопряженность процессов окисления с фосфорилированием

восстанавливается скорее у более засухоустойчивых (закаленных) растений при регидратации.

Большое значение для засухоустойчивости растений имеют коллоидно-химические особенности содержимого клеток (гидрофильность коллоидов, вязкость и эластичность протоплазмы). Эластические свойства протоплазмы играют большую роль в устойчивости растений к обезвоживанию, а вязкость тесно связана с жароустойчивостью. Увеличение вязкости с помощью двухвалентных катионов ведет к повышению жароустойчивости, а под влиянием солей органических кислот — к ее падению.

Циторриз требует затраты энергии растением и связан не с оболочкой, а с внутренним содержимым и мембранами клетки. Для мхов циторриз не является защитной реакцией, так как вызывает механическое повреждение клеток.

Засуха влияет особенно отрицательно на генеративные органы растений. Под воздействием засухи происходят значительные нарушения в мейозе, в результате которых вместо нормальных тетрад в археспории образуются монады, диады, полиады. Углевод каллоза, помимо питательных функций, играет и защитную роль благодаря своей высокой гидрофильности. Критический период можно считать типичной рекапитуляцией. В это время возрастает потребность мезофитного растения в воде, снижаются вязкость и эластичность протоплазмы.

В период засухи рост растений резко снижается в связи с накоплением ингибиторов роста фенольной и терпеноидной природы и снижением уровня фитогормонов. У пойкилоксерофитов и суккулентов ограничительные функции ингибиторов роста не проявляются в период засухи.

ПРЕДПОСЕВНОЕ ПОВЫШЕНИЕ ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

Одной из ведущих идей настоящей книги является представление о большом значении адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. На любом отрезке онтогенеза растение, застигнутое засухой, приспосабливается к этому неблагоприятному фактору. Однако это приспособление достается растению очень дорогой ценой. Прежде всего приостанавливается его рост [Алексеев, 1937; Максимов, 1939], а затем начинают тратиться накопленные им ранее запасы питательных веществ, расходуются метаболиты и растение перестраивается на новый обмен и ритм своего развития. При этой перестройке растение может или ускорить, или сильно задержать свое развитие. Естественно, что продуктивность растения при этом сильно снижается. Более слабые растения сильно повреждаются или даже погибают. И. И. Туманов (см.: [Генкель, 1946]) отмечает, что подсолнечник и гречиха теряли от перенесенной засухи до 50% своего урожая, а от действия повторной засухи — всего 3%.

При разработке метода повышения засухоустойчивости растений мы применили биологический подход, используя адаптационные возможности растения. Мы подвергали обезвоживанию слегка наклюнувшиеся семена и зерновки растений. Их жизнедеятельность при этом пробудилась, но ростовые процессы были задержаны из-за минимума воды, которая им давалась для наклеивания. Набухшие или слегка наклюнувшиеся семена и зерновки выдерживались 24 или 48 ч в намоченном состоянии, а затем подсушивались на воздухе или в сушилках до воздушно-сухого состояния. Таким образом, в этих опытах мы заставляли молодое пластичное растение перенести засуху перед посевом и приспособиться к ней, что и приводило к глубокой физиолого-биохимической перестройке растений и к значительному повышению их засухоустойчивости. Разработанный метод был назван методом предпосевного закаливания растений против засухи. Дальнейшее изучение показало, что от предпосевного закаливания повышается не только способность выносить обезвоживание (засухоустойчивость в узком смысле слова), но и способность выносить перегрев, т. е. повышается жароустойчивость. В данном случае мы имеем типичный пример сопряженной устойчивости [Генкель, Кушниренко, 1966; Генкель, 1979].

Предпосевное закаливание против засухи показало значительное повышение засухоустойчивости и продуктивности в вегетационном и полевом опыте, а также в засушнике. Закаленные расте-

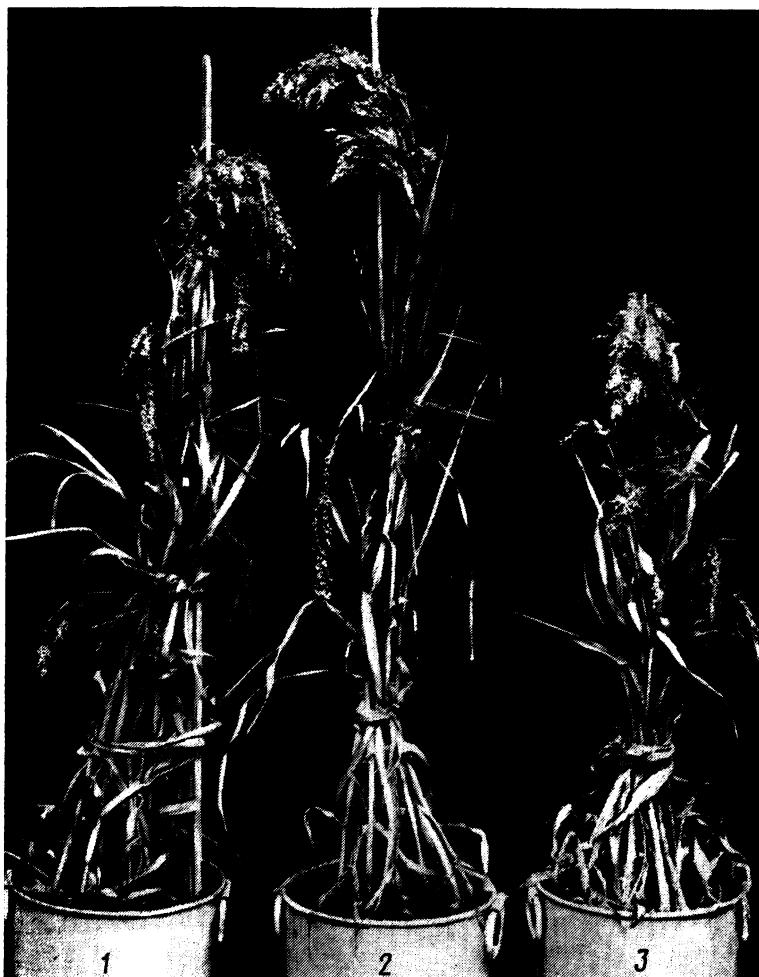
ния являются более жаро- и засухоустойчивыми, в аридных условиях и в зоне недостаточного увлажнения они приносят более высокий урожай по сравнению с незакаленными. В районах с достаточным увлажнением все же наблюдаются дни с повышенными температурами и значительными дневными водными дефицитами, что также отражается на повышенной продуктивности закаленных растений по сравнению с более поврежденным контролем. Повышенная засухоустойчивость закаленных растений против засухи растений имеет очень большое значение для изучения влияния засухи на растение, так как дает в руки исследователя вполне сравнимый материал. В этом случае сравнению подвергается не только один и тот же вид, но даже и сорт растения. Последнее очень важно, так как сравнение даже близких видов затруднительно в связи с их неодинаковым энергетическим уровнем. Таким образом, в предпосевном закаливании мы видим метод, позволяющий наиболее достоверно сравнивать контрольное растение с закаленным, т. е. растение, не подвергавшееся закаливанию, и растение с повышенной засухо- и жароустойчивостью.

Для повышения хлоридо-, сульфато- и карбонатустойчивости (содоустойчивости) растений мы разработали методы солевого закаливания для трех видов качественно различающихся засоленных, которые, как показал Б. П. Строгонов [1962], неоднозначно влияют на растения. Солевое закаливание связано с влиянием солевых растворов, различных для каждого из перечисленных видов засоления. Для хлоридного засоления (фактически сульфатно-хлоридного) используется 3%-ный раствор хлористого натрия, в котором намоченные семена выдерживают в течение одного часа, а затем промывают водой для восстановления тургора и удаления избытка солей [Генкель, 1954]. Для сульфатного засоления (хлоридно-сульфатного) сухие семена подвергаются воздействию 0,2%-ного раствора сернокислого магния в течение суток [Генкель, 1960], а для содового засоления — 0,01%-ного раствора карбоната натрия [Генкель, Иванецкая, 1967]. В результате солевого закаливания 3%-ным раствором хлористого натрия происходит снижение проницаемости мембран цитоплазмы и значительно возрастает порог токсического действия солей. Особенно резко солевое закаливание сказывается на повышении хлоридоустойчивости растений, так как здесь играет роль и плазмолиз клетки, последствие которого очень сильно снижает поступление ионов. Е. М. Ковальская (см.: [Генкель, 1954]) показала, что плазмолиз сахарозой не вызывает подобного действия, а его вызывает только плазмолиз, вызванный действием ионов. Таким образом, в данном случае проявляется ионное влияние осмотического фактора, а не чисто осмотическое, или, вернее, их сочетание под влиянием высоких концентраций плазмолитика. О том, что под влиянием 0,3 М раствора хлористого натрия действительно снижается поглощение ионов хлора, говорят следующие дан-

ные: за 24 ч контрольными растениями поглощено из раствора хлористого натрия 20,65 мг хлора, закаленными — 10,25 мг, т. е. поглощение составляет 40% от контроля. О повышении порога токсического действия солей говорят следующие данные. При выдерживании срезов листьев проса в 1,0 М растворе хлористого натрия в течение 18 ч в контрольных осталось живыми 10 клеток в поле зрения, а у прошедших солевое закаливание в растворе хлористого натрия — 40 клеток. На рис. 19 показано специфическое действие солевого закаливания на растения проса. Закаленные к хлоридному засолению зерновки дали увеличение роста и повышение урожая на хлоридном засолении и их снижение на том же засолении у растений, подвергнутых солевому закаливанию для сульфатного засоления. В то же время следует подчеркнуть, что солевое закаливание сульфатами (0,2%-ным раствором $MgSO_4$ или Na_2SO_4) отрицательно влияет на засухоустойчивость растений, снижая способность закаленных растений выносить обезвоживание, но в то же время несколько повышает жароустойчивость в связи с повышением вязкости протоплазмы. Эластичность протоплазмы, от которой в значительной мере зависит устойчивость к обезвоживанию, падает. Поэтому нельзя рекомендовать солевое закаливание сульфатами в неорошаемых условиях, т. е. в данном случае мы имеем проявление отрицательной сопряженной устойчивости. Повышение солеустойчивости путем солевого закаливания проводила З. С. Азизбекова [1964] в полевых условиях в Азербайджане. Для трех культур — хлопчатника, кукурузы и люцерны — она показала весьма положительное влияние солевого закаливания 3%-ным раствором хлористого натрия на повышение хлоридоустойчивости и солевого закаливания 0,2%-ным раствором сернокислого магния — на повышение сульфатоустойчивости. В ряде полевых опытов для всех трех культур были получены весьма значительные прибавки урожая. На сульфатно-хлоридном засолении хлопчатник дал в контроле 12,7 ц/га хлопка-сырца, а закаленный — 19,5 ц/га; кукуруза соответственно 9,0 ц/га зерна в контроле и 18,4 ц/га закаленные растения; люцерна 1,3 ц/га семян в контроле и 4,0 ц/га закаленные.

Закаливание к карбонатному засолению мы проводили путем замачивания зерновок кукурузы, проса, семян томатов и сахарной свеклы в течение 2 сут в растворе 0,01%-ного Na_2CO_3 . Действующим началом здесь было влияние анионов CO_3 и $NHCO_3$. После выдерживания в растворе углекислого натрия семена промывались водой. При выдерживании срезов растений в 0,55%-ном растворе Na_2CO_3 контроль погибал через 15 мин, а прошедшие закалку к содовому засолению растения отмирали через 45 мин.

При первом рассмотрении полученных результатов по предположенному солевому закаливанию для разных типов засоления невольно хочется сделать вывод об едином механизме повышения



Р и с. 19. Влияние предпосевного солевого закаливания на урожай проса при засолении почвы NaCl

1 — контроль; 2 — зерновки обрабатывались 3%-ным раствором NaCl; 3 — зерновки обрабатывались MgSO₄ (0,1%)

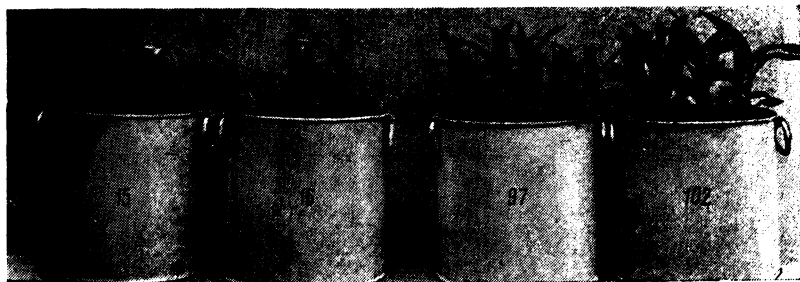
устойчивости во всех трех случаях разнокачественного засоления. Действительно, во всех трех видах адаптации к разнокачественному засолению лежат два момента: 1) понижение избирательной поглотительной способности растений для вызывающих засоление ионов и 2) повышение порога токсического действия ионов. Однако достигается этот конечный результат несколько различными путями. В первом случае при солевом закаливании хлори-

дами адаптация растений достигается ионно-осмотическим путем. При солевом сульфатном и содовом закаливании влияние оказывают специфические ионы, поглощаемые мембранами клетки в малых концентрациях. В первом случае действуют ионы Na и SO_4 , а во втором — Na , NaHCO_2 и, очевидно, ионы OH . По-видимому, дальнейшее более глубокое изучение механизма адаптации выявит еще и другие специфические особенности этого процесса.

Рассмотрим теперь проблему подсушивания семян, влияние этого фактора на их всхожесть и на дальнейший рост после перенесенного подсушивания. Естественно, нас интересовал вопрос о влиянии закаливания на всхожесть. А. А. Кобылин (см.: [Генкель, 1946]) подвергал семена пшеницы и овса попеременному намачиванию и подсушиванию до семи раз. Опыт показал, что всхожесть от этой процедуры или оставалась на прежнем уровне, или даже несколько повышалась. В начале наших исследований по предпосевному закаливанию мы подвергали семена и зерновки намачиванию и подсушиванию до трех раз [Генкель, Колотова, 1934]. В дальнейшем было установлено [Генкель, Любимова, 1947], что адаптация проходит и при однократном закаливании при условии увеличения увлажнения не до 30, а до 40—45% для пшеницы и более высокого увлажнения для сухих семян кукурузы, подсолнечника, семян сахарной свеклы и бобовых культур. Из стартовых моментов закаливания было отмечено смещение изоэлектрической точки у зародышей пшеницы 'Мильтурум 0321' [Попова. Цит. по кн.: Генкель, 1946]. Изоэлектрическая точка при закаливании смещалась с рН 3,7 до рН 2,7, что, несомненно, указывало на биохимические изменения растения в результате закаливания.

Т. Г. Кыдрев [1959] изучал некоторые стартовые моменты предпосевно-закаленных растений пшеницы сорта Меркурий. Автор установил, что подсушивание наклюнувшихся зерновок дает наибольшие изменения по сравнению с другими вариантами (сухие семена, намоченные в воде зерновки, наклюнувшиеся с одним корнем, наклюнувшиеся с тремя корнями, с одним листом). Т. Г. Кыдрев отмечает, что гибель корней не вызывает отмирания растений, так как при повторном намачивании появляются новые корни. Подсушивание у растений с одним листом вызывало их полную гибель. Автор отмечает, что для сохранения зерновок важно наличие в них жиров. В работе установлено также усиление активности β -амилазы и увеличение сосущей силы у закаленных растений.

Помимо повышенной жаро- и засухоустойчивости, закаленные растения обнаруживают еще один феномен — стимуляционный эффект (рис. 20). Даже и без влияния засухи мы находим у ряда закаленных видов растений (томаты, просо) ясно выраженную тенденцию к усилению роста. На рис. 21 показано влияние по-



Р и с. 20. Стимуляционный эффект предпосевного закаливания проса
15—16 — контрольные; 97, 102 — закаленные растения



Р и с. 21. Незакаленные (а) и закаленные (б) растения фасоли сорта Сакса после двухнедельного воздействия повышенной температуры

вышенной температуры на рост фасоли сорта Сакса. На рис. 22 видна разница между контрольными и закаленными растениями томатов, подвергнутыми обезвоживанию. Контрольное растение потеряло тургор, а закаленное за 5 ч обезвоживания его не потеряло. Рассмотрим влияние закаливания на содержимое клетки. По В. Г. Конареву [Конарев, 1966; Конарев, Тютюрев, 1970], ДНК клеточного ядра неоднородна по структуре и функциональ-



Р и с. 22. Растения томата, выращенные в условиях гидропоники и поставленные на 5 ч обезвоживания

a — контроль, *b* — закаленное растение

ному состоянию. Стабильная ДНК, находящаяся в компактном хроматине (гетерохроматине), прочно связана с белками, ее фосфатные группы блокированы, она функционально неактивна. На гистохимических препаратах стабильная ДНК обнаруживается по метилофилии и по связи акридинового оранжевого со спиральными участками нативной ДНК, спектр флуоресценции которой сдвинут в коротковолновую часть. Такое состояние хроматина и ДНК характерно для растений и семян в покое, для эмбриональных клеток, не утративших способность к митозу. Оно наблюдалось у проростков злаков, приостановивших рост под влиянием низкой температуры. Усиление «прочности» упаковки хроматина и стабильности ДНК является как бы ответной реакцией на неблагоприятные условия. Часть ДНК находится в составе диспергированного, лабильного хроматина (эухроматина). Она имеет много свободных фосфатных групп и является функционально активной. ДНК лабильного хроматина обнаруживается на гистохимических препаратах по пиронинофилии расплетенных участков ДНК, а также по смещению спектра флуоресценции акридинового оранжевого в область 640 нм. Функционально активное состояние ДНК хроматина характерно для активного роста и морфогенеза растений. Стимуляторы роста растений способствуют переходу хроматина в функционально активное состояние. Мы [Генкель

и др., 1979] показали, что предпосевное закаливание к засухе оказывает стимулирующее действие на функциональную активность хроматина.

Мы изучали функциональную активность хроматина, изолированного из контрольных и закаленных к засухе проростков пшеницы. В инкубационной системе определялась функциональная активность хроматина. Было показано, что частичное обезвоживание вызывает снижение эндогенной активности хроматина, но значительно большее у контрольных, чем у закаленных. Включение ^{14}C АМФ во фракции хроматина из закаленных влажных проростков повышалось на 56—62% по сравнению с контролем. Хроматин закаленных, но частично обезвоженных проростков включает метку на 77—120% выше контрольных. Мы считаем, что стимуляционный эффект от закаливания связан с большей активностью хроматина. Кроме того, у закаленных проростков содержание хроматина, в частности его растворимой фракции, значительно выше, чем у контрольных [Генкель и др., 1979].

Следует отметить, что закаленные растения обладают более высоким энергетическим уровнем. По данным Н. А. Гусева [1959], в закаленных растениях содержание органического кислоторастворимого фосфора значительно выше. В исследовании, проведенном в нашей лаборатории Е. К. Творус на зародышах закаленных и контрольных растений, выяснялось, существуют ли различия в содержании АТФ у закаленных и незакаленных семян в начальный период прорастания. Для определения АТФ был применен люциферин-люциферазный метод. Суть метода заключается в том, что к экстракту, содержащему люциферин-люциферазную систему, добавляется некоторое количество испытуемого образца, содержащего АТФ, которое определяется по интенсивности возникающего при этом свечения. Полученные экспериментальные данные позволили обнаружить резкое увеличение содержания АТФ в сухих зародышах закаленных зерновок по сравнению с незакаленными. Если в зародышах контрольных зерновок АТФ составляла 2,31 ммоль/г сухого веса, то в зародышах закаленных зерновок ее количество увеличивалось до 26,96. В процессе набухания (1, 3, 6, 12 ч набухания) содержание АТФ возрастало как в зародышах контрольных зерновок, так и закаленных. Однако уровень АТФ в зародышах закаленных зерновок оставался более высоким по сравнению с контролем. После 1 ч набухания содержание АТФ у закаленных зародышей было в 1,8 раза выше, чем в контроле, после 3 ч набухания — соответственно в 2,8 раза, после 6 ч набухания — в 1,3 раза, после 12 ч набухания — в 1,5 раза. Такое значительное увеличение содержания АТФ в зародышах зерновок пшеницы под влиянием закаливания может служить критерием лучшего энергообеспечения биосинтетических процессов у закаленных растений. Одновременно с помощью полярографического метода определения поглощения

кислорода удалось установить, что поглощение кислорода у зародышей закаленных зерновок после 1 ч набухания было в 2,1 раза выше, чем у незакаленных, после 3 ч набухания — в 1,9 раза, после 6 ч набухания — в 1,1 раза, а после 12 ч — соответственно в 1,2 раза выше.

Определение АТФ в зерновках пшеницы в процессе созревания, а именно в фазы молочной, восковой и полной спелости, подтвердило наше положение о том, что семена, теряя воду при созревании, переходят в состояние криптобиоза, когда останавливаются основные метаболические процессы, но сохраняется структурная организация клетки. Несмотря на то что уровень АТФ в процессе созревания зерновок падал, снижаясь с 3,03 ммоль/г сухого веса в фазу молочной спелости до 1,17 ммоль/г сухого веса в фазу восковой спелости, в фазу полной спелости содержание АТФ все же составляло 0,85 ммоль/г сухого веса. В обезвоженном состоянии семена обладают потенциально активными компонентами белоксинтезирующей системы, которые при регидратации растительных клеток переходят в функционально активное состояние.

Это нашло подтверждение и в нашей работе [Генкель, Творус, 1978], проведенной на зародышах незакаленных и закаленных зерновок пшеницы 'Безенчукская 98' в начальные фазы их прорастания. Разделение в градиенте плотности сахарозы рибосом, выделенных из сухих зародышей, показало, что как для незакаленных, так и для закаленных зерновок характерно высокое содержание (около 80%) монорибосом. По мере набухания зерновок структура рибосомальной фракции зародышей претерпевала изменения: соотношение полисом и моносом сдвигалось в сторону увеличения содержания полисом, причем для закаленных зерновок оно было значительно выше. Так, через 30 мин набухания у зародышей незакаленных зерновок полисомы составляли около 22%, а у закаленных — около 42%. Эта закономерность сохранялась и при более продолжительном набухании, и после 90 мин набухания у незакаленных зерновок полисомы составили около 46%, а у закаленных — около 62% от общего содержания рибосом. Эти данные дают основание предполагать, что увеличение доли полисом в препарате рибосом может быть результатом стимулирующего влияния предпосевного закаливания на процесс демаскирования иРНК, т. е. на процесс превращения предшествующей в сухих зародышах неактивной формы иРНК в активную. С другой стороны, наблюдаемое одновременно с этим усиление включения ^{14}C -аденина в полисомы у зародышей закаленных зерновок по сравнению с незакаленными мы связываем с усилением синтеза иРНК, поскольку известно, что у зерновок после выхода из криптобиоза последовательность процессов биосинтеза начинается с инициации синтеза иРНК. Такое значительное увеличение содержания АТФ в зародышах под влиянием закалива-

ния может служить критерием лучшего энергообеспечения биосинтетических процессов у закаленных растений.

В нашей лаборатории И. Н. Андреева, Е. Б. Куркова [1964], Е. Б. Куркова (см.: [Сатарова, 1978]), И. Н. Андреева [1971] установили, что закаленные растения (яровая пшеница) имеют более высокую степень сопряжения окисления с фосфорилированием. После сухова в листьях как контрольных, так и закаленных растений наблюдается разобщение окисления с фосфорилированием. Однако уже на третий день после перенесенной засухи окислительная активность закаленных растений приближается к исходной, а сопряженность окисления с фосфорилированием у них достигает 50% от исходной, тогда как у незакаленных фосфорилирование еще не происходит. Этими же авторами было показано, что при воздействии повышенной температуры митохондрии контрольных растений набухали и у них сильно возрастала активность АТФазы, в то время как закаленные имели менее активную АТФазу. В электронном микроскопе наблюдалось изменение структуры митохондрий, причем у закаленных растений нарушенные ультраструктуры происходили при более высокой температуре, чем у незакаленных. Иными словами, закаленные имели более прочную ультраструктуру митохондрий и лучше выносили действие повышенной температуры, чем контрольные.

Меринос и Файф [Marinos, Fife, 1972] изучали ультраструктуру клеток апекса зародышей пшеницы сорта Гобо в процессе предпосевого закаливания к засухе.

Ультраструктура зерновок, подсушенных после намачивания, сильно отличается от таковой у зерновок, терявших воду в процессе созревания. Эти изменения у жизнеспособных зародышей обратимы после регидратации. Наблюдалось уплотнение хроматина, которое может указывать на защитную реакцию в ответ на водный фитостресс. Авторы подчеркивают, что происходят заметные сдвиги в ультраструктуре самого купола, в районе непосредственно под ним и в двух первых примордиальных листочках апекса побега зародыша. Ультраструктуры меняются во всех частях зародыша. Хроматин ядра апекса надземной части зародышей сухих семян представляет собой правильную, свободную сеть. Ядрышко более или менее сферично, окружено свободной от хроматина зоной. Многочисленные липидные капли плотным слоем сгруппированы вдоль клеточных стенок. У митохондрий еще не обособились две мембраны, матрикс почти электроннопрозрачный, едва намечаются кристы. Напоминающие по форме липидные капли — образования. Пропластиды в 2—3 раза больше размером, чем митохондрии, еще не имеют хорошо оформленной структуры, но имеют включения с двойной мембраной. Диктиозомы и эндоплазматический ретикулум не развиты.

В процессе регидратации ультраструктуры приобретают вид и формы, характерные для подобных набухших зерновок. Вос-

становливаются структуры митохондрий и пластид. Хроматин ядра диспергируется. В цитоплазме почти исчезают фибриллы. В нуклеоплазме исчезают агрегаты гранул, ядрышко становится подобным ядрышку до обезвоживания объекта. Если в процессе обезвоживания зародыш потерял жизнеспособность, восстановления ультраструктуры не происходит даже после 3 дней регидратации. Некоторые сходные изменения в ультраструктуре клеток при обезвоживании наблюдал Шнепф [Schnerpf, 1961]. Он отметил образование пикнотических ядер, а также образование в нуклеоплазме гранулярных агрегатов. Сходные данные получил Нир с сотр. [Nir et al., 1969, 1970]. Различие только в том, что набухшие зерновки пшеницы можно в течение 48 ч подсушивания довести до воздушно-сухого состояния и восстановить последующим намачиванием до нормального состояния, тогда как зародыши (корни) набухших семян кукурузы гибнут при потере воды до 65%. Меринос и Файф не наблюдали также распада полисом до моносом при водном стрессе. Хотя, судя по биохимическим данным Хсиао (см.: [Сатарова, 1978]), это должно происходить. Меринос и Файф [Merinos, Fife, 1972] предполагают, что описанные ими изменения состояния ядра при обезвоживании служат защитным механизмом. Метаболические реакции быстро включаются, и клетка входит в состояние покоя, в котором она менее чувствительна к влиянию водного стресса. По данным Нира и Мериноса, изменения в ядрах являются защитной реакцией, быстро «включающей» механизм вхождения в покой под воздействием обезвоживания. Уплотнение ДНК в ядрах под влиянием засухи показано Н. А. Сатаровой на пшенице. По В. Г. Конареву (1966), плотно упакованная ДНК способна возобновить митоз, а также приспособительную реакцию растений на неблагоприятные условия. По данным Аустина с сотр. [Austin et al., 1969], закалывание моркови против засухи приводит к усилению деления клеток зародышей, в связи с чем ядро сильно активизируется в процессе закалывания. Авторы считают, что образование агрегированного хроматина происходит только до момента начинающейся транскрипции иРНК. Выполненная авторами электронно-микроскопическая работа с выросшими растениями хорошо подтверждается нашими данными, полученными при изучении фракций хроматина [Генкель, Сатарова, Шапошникова, 1979], а также при электронно-микроскопическом изучении митохондрий [Андреева, Куркова. Цит. по кн.: Сатарова, 1978] и хлоропластов [Генерозова, 1976, 1978]. Значительную роль в засухоустойчивости играет большая стабильность белков и их более активный синтез. Одним из существенных моментов в синтезе белков является активность полисом. Н. А. Сатарова и Е. К. Творус (см.: [Генкель и др. 1972]) установили, что как при обезвоживании, так и при перегреве содержание РНК падает незначительно (10—15%), в то время как синтез белка снижается на 50—70%.

Оказалось, что перегрев и обезвоживание вызывают увеличение активности РНКазы, которая, очевидно, в первую очередь атакует мРНК, в результате чего происходит деполимеризация полисом на отдельные рибосомы и субъединицы, что и приводит к значительному снижению синтеза белка. Произведенный полив способствует восстановлению полисомы, и синтез белка опять протекает нормально.

У закаленных растений репарация полисом происходит быстрее и интенсивнее, чем у контрольных (Генкель и др., 1967, 1972]. Значительно выше у закаленных содержание РНК и несколько выше — ДНК [Сатарова, Творус, 1965]. Распад полирибосом при обезвоживании и перегреве и их восстановление после полива было показано П. А. Генкелем, Н. А. Сатаровой и Е. К. Творус [1972] двумя методами: 1) с помощью электронного микроскопа и 2) при центрифугировании в градиенте плотности сахарозы. После регидратации образование полирибосом у закаленных растений идет более быстро, чем у контрольных. В связи с изложенным становится ясным целый ряд свойств закаленных растений. Они имеют более высокую активность белоксинтезирующей системы, более высокий энергетический уровень, и соответственно у них наблюдается стимуляционный эффект. Большое содержание АТФ приводит к значительному увеличению интенсивности обмена веществ, в частности к усилению дыхания, фотосинтеза и активности ферментов. О повышении интенсивности метаболизма закаленных растений говорят прежде всего данные по увеличению интенсивности дыхания проростков пшеницы:

Вариант	Содержание CO ₂ на 100 г сырого веса	В % от контроля
Незакаленные (контроль)	72,7	100
Закаленные	85,8	118
Незакаленные	93,1	100
Закаленные	119,2	128

При изучении влияния предпосевого закаливания на распад РНК обнаружено следующее. Во-первых, у закаленных необезвоженных растений по сравнению с незакаленными наблюдается более интенсивный распад РНК [Генкель, Блехман, 1981]. В цитоплазме клетки заметно увеличивается содержание конечных продуктов рибонуклеазной деполимеризации РНК — рибонуклеозидмонофосфатов, усиливается рибонуклеазная активность.

Таким образом, предпосевное закаливание сказывается не только на усилении синтеза РНК [Генкель и др., 1979], но и на усилении ее распада [Генкель, Блехман, 1981], т. е. на усилении интенсивности обмена РНК. Во-вторых, у закаленных к за-

сухе растений по сравнению с незакаленными наблюдается заметно более стабильный уровень распада РНК в условиях водного дефицита, выражающийся в том, что изменение содержания в клетке рибонуклеозидмонофосфатов и изменение рибонуклеазной активности происходят у закаленных растений при значительно более глубоком обезвоживании и они менее интенсивны.

Таким образом, предпосевное закаливание к засухе сказывается не только на стабилизации интенсивности синтеза РНК, но и на стабилизации интенсивности ее распада, т. е. на стабилизации интенсивности обмена РНК в условиях водного дефицита. Более высокая интенсивность обмена приводит у закаленных растений к увеличению количества метаболической воды. По данным Б. Б. Вартапетяна и А. Л. Курсанова [1959], кроме воды организационной и расхожей, существенную роль играет еще и метаболическая вода. Мы [Генкель и др., 1967] показали, что за 1 ч у контрольных растений образуется 3% метаболической воды, а у закаленных растений — 19%.

Синтетическая способность у закаленных растений также значительно выше, чем у контрольных. Это легко устанавливается методом крахмальной пробы [Генкель, 1952]. При завядании закаленные растения содержат значительно больше крахмала, чем контрольные. Аналогичные данные получаются при использовании метода гидролиза статолитного крахмала в корневом чехлике [Генкель, Баданова, Левина, 1970]. Наконец, это можно видеть при изучении митохондрий в электронном микроскопе. После перенесенной атмосферной засухи (перегрева) митохондрии закаленных растений лучше сохраняют свою структуру, и после регидратации они быстрее восстанавливают отношение между фосфорилированием и окислением, которое разобщается от действия повышенной температуры [Генкель, Андреева, Куркова, 1968].

Таблица 15. Осмотическое давление клеточного сока в атмосферах при 20° у пшеницы 'Мильтурум 321' в полевых условиях

Вариант	Фаза развития		
	Начало колошения	Цветение	Молочная спелость
Чернозем			
Контрольные	12,1	14,3	24,3
Закаленные	14,4	17,2	26,2
Солонец			
Контрольные	12,9	23,2	27,8
Закаленные	15,4	24,3	27,8

В связи с повышением обмена увеличивается и осмотическое давление у закаленных растений [Калмыков. Цит. по кн.: Генкель, 1946]. В полевых условиях К. Ф. Калмыков проследил за изменениями осмотического давления у контрольных и закаленных пшениц сортов Мильтурум 321 и Цезиум 111 по нескольким фазам развития. Определение осмотического давления проводилось по методу Барджера в выжатом из убитого растения растительном соке. Как видно из данных табл. 15, осмотическое давление возрастало от начала цветения до фазы молочной спелости. Почти во всех случаях закаленные растения имели несколько более высокое осмотическое давление, чем незакаленные растения. Следует отметить, что содержание воды было равным или несколько большим у закаленных растений.

В связи с увеличением гидрофильности коллоидов плазмы и повышенным осмотическим давлением закаленные растения отличаются повышенной водоудерживающей способностью, поэтому они во время засухи имеют большее содержание воды и меньший водный дефицит.

Хорошо видно увеличение водоудерживающей способности при применении разработанного нами эксикаторного метода [Генкель, 1956]. Предпосевное закаливание влияет на весь организм в целом. Оно заметно изменяет не только физиологию надземных органов, но и корневой системы. Закаленные растения имеют больший объем и большую общую и активную поглощающую поверхность корневой системы, измеренную по методам Д. А. Сабина и И. И. Колосова (табл. 16).

Обращает на себя внимание факт сокращения как общей, так и активной поглощающей поверхности в результате влияния суховея. Эти результаты ясно показывают, что воздействие засухи не проходит бесследно для растения. Однако сокращение поглощающей поверхности корневой системы выражено несколько сильнее у незакаленных растений. Таким образом, увеличение активной и общей поглощающей поверхности от закаливания, несомненно, свидетельствует о возможности более интенсивного

Таблица 16. Общая и активная поглощающая поверхность (в см) корней у незакаленных и закаленных растений томата сорта Эрлиана (фаза бутонизации) [Генкель, Цветкова, 1960]

Вариант	До суховея		После суховея	
	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

поглощения минеральных веществ из почвы закаленными растениями как в нормальных условиях, так и после перенесенной атмосферной засухи.

Одновременно с увеличением поглощающей и особенно активной поглощающей поверхности корней, а также увеличением интенсивности метаболизма у закаленных растений можно отметить и более эффективное использование удобрений (табл. 17).

Обращает на себя внимание значительное повышение урожайности зерна в варианте удобрение + закаливание. Очевидно, действительно, закаленные растения более эффективно используют удобрение, чем незакаленные.

И. В. Цветкова и И. Н. Воронина [1960] установили в опытах с подсолнечником 'Ждановский 8281', что в период действия суховей не наблюдается разницы в содержании азотистых веществ в пасоке. Однако через 2 дня после прекращения действия суховей (47°, относительная влажность воздуха 25—28%, сила ветра 7—9 м/с, продолжительность действия 6—7 ч) произошли следующие изменения: у закаленных растений возросла интенсивность плача, повысилось содержание аминокислот, а также образование органических соединений из минеральных (табл. 18).

В результате предпосевного закаливания происходят значительные изменения в коллоидно-химических свойствах протоплазмы. В первую очередь это касается степени их гидрофильности, что видно из приведенных триангулярных диаграмм коагуляции коллоидов по методу Думанского (рис. 23). На диаграмме видно, что зона расслоения и коагуляции коллоидов занимает значительно большую зону у закаленных, чем у незакаленных. Об этом же свидетельствует и повышение порога коагуляции белков в солевых и водных вытяжках из зародышей предпосевно-закаленной пшеницы [Попова. Цит. по кн.: Генкель, 1946] и из их листьев [Генкель, 1946]. Особенно значительное повышение порога коагуляции белков наблюдается в колосьях по сравнению с листьями. Ниже приведены данные по температурному порогу коагуляции

Таблица 17. Влияние удобрения и предпосевного закаливания на продуктивность кукурузы [Добрунов, 1957]

Вариант	Число поливов	Листовая поверхность, см	Средняя продуктивность фотосинтеза, г	Высота растений, мм	Урожай	
					надземной массы, ц/га	зерна, ц/га
Контроль	4	36,8	6,3	245	595	61,5
Удобрение	4	50,8	7,5	300	780	89,4
Удобрение + закаливание	3	41,2	8,9	278	844	100,5

белков в водных вытяжках из зародышей пшеницы 'Мильтурум 321' (концентрация вытяжек 1:20):

Вариант	Колосья	Листья
Назакаленные	67	58
Закаленные	73	60

Интересны и изменения в основных свойствах цитоплазмы у закаленных растений, т. е. в их вязкости и эластичности. Как видно из приведенных ниже данных, вязкость и эластичность цитоплазмы несколько выше у закаленных растений (листья 4-го яруса растений подсолнечника сорта Саратовский 169, фаза бутонизации):

	Незакаленные	Закаленные
Вязкость цитоплазмы, мин	22	29
Эластичность цитоплазмы, мин	12	17
Температурный порог коагуляции, °С	50,0	52,0

Все приведенные выше данные по свойствам цитоплазмы (вязкость, эластичность, гидрофильность коллоидов) и осмотическому давлению обуславливают значительно большую водоудерживающую способность у закаленных растений, особенно рельефно проявляющуюся в период засухи. Так, в одном из опытов в незакаленных растениях пшеницы сорта Цезиум 111 содержалось в условиях засухи 65,5% воды и 73,4% в закаленных. Соответственно дневной водный дефицит составлял у первых 57%, а у вторых — 40%.

Предпосевное закаливание против засухи влияет не только на вегетативную систему органов растения, но и на генеративную. В нашей работе [Генкель и др., 1966] была показана большая засухоустойчивость закаленных растений против засухи в критический период развития по сравнению с контрольными расте-

Таблица 18. Последствие суховея на количество и состав пасоки незакаленных и закаленных растений подсолнечника

Вариант	Интенсивность плача	Вынос свободных органических кислот	Вынос азотистых веществ, % от общей массы			Орг. N мин., общ.
			аммиака	нитратов	аминокислот и амидов	
Незакаленные	10,20	1,23	4,05	43,9	47,9	1,6
Закаленные	15,38	3,09	0,9	31,3	63,6	4,6

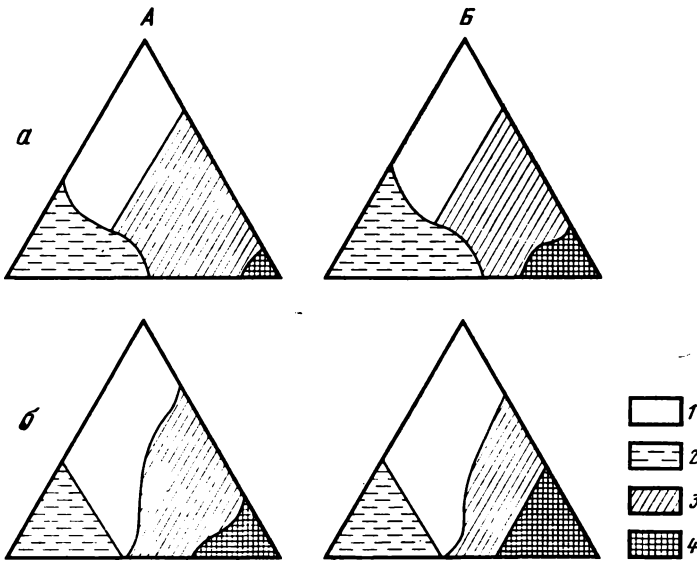


Рис. 23. Треугольная диаграмма коагуляции гидрозоля из листьев подсолнечника сорта Саратовская 169

А — до засухи; Б — после засухи; а — незакаленные растения; б — закаленные растения; 1 — расслоение, 2 — помутнение, 3 — неполная коагуляция, 4 — полная коагуляция

ниями. Е. И. Барская и Н. В. Балина [1970, 1971а, б] изучали в условиях фитотрона действие суховея на растения кукурузы 'ВИР42' в репродуктивной фазе. Авторы пришли к выводу, что самой чувствительной фазой к влиянию суховея является процесс мейоза. Авторы давали суховея с температурой 42° , относительной влажностью 25–30% и скоростью ветра 7–8 м/с. Под действием суховея происходит нарушение плоидности ядер, в пыльнике возникают аномальные образования и микроспоры или погибают, или дают стерильную пыльцу. У закаленных растений репродуктивные органы более стабильны и развиваются более нормально после перенесенного суховея, формируя более высокий урожай по сравнению с контрольными. Н. В. Балина [1976] исследовала устойчивость репродуктивных органов у фасоли (*Phaseolus vulgaris*). Она показала, что фаза тетрад менее чувствительная к действию суховея, чем фаза мейоза. Температура суховея была 40° , относительная влажность 25%, скорость ветра 11 м/с. Суховея давался на 24 и 48 ч. При действии суховея в течение 24 ч было обнаружено, что большинство микроспор в пыльниках остановилось в своем развитии, а в полости пыльников остаются неиспользованными капли каллозы, что указывает на нарушение ее гидролиза и утилизации. Небольшое число



Р и с. 24. Диада микроспоры незакаленных растений фасоли



Р и с. 25. Тетрады микроспор закаленных растений фасоли

микроспор все же развивается нормально. В клетках закаленных растений большинство микроспор имело нормальный вид и давало фертильную пыльцу (рис. 24). При действии атмосферной засухи в течение 48 ч у незакаленных растений наблюдался кариолизис и полная деградация содержимого пыльников (рис. 25). У закаленных растений, которые тоже были повреждены, лучше прошли репарационные процессы. Часть клеток тетрад была значительно повреждена, но остальные имели хорошо сохранившиеся ядра и ядрышки и образовали в дальнейшем фертильную пыльцу (табл. 19).

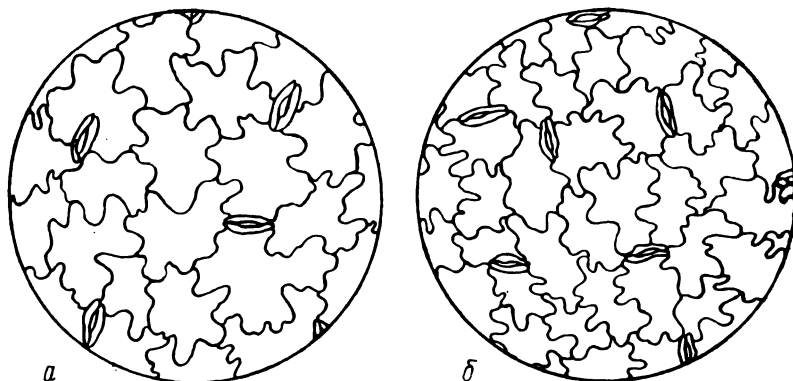
Предпосевное закаливание сказывается и на анатомо-морфологических особенностях растений, в первую очередь на структуре их клеток и мощности их корневой системы. Следует отметить образование очень своеобразной ксероморфной структуры у закаленных растений (рис. 26). Мы [Генкель, 1946] установили, что при этом площадь листа не сокращается, а, наоборот, увеличивается. А. П. Сарычева [1960] для подсолнечника отметила увеличение площади листьев закаленных растений на 10—30% при хорошо выраженной ксероморфной структуре.

Таким образом, закаливание приводит как к усилению ростовых процессов, так и к их регуляции. Об этом можно судить и по содержанию стимуляторов и ингибиторов роста у закаленных растений [Пустовойтова, 1971].

Наблюдается передача свойств высокой жаро- и засухоустойчивости у закаленных растений следующим поколениям, причем она носит характер длительной модификации, так как постепенно исчезает через несколько поколений. У томатов и пшеницы эти измененные свойства сохраняются всего на одно или два поколения, а у подсолнечника — на четыре-пять поколений [Генкель, 1954; Генкель, Пронина, 1963]. Высокая засухоустойчивость держится у подсолнечника дольше, чем у других, но постепенно ста-

Таблица 19. Состояние пыльцы растений фасоли сорта Сакса после действия атмосферной засухи

Показатель	Незакаленные		Закаленные	
	24 ч засухи	48 ч засухи	24 ч засухи	48 ч засухи
Число фертильных пыльцевых зерен	945	—	928	329
Число стерильных	410	—	242	1084
Общее число пыльцевых зерен	1355	—	1170	1410
Число фертильных к общему числу, %	—	—	—	2,3±1,1



Р и с. 26. Ксероморфизм листьев томатов сорта Эрлиана

а — незакаленные; б — закаленные к засухе растения

новится все меньше и меньше и в шестом поколении почти совершенно уже не сказывается. Отмеченное свойство можно использовать в практике. Высаживать на семенных участках закаленные растения, собирать с них урожай и уже сеять на другой год полученными от закаленных растений семенами на больших площадях. Такие предложения были внесены и доказаны К. Л. Мартьяновой и В. К. Журихиным [1971] для томатов и П. А. Филатовым и Р. И. Фроловой [1974] для подсолнечника.

В обзорной работе индийского физиолога Базу [Basu, 1976] рассмотрены различные способы влияния на семена и в частности рассматривается и предпосевное закаливание против засухи.

Все изложенное выше приводит к выводу, что закаленные растения являются значительно более продуктивными, особенно в аридных условиях. Очень важным является то обстоятельство, что с ростом урожая разница между закаленными и контрольными растениями в абсолютных величинах не только не падает, но даже возрастает. Урожай, выраженный в процентах, является более постоянным и составляет 20—30%. Однако при сильном снижении урожая процентное отношение сильно возрастает. Во время сильной засухи в 1936 г. в Слободо-Туринской МТС (Свердловская область) наблюдалось сильное возрастание урожая (на 107%) при крайне низком урожае контроля, составлявшем 3,5 ц с га, а у закаленных — 7,8 ц с га.

В течение ряда лет сотрудники нашей лаборатории К. А. Баданова и Н. В. Балина совместно с агрономом Н. А. Томахиным ставили полевые опыты с несколькими видами (озимая пшеница, овес, ячмень яровой, просо) и сортами растений в засушливой Сальской степи Ростовской области (табл. 20). Почва опытных участков — чернозем, богатый азотом и калием. Под посевы вно-

силось на 1 га от 50 до 150 кг суперфосфата. В 1976 г. под посе- вы внесено 200 кг/га аммиачной селитры. Количество осадков по годам колебалось от 300 до 400 мм в год. Размеры опытных участков — от 4 до 20 га в 4–5-кратной повторности. Почти во всех случаях, кроме урожая овса, в 1974 г. растения реагировали положительно на закалывание, дав прибавку урожая. В 1975 г. и овес также повысил свою продуктивность. В 1978 г. урожай озимой пшеницы 'Ростовчанка' составлял 40 ц/га (контроль), а закаленные дали 53 ц/га. В очень неблагоприятном засушли- вом 1979 г. урожай был ниже для того же сорта пшеницы и со- ставлял в контроле 21 ц/га, а у закаленных — 33 ц/га.

В одном из полевых опытов урожай яровой пшеницы 'Миль- турум 321' на глубоко-столбчатом солонце в Троицком лесостеп- ном заповеднике составлял в контроле 28 ц/га, а у закаленных — 33 ц/га.

Наилучшие результаты дают: томаты, подсолнечник, кукуру- за, просо, ячмень, сахарная свекла, морковь. Мы [Генкель, Лю- бимова, 1947] провели опыт на полях Киргизской селекционной станции. Полив напуском производился в фазу трубкования и в начале фазы колошения в 4-кратной повторности на площади 0,5 га. Лето в отношении атмосферной засухи было очень суро- вым, что обусловило низкие абсолютные величины урожая. Опыт

Таблица 20. Урожай зерна у контрольных и закаленных растений (в ц/га) в конезаводе им. С. М. Буденного

Сорт	Вариант	1970	1972	1974	1975	1976	1979	1979
Озимая пшеница								
Ростов-чанка	Незакаленная	—	7,4	34,0	25,3	28,4	40	21
	Закаленная	—	12,4	38,0	28,3	33,0	53	33
Безостая I	Незакаленная	26,0	—	28,0	17,0	19,6		
	Закаленная	31,2	—	32,4	20,0	25,3		
Кавказ	Незакаленная	—	9,8	—	—	—	—	—
	Закаленная	—	13,5	—	—	—	—	—
Овес								
Артемов-ский	Незакаленный	—	—	18,5	16,0	—		
	Закаленный	—	—	18,1	20,8	—		
Ячмень яровой								
Темп	Незакаленный	30,4	—	40,0	—	—		
	Закаленный	33,2	—	43,2	—	—		
Просо								
Саратов-ское 853	Незакаленный	16,0	—	—	—	—		
	Закаленное	25,0	—	—	—	—		

ставили с двумя сортами яровой пшеницы — Эритроспермум 841 и 41. Ниже приведены данные по урожаю зерна (в ц/га) двух сортов пшеницы:

Сорт	Урожай	Достоверность	
Эритроспермум 841			
Контроль	6,88±0,85	(100%)	5,6
Закаливание	8,40±0,06	(121,9%)	
Эритроспермум 41			
Контроль	5,4±0,50	(100,0%)	6
Закаливание	6,4±0,04	(118,5%)	

В менее засушливом году в богарных условиях пшеница 'Эритроспермум 841' и сорт твердой пшеницы Гордеiforme 431 также дали положительный результат от закаливания: 'Эритроспермум 841'—25% прибавки, а 'Гордеiforme'—13,7%. Повышение урожая связано для сорта Эритроспермум 41 с увеличением числа колосьев на единицу площади и с увеличением абсолютного веса зерна, а для сорта Эритроспермум 841 — с изменением абсолютного веса зерна. Предпосевное закаливание проверялось в ряде областей (Тамбовская, Волгоградская, Куйбышевская, Воронежская, Челябинская, Свердловская, Пермская), в Ставропольском крае, Дагестане, Казахстане, а также в Болгарии,

Таблица 21. Жаро- и засухоустойчивость клеток листьев контрольных (незакаленных) и закаленных растений

Сорт	Вариант	Температура гибели клеток	Время гибели при обезвоживании, мин
Озимая пшеница			
Ростовчанка	Незакаленная	65	90
	Закаленная	70	115
Безостая I	Незакаленная	60	120
	Закаленная	68	150
Ячмень яровой			
Одесский 36	Незакаленный	66	100
	Закаленный	69	120
Темп	Незакаленный	62	100
	Закаленный	64	120
Подсолнечник			
Передовик	Незакаленный	61	110
	Закаленный	65	165

Индии, Чехословакии, Китае. В качестве примера приведем результаты одного из полевых опытов, проведенных на значительной площади в совхозе Чугуевском Ставропольского края. Опыт с ячменем был поставлен на площади около 200 га. Закаленный ячмень дал урожай 18 ц/га, а незакаленный — 15 ц/га. Просо в опыте на площади около 100 га дало у закаленных 20 ц/га, а у контрольных 15,6 ц/га.

Томаты (сорт Колхозный 34) в опытах, поставленных К. Л. Мартыановой в г. Мичуринске на площади 4 га, дали в 1960 г. урожай 225,5 ц/га в контроле и 461 ц/га у закаленных. В одном из опытов, проведенном в Дагестане, сорт кукурузы Миннесота Экстра 13 дал увеличение урожая в среднем за три года на 21%.

Для установления, действительно ли произошло повышение жаро- и засухоустойчивости закаленных растений, проводили определения засухоустойчивости эксикаторным методом и жароустойчивости методом Мацкова. В табл. 21 приведены данные по 1975 г. для растений, взятых в опыт. Аналогичные данные полученные и по другим годам.

Как видно из приведенных данных, во всех случаях наблюдается повышение жаро- и засухоустойчивости закаленных растений. Порог гибели клеток лежит при более высокой температуре, а гибель от обезвоживания происходит через более длительный промежуток времени.

В вегетационных опытах фасоль (*Phaseolus vulgaris*) подвергалась действию интенсивной засухи в течение 24 и 48 ч в фазу тетрад в сушовой камере фитотрона (табл. 22). В этом опыте бутоны и цветки, появившиеся после засухи, удалялись.

Таблица 22. Влияние атмосферной засухи на контрольные и закаленные растения фасоли

Вариант	Среднее число бобов на одно растение	Средний вес бобов с одного растения		Средний вес одного боба, г
		г	%	
Без засухи				
Незакаленные	9,9	30,8±0,3	100	3,1
Закаленные	10,0	32,5±1,2	106,6	3,2
Засуха 24 ч				
Незакаленные	9,3	18,6±0,3	64,5	2,0
Закаленные	9,2	24,9±0,3	86	2,7
Засуха 48 ч				
Незакаленные	0	0	—	—
Закаленные	5	19,3±0,2	30	1,9

Предпосевное закаливание было применено В. Х. Зубенко [1959] для получения второго урожая кукурузы в Краснодарском крае после уборки озимых на пожневных посевах.

Р. Доманский [1959] в вегетационных опытах с ячменем не получил положительных результатов, очевидно, в связи с характером сорта, не реагирующим на закаливание.

Как видно из приведенных данных продуктивность закаленных растений фасоли, подвергнутых действию атмосферной засухи в течение 24 ч, выше, чем у незакаленных, а после 48-часового воздействия контрольные растения совсем не дали урожая бобов, в то время как закаленные все же дали урожай, хотя и минимальный.

Повышенная продуктивность предпосевно-закаленных растений была неоднократно подтверждена и другими исследователями. Аустин с сотр. [Austin et al., 1969] в Англии получил повышение урожая на 30% от закаливания моркови. Аналогичные данные по моркови с сортами Нантская и Шантене получила К. Л. Мартыанова и В. К. Журихин [1971]. Повышение засухоустойчивости и урожайности при работе с пшеницами получал в Индии Чиной и Шарма [1957]. Карцеллер и Сориано [Carceller, Soriano, 1972] изучали влияние предпосевного закаливания на рост корней двух сортов пшеницы — Klein Benditor и Klein — в условиях засухи. Закаленные растения этих сортов при недостатке воды вели себя неодинаково. Второй сорт увеличивал рост корней, а первый несколько уменьшал. Авторы считают, что более быстрый рост корней у реагиовавшего на закаливание сорта происходит за счет повышения их засухоустойчивости.

В связи с тем что не все сорта культурных растений способны проходить процесс закаливания, нельзя испытывать на больших площадях те сорта, которые предварительно не были испытаны на отзывчивость к закаливанию. Однако для этого не надо проводить предварительный вегетационный или полевой опыт. Можно воспользоваться методом гидролиза статолитного крахмала в корневом чехлике. Этот метод [Генкель и др., 1970; Генкель, Шеламова, 1979] более подробно разбирается в главе по диагностике засухоустойчивости. Здесь мы ограничимся лишь ссылкой на то, что сравнение контрольных проростков с закаленными даст возможность оценить в течение нескольких дней, повышает ли предпосевное закаливание жаро- и засухоустойчивость данного вида растений или сорта. Нами был разработан и другой метод, позволяющий повысить жароустойчивость [Генкель, Цветков, 1955]. Свойство солей кальция повышать вязкость протоплазмы [Cholodny, Sankewitsch, 1933] было использовано для повышения жароустойчивости. Значительно позднее К. А. Барабальчук [1970] установил влияние солей CaCl_2 и других ионов на теплоустойчивость эпидермальных клеток традесканции. Мы обрабатывали 1/40 М раствором CaCl_2 сухие зер-

новки, погружая их в гипотонический раствор: зерновки проса — на 18 ч, пшеницы — на 24 ч без последующего промывания водой. После этого они немного подсушивались и высевались в поле. В течение трех лет опыты проводились в Заволжье с растениями проса сорта Кремовый и пшеницы сорта Лютесценс 605.

Обработка семян раствором CaCl_2 повышает жароустойчивость растений, а солеустойчивость повышается незначительно. У растений, прошедших данное предпосевное влияние, возрастает вязкость цитоплазмы и жароустойчивость клеток (табл. 23).

Обработка семян CaCl_2 оказала благоприятное влияние на рост и развитие растений, а также и на повышение урожая (табл. 24).

Повышение урожая зерна шло за счет увеличения продуктивности кущения, длины метелки (колоса), числа метелочек в метелке (колосков в колосе), числа зерен в метелке (в колосе) и абсолютного веса зерна.

Л. Г. Добрунов (см.: [Генкель, 1956]) проводил обработку семян мягких и твердых пшениц раствором CaCl_2 , при этом урожай увеличился на 1,7—1,9 ц/га.

Многочисленные опыты показали, что предложенный прием предпосевной обработки семян раствором CaCl_2 действительно повысил жароустойчивость растений и, как следствие, урожай зерна в засушливых условиях. А. Н. Мягкова [1954] изучала влияние обработки 1/40 М раствором CaCl_2 на семена пшеницы 'Лютесценс 605' и зерновок проса сорта Кремовый. Исследование проводилось на засоленной и незасоленной почве с предпосевным и вегетационным поливом. Она отметила, что у проса вторичные узловые корни образуются на 4—7-й день после появления всходов, а у пшеницы — на 15—21-й день. Действительно, объем корней (в горизонте почвы от 40 см) проса в период стеблевания превышает объем корней пшеницы в 10 раз, общая поглощающая поверхность — в 20 раз, а активная в — 13 раз. Следует, однако, отметить, что просо получило два вегетационных полива, а пшеница ни одного. Растения, обработанные перед посевом 1/40 М раствором CaCl_2 , отличались повышенной устойчивостью к обез-

Таблица 23. Влияние 0,2%-ного раствора CaCl_2 на вязкость цитоплазмы и жароустойчивость клеток растений (определение проведено в фазу трубки)

Показатель	Зерновка проса		Зерновка пшеницы	
	контроль-ные	обработанные CaCl_2	контроль-ные	обработанные CaCl_2
Жароустойчивость клеток, °С	57	59	53	55
Вязкость цитоплазмы, мин	60	80	30	50

ноживанию и перегреву, более благоприятным водным режимом за счет увеличения объема и поглощающей поверхности корней. А. Н. Мягкова показала значение развития корневой системы для жаро- и засухоустойчивости растений, а также благоприятное действие раствора CaCl_2 на жароустойчивость (урожай зерна у растений проса — 13,1 ц/га (контроль), а у обработанных CaCl_2 — 17,2, у пшеницы — 9,9 из 13,0 ц/га, соответственно).

О благоприятном влиянии обработки 1,2%-ным раствором CaCl_2 плодов (семянков и зерновок) на урожай подсолнечника и проса свидетельствуют опыты П. Д. Бухарина [1958а], проводимые на Валуевской сельскохозяйственной опытной станции. Подсолнечник 'Саратовский 169' на поливе дал урожай зерна 13,7 ц/га в контроле, а опытный — 16,4 ц/га, 'Ждановский 8281' — соответственно 14,8 и 17,9, а местный подсолнечник — 17,1 и 19,2 ц/га. Просо сорта Кремовый на поливе принесло урожай в 23 ц/га в контроле и 26,2 в опыте. У растений варианта с CaCl_2 повышена вязкость цитоплазмы, осмотическое давление, меньше дневные и остаточные водные дефициты. Интересно отметить, что жароустойчивость растений поливного участка была выше на 2—4° по сравнению с неполивым. Иными словами, на поливе проходила адаптация, а на неполивном участке — сильное угнетение, которое сказалось на продуктивности.

Таким образом, из приведенного материала следует, что обработка CaCl_2 повышает жароустойчивость и увеличивает продуктивность.

Закаливание растений к засухе происходит не только в состоянии наклюнувшихся семян, но и на любом отрезке его онтогенеза. Это, например, было показано И. В. Красовской [1940], которая установила, что растения пшеницы, перенесшие засуху в период созревания, хотя дают и щуплое зерно, но оно, высеянное на другой год, дает растения более засухоустойчивые.

Таблица 24. Влияние обработки зерновок 0,1%-ным раствором CaCl_2 на величину и структуру урожая зерновок проса и пшеницы

Показатель	Зерновки проса		Зерновки пшеницы	
	контроль-ные	обработанные CaCl_2	контроль-ные	обработанные CaCl_2
Высота стебля, см	57,2	58,9	41,7	44,4
Продуктивность кущения	1,1	1,2	1,2	1,4
Длина метелки (колоса), см	15,7	17,7	6,8	7,2
Число метелочек в метелке, колосков в колосе	13,6	16,7	12,3	13,2
Абсолютный вес зерна, г	6,3	6,8	22,2	27,2
Урожай зерна, ц/га	13,1	17,2	9,2	13,0
Урожай зерна, % к контролю	100	131,3	100	131,3

В. Ф. Альтергот [1981] предложил метод закаливания (повышения жароустойчивости) проростков. Он чередовал действие повышенных и нормальных температур на проростки и этим сильно повышал жароустойчивость. Под влиянием повышенных температур происходит подавление синтетических реакций и энергетическое значение дыхания меняется. Происходит накопление сахаров, аскорбиновой кислоты, дубильных веществ и т. д. В поврежденных высокой температурой органах растений находятся легко ресинтезируемые продукты деполимеризации неглубокого распада. В результате происходит отток метаболитов из поврежденных тканей к физиологически активным с неповрежденными точками роста. Если чередовать действие повышенных температур с нормальным режимом, то происходит восстановление повреждений. При этом получают жароустойчивые растения с большой регенерационной способностью. При таком двухфазном выращивании растений происходит закладка большого числа плодов у томатов. Для условий защищенного грунта, очевидно, это предложение может быть использовано, так как сбор урожая не зависит от сроков созревания. В полевых условиях повышенная регенерационная способность может ухудшить дело, так как урожай не успеет созреть. Ланге [Lange, 1962] провел опыты по закаливанию повышенной температурой финиковой пальмы (*Phoenix dactylifera*), вероники (*Veronica persica*) и *Commelina africana*. Он культивировал эти растения в оранжерее при 20 и 28°. Во всех случаях растения, выращенные при более высокой температуре, оказались более устойчивыми к повышенной температуре. В некоторых опытах разница составляла до 4°. Автор считает, что пока ничего нельзя сказать о причинах, вызывающих эти явления.

Мы [Генкель, Кобылин (см. Генкель, 1946)] предложили повышать жароустойчивость некоторых сортов картофеля путем теплового закаливания. Затем работы по повышению жароустойчивости путем обогрева семян были проведены М. Г. Тювиным (см.: [Генкель, 1946]), В. Д. Пинчук (см.: [Генкель, 1946]) обогревал семена сахарной свеклы при температуре 25–30°, что повлекло за собой изменение цветущности и повышение урожая. В. Ф. Савицкий и Е. И. Харечко-Савицкая (см.: [Генкель, 1946]) обрабатывали семена температурой 18–25° и наблюдали значительный эффект (повышение продуктивности).

В 1958 г. к изучению температурного влияния на растения приступили В. Я. Александров и И. Л. Фельдман, которые и называли этот прием тепловой закалкой. И. К. Исип (см.: [Генкель, 1946]) предложил намачивать и подсушивать семена сахарной свеклы, зерновки проса и ячменя. По его мнению, намачивание и высушивание приведут к увеличению их энергии прорастания. И. К. Исип считал, что при подобной обработке семян происходит вымывание веществ, препятствующих прорастанию, т. е. ин-

гибиторов роста. Не отрицая этого мнения, мы все же считаем, что при подсушивании происходит адаптация растений к засухе за счет физиолого-биохимической перестройки мембран и внутреннего содержимого клеток растений.

Наш метод предпосевного закаливания был несколько изменен М. Я. Школьниковым [1960], который предложил вести замачивание семян или зерновок не в водном растворе, а в растворе, содержащем бор и другие микроэлементы. Н. Е. Натансон (см.: [Школьник, 1960]) показала, что действительно от приоблавления в раствор бора сильно возросла вязкость цитоплазмы, что способствовало повышению жароустойчивости. Аналогичные результаты были получены М. Я. Школьниковым с сотр. [1960].

В. С. Бадалян [1962], помимо предпосевного закаливания, разработал метод намачивания семян сахарной свеклы и зерновок яровой пшеницы в растворе суперфосфата. О. М. Гладышева и Ф. А. Полимбетова [1960] также применяли предпосевное закаливание с бором, закаливание с бором+рядовое удобрение с фосфором, а также вариант по предпосевной обработке CaCl_2 . Водный дефицит был наименьшим в варианте закаливание+бор+фосфор. Однако и во всех остальных вариантах он был меньше, чем в контроле. Предпосевное закаливание яровой твердой пшеницы 'Гордеiforme 189' давало прибавку урожая по разным годам от 17,5 до 37,1%, а мягкой (Акмолинка)—от 12,5 до 22,8%. Ханзон [Hanson, 1973] получил увеличение роста корней у нескольких сортов пшеницы за счет предпосевного закаливания. Положительные результаты по предпосевному закаливанию против засухи получили П. Д. Углов [1963], Салим и Тодд [Salim, Todd, 1968], Водреф [Woodreff, 1969], В. В. Скрипчинский, П. Г. Косикова, М. С. Микулина [1957] с закаливанием многолетней ржи.

Комплексный метод повышения засухоустойчивости. Мы [Генкель и др., 1979] проводили опыты по комплексному методу повышения жаро- и засухоустойчивости. Опыты велись вегетационным методом с яровой пшеницей 'Альбидум 43'. Одновременно изучались незакаленные и закаленные по методу П. А. Генкеля растения. Каждый из вариантов обрабатывался перед посевом водой (контроль), 5%-ным раствором хлорхолинхлорида и 0,5%-ным раствором препарата БЭС (бромистый деметил- β -бромэтилсульфонит). Была применена сухая обработка семян по методу Задонцева с соавт. [1973]. На 100 г зерновок добавлялось 10 мл 0,5%-ного раствора БЭС или 5%-ного раствора хлорхолинхлорида (ССС). Контролем служили зерновки, опрыснутые таким же количеством воды. Зерновки встряхивались в течение 6 ч с ретардантами, затем их высевали в сосуды с почвой (влажность почвы—70% от полной влагоемкости). Опыты проводились в пятикратной повторности в камерах фитотрона с освещением 200 тыс. эрг·см⁻²·с⁻¹ в течение 16 ч (ксеноновые лампы). Днем

температура равнялась 22°, а ночью — 16°. Всходы у закаленных растений появились на 2—3 дня раньше, а также наблюдалось углубление узла кущения. Последнее обстоятельство крайне важно, так как при углублении узла кущения формируется более мощный узел кущения и корни лучше используют имеющуюся в почве влагу. Ниже приводятся данные по углублению узла кущения (в мм):

Обработка	Незакаленные растения	Закаленные растения
Вода	0	15±0,08
ССС	15±0,05	30±0,10
БЭС	10±0,06	20±0,12

Определение жароустойчивости по методу Ф. Ф. Мацкова [1936] и засухоустойчивости по эксикаторному методу [Генкель, 1956] показало повышенную устойчивость закаленных и обработанных ретардантами растений. Так, например, в фазу кущения у незакаленных + СССР гибель растений происходила при 60°, у контроля (вода) — при 58°, а у закаленных + СССР — при 62°. Время гибели клеток при обезвоживании в контроле (вода) в фазу кущения составляло 95 мин, у обработанных СССР — 105 мин, а у закаленных — соответственно 115 и 120 мин.

Из приведенных данных следует, что комплексная обработка зерновок повышает жаро- и засухоустойчивость растений, усиливает защитные механизмы.

Н. Н. Хараян, З. С. Буркина, Г. М. Гусейнова [1971] показали, что под влиянием СССР водный режим складывается более благоприятно. Они путем использования тяжелоокислородной воды установили обогащение этой водой листьев, а иногда и стеблей.

В отношении влияния гибберелловой кислоты (ГК) и ауксина на водный режим и засухоустойчивость растений О. А. Ситникова [1966] получила следующие результаты. По ее данным, растения кормовых бобов под влиянием ГК увеличивают мощность корневой системы, что позволяет им быстрее пополнять водные дефициты. ГК способствует более быстрому обмену воды. Опытные растения имеют повышенную интенсивность транспирации. Под влиянием ГК и ИУК уменьшается вязкость и эластичность цитоплазмы, что, несомненно, свидетельствует о снижении способности растений выносить обезвоживание и перегрев. К. А. Баданова, В. В. Левина [1970] изучали влияние гиббереллина и ретарданта СССР на засухоустойчивость ячменя. Растения ячменя выращивали в вегетационном опыте при содержании воды 70 и 40% от полной влагоемкости. В результате проведенного исследования авторы отметили, что гиббереллин снижает продуктивную кустист-

стость. Вес зерна снизился почти в 3 раза. Ретардан *ССС* несколько повысил способность выносить обезвоживание, но снизил жароустойчивость. При действии гиббереллина и *ССС* получилось снижение вязкости протоплазмы и соответственно наблюдалось уменьшение жароустойчивости.

Как видно из приведенных данных, гиббереллин и *ССС*, хотя и усиливают водный обмен у растений, все же неблагоприятно влияют на их жаро- и засухоустойчивость. Применение комплексного метода способствует углублению узла кушения и повышению жаро- и засухоустойчивости растений и в то же время увеличивает их стойкость к полеганию.

Предпосевное закаливание картофеля. Мы [Генкель, 1946] подвергали картофель различным вариантам закаливания. Картофель промывался 0,5%-ным раствором формалина, разрезался, и одна половина выдерживалась до появления ростков на свету, а другая — в темноте при температуре 15–18°. Через 8–10 дней тот и другой материал был разделен на три части. Первая часть обоих вариантов была помещена на сутки в сушильный шкаф при температуре 30–35°, затем картофель снова переносился в помещение с температурой 15° и соответственно выдерживался на свету или в темноте в течение двух суток. Прогреванию он подвергался 2 раза и затем все варианты высаживались в поле. Вторая часть пророщенного картофеля была разрезана вдоль и подсушивалась при температуре 15°. Третья часть пророщенного картофеля составляла контроль, не подвергалась дальнейшей обработке, хранилась при 3° в подвале и промывалась перед посевом 0,5%-ным формалином. Авторы отметили повышение урожая (в кг в 10 кустов) и товарности клубней во всех вариантах, что видно из приведенных ниже данных:

Вариант	Урожай, кг	%	Вариант	Урожай, кг	%
Корневский			Эпикур		
Контроль	10,80	100,0	Контроль	22,9	100
Свет	12,58	116,5	Свет + 30°	24,4	106,5
Свет + 30°	13,39	124,0	Силезия		
Свет + подсушивание	14,46	132,0	Контроль	9,6	100,0
Темнота	11,99	111,0	Свет + 30°	13,8	133,3
Темнота + 30°	11,30	104,4			
Ранняя роза					
Контроль	16,0	100,0			
Свет	24,18	150,8			
Свет + 30°	23,00	143,8			
Свет + подсушивание	21,65	135,3			
Темнота	14,06	133,4			
Темнота + подсушивание	23,52	133,4			

Мы определяли температуру коагуляции белков в солевой вытяжке. Температура коагуляции белков у всех сортов была на несколько градусов выше во всех вариантах. Так, например, у сорта Корневский в контроле коагуляция происходила при 48°, у подсушенных — при 53°, а у прогретых — при 57°; у сорта Эпикур в контроле при 50°, у подсушенных — при 53°, а у прогретых при 57°. Из этих данных следует, что наилучшими вариантами будут десятидневное проращивание, а затем подсушивание при 30–35° в течение суток, а еще лучше подсушивание при более низкой температуре (15°), но в течение более продолжительного времени (10–15 дней).

Предпосевное закаливание кормовых трав. Предпосевное закаливание эспарцета (закавказского, обыкновенного и песчаного), люцерны желтогибридной (*Medicago falcata*), люцерны синегибридной (Зайкевича), люцерны посевой сорта Степная 600 (*Medicago sativa*) и клевера двуукосного сорта Грибаловский (*Trifolium pratense*) проводил В. М. Ипекджиян [1951] в Каменной степи в Институте земледелия центрально-черноземной полосы им. В. В. Докучаева. Изучались следующие варианты: 1) контроль (нормальный полив); 2) завядание в фазу формирования вегетативных органов (раннее завядание); 3) завядание в фазу бутонизации (позднее завядание); 4) двукратное завядание. Кроме того, проводился ряд определений на полях девятипольного севооборота с четырехлетним использованием трав. Всего сильнее сказалось второе завядание. При двукратном завядании сказало влияние закаливания в процессе вегетации на урожай сырой массы. Желтогибридная люцерна и эспарцет закавказский реагировали на предпосевное закаливание снижением активности жизненных процессов и уменьшением продуктивности, так как они по своей природе не приспособлены выносить длительного обезвоживания и не адаптируются к засухе. Очевидно, эти растения ближе к гемиксерофитам и снабжаются водой из глубоких, более влажных горизонтов почвы. Клевер, как мезофит, дал прибавку от закаливания на 14%, также положительно реагировала и люцерна (*Medicago sativa*). Песчаный эспарцет давал очень незначительную прибавку урожая, а закавказский, как мы уже отмечали, не давал ее совсем.

Метод предпосевного закаливания и выведение новых засухоустойчивых сортов. Метод предпосевного закаливания, несомненно, заслуживает внимания при выведении засухоустойчивых и одновременно высокоурожайных пшениц. Некоторые селекционеры считают, что растение, выращиваемое в засушливом климате, не нуждается в методах повышения, так как сами условия, в которых происходит выведение новых сортов, способствуют приобретению растением высокой степени засухоустойчивости. Действительно, при выращивании растений в засушливом климате они несколько повышают свою засухоустойчивость. Однако

обычно растения заключают еще большие возможности в этом направлении. Активность генотипа может быть в значительной мере повышена в ее реализации в фенотипе. Примером этого, несомненно, является предпосевное закаливание растений против засухи. В литературе имеются данные об использовании предпосевого закаливания для получения засухоустойчивых и высокоурожайных сортов. Например, А. Адамович [1964] закалял зерновки пшеницы до четырех раз и отбирал из них лучшие формы. В результате из неустойчивого сорта Вашингтон была выведена засухоустойчивая форма. Этот опыт свидетельствует о том, что вполне возможно использование метода предпосевого закаливания для создания новых сортов растений с повышенной засухоустойчивостью и урожайностью. В. А. Семко [1940] предлагал использовать (как он говорил) ароморфозное направление в селекции, т. е. путь, тесно увязанный с подъемом жизненных функций организма. Мы считаем, что путь ароморфозного направления в селекции в значительной мере может быть использован на примере закаленных к засухе растений, которые характеризуются физиологическим ароморфозом. Здесь на стыке физиологии и селекции можно ожидать новых результатов в повышении жаро- и засухоустойчивости, а также их продуктивности.

Заканчивая наше изложение физиолого-биохимических особенностей предпосевно-закаленных растений, мы можем отметить, что в них сохраняется гомеостаз на более высоком энергетическом уровне (гетеростазис). Растения отличаются более высокой реактивной способностью в смысле своих защитно-приспособительных реакций на комплекс засухи. Следует также подчеркнуть, что гетеростазис позволяет закаленным растениям даже и без засухи, в обычных условиях существования, повышать свою продуктивность. Очевидно, и небольшие водные дефициты, и повышения температуры окружающей среды, наблюдающиеся летом в условиях достаточного увлажнения, значительно легче переносятся закаленными растениями и это весьма положительно отражается на их продуктивности.

Одной из мер борьбы с засухой является применение антитранспирантов, при помощи которых регулируется и снижается интенсивность транспирации у растений [Дадыкин, Потапова, 1975]. Все многообразие веществ, применяемых в качестве антитранспирантов, можно разделить на две группы: 1) вещества химического действия, вызывающие закрытие устьиц; 2) вещества, образующие на поверхности листа пленку, создающие препятствия для выхода в атмосферу водяного пара. К первым относятся фенилмеркурнат (РМА), абсцизовая кислота и др. Ко второй группе — гексадеканол, полиэтилен, полипропилен, полистерол и др. Антитранспиранты эффективны на влажных почвах и мало эффективны на сухих. Можно, следовательно, предполо-

жить, что антитранспиранты могут быть полезны в орошаемых условиях в аридных зонах, если это не вызовет сильного перегрева растений.

ВЫВОДЫ

Метод предпосевного закаливания против засухи основан на использовании адаптационной способности растений в их молодом возрасте (семена, зерновки, семянки). Набухшие или наклюнувшиеся семена растений подвергаются обезвоживанию (подсушиванию), при этом они проходят адаптацию к засухе и повышают свою засухоустойчивость на период всего онтогенеза.

При адаптации к обезвоживанию растения проявляют сопряженную устойчивость, повышая способность лучше переносить не только обезвоживание, но и перегрев. Закаленные растения являются не только засухоустойчивыми, но и более жароустойчивыми.

Растения в процессе закаливания изменяют свои физиолого-биохимические свойства. Прежде всего изменяется обмен веществ и энергетический уровень. У них наблюдается усиление интенсивности обмена, связанное с увеличением активности хроматина, увеличением содержания его легкорастворимых фракций, повышением содержания АТФ, ДНК, РНК. Возрастает интенсивность дыхания, продуктивность фотосинтеза и активность многих ферментов. Увеличивается гидрофильность коллоидов протоплазмы, ее вязкость и эластичность. Органеллы (ретикулярный аппарат, полирибосомы, митохондрии, хлоропласты и составляющие их мембраны) приобретают большую стабильность и лучше противостоят обезвоживанию у закаленных растений.

Предпосевное закаливание к засухе приводит к усилению интенсивности обмена РНК в условиях нормального оводнения и к стабилизации интенсивности обмена РНК в условиях засухи.

Физиолого-биохимические изменения приводят к значительному увеличению водоудерживающей способности закаленных растений. Содержание воды у закаленных растений выше и меньше водный дефицит при засухе, у закаленных растений образуются большие количества метаболической воды в связи с более интенсивным дыханием и изменяются некоторые анатомо-морфологические особенности. Закаленные растения имеют более мощную корневую систему, с большей величиной общей и активной поглощающей поверхности, что позволяет лучше усваивать минеральные вещества почвы и поглощать воду. Они обладают ксероморфной структурой, но в то же время обнаруживают более интенсивный рост своих органов (корней, листьев, стеблей). В связи с более высоким энергетическим уровнем некоторые виды закаленных растений (томаты, подсолнечник, просо) обнаруживают стимуляционный эффект, т. е. обладают более интенсивным ростом, даже при отсутствии засухи.

Все перечисленные особенности закаленных растений приводят к их более значительной продуктивности. Особенно важным является то обстоятельство, что с увеличением урожая абсолютная прибавка его возрастает, а процентное отношение остается в пределах 20—30%. При отсутствии засухи закаленные растения не снижают урожай, а в некоторых случаях даже несколько увеличивают его.

Закаленные растения с повышенной фенотипической устойчивостью представляют прекрасную модель для сравнения с контрольными растениями с генетически обусловленной засухоустойчивостью. Таким образом, активность генетически обусловленной устойчивости может усиливаться под влиянием адаптации к факторам окружающей среды, что и приводит к изменению ряда физиолого-биохимических свойств в фенотипе. Последнее обстоятельство ставит перед селекционерами задачу выведения наиболее жаро- и засухоустойчивых сортов путем отбора из закаленных растений. К закаливанию способно большинство сортов озимой пшеницы, яровой пшеницы — мягкой и твердой, ячменя, проса, некоторые сорта кукурузы, гречихи, подсолнечника, фасоли, сахарной свеклы, моркови, томатов и дынь.

Способностью закаливаться обладают только те растения, которые по своей природе способны выносить обезвоживание и адаптироваться к нему, что характерно для многих мезофитов, ксерофитоидов и ксерофитов. Растения типа гемиксерофитов (бесперебойно снабжающиеся водой) не способны закаливаться и обычно резко снижают свою продуктивность от закаливания. Многие мезофильные растения (овес) и некоторые более мезофильные сорта культурных растений также закаливаются плохо или совсем не проходят процесса закаливания.

Механизация процесса предпосевного закаливания позволяет применять его в практике сельскохозяйственного производства в аридных или полуаридных зонах. В то же время закаливание у некоторых видов (томаты, подсолнечник) вызывает длительную модификацию в отношении засухоустойчивости, что позволяет высевать их на семенных участках и использовать полученные семена без закаливания в течение одного (томаты) или двух-трех (подсолнечник) лет [Баданова, Томахин, 1976].

Повышения жароустойчивости можно достичь влиянием 0,2%-ного раствора CaCl_2 , а также предпосевным воздействием некоторых микроэлементов и действием на семенной материал повышенной температуры (35—38°).

**ДИАГНОСТИКА
ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

Возможность диагностировать засухоустойчивость растений давно привлекала внимание исследователей. В нашей стране, несомненно, пионером в этом направлении надо считать В. В. Колкунова (см.: [Генкель, 1956]), который пытался найти корреляцию между ксероморфным строением растения и его засухоустойчивостью. На морфолого-анатомической корреляции строились и многие другие методы оценки засухоустойчивости растений. Разработка косвенных методов оценки степени засухоустойчивости получила очень широкое развитие в 30-х и 40-х годах нашего века. Эти методы должны были заменить весьма громоздкий полевой метод наблюдения, требующий длительных исследований. Н. А. Стефановский [1950] охарактеризовал засухоустойчивость многих (около ста) сортов пшеницы путем использования полевого метода. В 30-х годах начались попытки поиска новых прямых методов диагностики засухоустойчивости. К таким попыткам можно отнести метод завядания, предложенный И. И. Тумановым (см.: [Генкель, 1946]). Все же метод завядания не является вполне прямым, а, скорее, сравнительным, так как в нем нивелируется роль корневой системы, имеющей огромное значение в природной обстановке. Роль корневой системы была учтена в прямом методе сухого поля [Литвинов, 1951]. Принцип этого метода заключался в защите растущих в почве растений от осадков. Иными словами, в полевых условиях растениям создавалась почвенная засуха. В то же время было выяснено, что растение повреждается не только от недостатка влаги в почве, но и от повышенной температуры и осушающего действия ветра, суховея, мглы. Несколько позднее многие исследователи изучали некоторые физиологические признаки, характеризующие жароустойчивость, которым до этого времени не придавали должного значения. Первые суховейные установки по исследованию влияния атмосферной засухи на растения впервые были созданы в лаборатории физиологии растений ВИРа. С этого времени многие косвенные методы диагностики стали разрабатываться и применительно к изучению перегрева растений от действия атмосферной засухи (суховея), например, Ф. Ф. Мацков [1936] разработал диагностику жароустойчивости сортов пшеницы. Мы [Генкель, 1946] наблюдали действие суховея и мглы в полевых условиях. Нам не удалось подтвердить наблюдение В. Р. Заленского (см.: [Генкель, 1946]) о широком необратимом раскрытии устьиц и пшениц. Мы наблюдали полную или почти

полную замкнутость устьиц у некоторых дикорастущих растений, что и привело нас к выводу о преимущественном влиянии температуры, а не иссушающего действия суховея и мглы. Опыты по жароустойчивости с дикорастущими ксерофитами также проводились с учетом их жароустойчивости. Искусственный запал мы получали у гемиксерофитов при сильном снижении транспирации в целлофановых конвертах [Генкель, 1946]. Большой вклад в дело диагностики засухоустойчивости внесли исследования Л. С. Литвинова [1932, 1933, 1951], а также Г. Н. Еремеева [1963, 1964].

Затем начались работы по диагностике не только засухоустойчивости (в узком смысле слова), но и жароустойчивости растений [Мацков, 1936; Генкель, 1946, 1956; Удовенко и др., 1970; Олейникова, 1964; Олейникова и др., 1970; Генкель и др., 1970; Генкель, Шеламова, 1979].

И. Г. Шматько [1974а, б] для оценки засухоустойчивости сортов пшеницы предлагает использовать многие физиологические методы. Считая это мнение правильным, мы все же думаем, что для целей диагностики следует подбирать более легко осуществимые методы, которые учитывают способность выносить не только обезвоживание, но и перегрев, т. е. жаростойкость сорта.

Мы уже отмечали, что громоздкость прямых методов привела к стремлению найти косвенные методы оценки засухоустойчивости. Теоретической предпосылкой для создания этих методов является представление о том, что у растений имеется корреляция между засухоустойчивостью и каким-нибудь морфологическим, анатомическим или физиологическим признаком. Таким методом является, например, вышеупомянутый метод корреляции между ксероморфностью структуры (мелкоклеточность, большее число жилок и устьиц на единицу поверхности) и засухоустойчивостью. Соответственные исследования показали, что такое соотношение наблюдается далеко не всегда. Функциональный ксероморфизм после перенесенной засухи показывает степень засухоустойчивости, а ксероморфизм врожденный, названный нами наследственным, может и не коррелировать с засухоустойчивостью.

Кормак [Cormack. Цит. по кн.: Генкель, 1956] считал, что в качестве критерия засухоустойчивости можно взять толщину листа. Л. С. Литвинов [1932] предлагал использовать для диагностики засухоустойчивости содержание воды в листе, а П. А. Хоринко (см.: [Литвинов, 1961]) — водный дефицит. Д. Ф. Проценко с сотр. [1964] использовали способность семян набухать в растворах с повышенным осмотическим давлением, в которых лучше набухают семена более засухоустойчивых растений, т. е., по существу, они использовали несколько видоизмененный метод Бухингера [Buchinger, 1927].

К косвенным методам, несомненно, относится диагностика по изменению выхода электролитов из листьев. Этот метод использовался раньше для целей диагностики морозоустойчивости, а в дальнейшем был приспособлен для определения степени засухоустойчивости.

Т. В. Олейникова с сотр. [1970] также несколько видоизменили метод Бухингера для быстрого определения прорастания семян на растворах сахарозы. Критерием они взяли процент прорастания семян на высоких концентрациях сахарозы. В таком видоизменении этот метод приобретает уже характер скорее сравнительного, а не косвенного лабораторного метода. Его недостатком, несомненно, является недифференцированность определения, т. е. здесь нельзя отделить жароустойчивость от засухоустойчивости в узком смысле (засухоустойчивость).

В. Я. Александров и сотр. [1952, 1955, 1956; Александров, Фельдман, 1958] предложили для диагностики жароустойчивости использовать очень чувствительный признак — прекращение движения гранул, влекомых током протоплазмы, т. е. они взяли в качестве критерия жароустойчивости прекращение движения цитоплазмы. Используя этот метод, Т. В. Олейникова и П. Д. Углов [1962] пришли к выводу, что меньшей жаростойкостью обладают чешуи околоцветников злаков по сравнению с листьями, т. е. противоположному тому, который установил П. А. Генкель [1956]. Проверка Л. В. Бакановой [1970] в лаборатории засухоустойчивости Института физиологии растений показала, что метод В. Я. Александрова дает неверные результаты.

В. Я. Александров не учел того обстоятельства, что движение цитоплазмы связано с величиной ее вязкости (чем выше вязкость, тем быстрее заканчивается движение) и в то же время высокая вязкость повышает жароустойчивость. В работе Л. В. Бакановой, выполненной прямым лабораторным методом коагуляции белков протоплазмы, было установлено, что обладающие высокой вязкостью колосковые чешуи отличаются более высокой жароустойчивостью. Л. В. Баканова, кроме того, повышала вязкость цитоплазмы у элодеи действием солей кальция, а также и температурный порог коагуляции ее белков, иными словами, констатировала зависимость повышения жароустойчивости от вязкости цитоплазмы.

Испытание методом В. Я. Александрова обнаружило обратную зависимость. Движение цитоплазмы заканчивалось значительно раньше (растение обнаруживало пониженную жароустойчивость), что явно не соответствовало действительности, так как прямое испытание (определение коагуляции белков) показало повышение жароустойчивости. На этом основании мы считаем, что метод определения жароустойчивости по остановке движения цитоплазмы не пригоден для диагностики. Он может быть ис-

пользовац весьма ограничено, если изучаемые объекты обладают одинаковой или близкой величиной вязкости цитоплазмы.

Как один из сравнительных методов можно отметить метод Мединца (см.: [Генкель, 1956]), который предположил оценивать засухоустойчивость, учитывая потери зерна в засушливые годы (в процентах). Метод очень громоздкий, кроме того, урожай может снизиться за счет других факторов (поражение грибами, энтомовердителями). Все же метод заслуживает внимания.

А. П. Ивакин [1981] предложил метод диагностики жароустойкости томатов после их прогревания в течение 6 ч при 42–43°. Автор считает свой метод прямым, хотя при оценке конечных результатов используется косвенный признак ростовой реакции растений. Очевидно, скорее можно считать его сравнительным, как и метод Бухингера при определении способности растения выносить обезвоживание.

В нашей работе [Генкель, 1956] были подвергнуты критическому анализу возможности применения косвенных методов и предложены прямые лабораторные методы определения жаро- и засухоустойчивости растений, а также лабораторно-аналитические методы, которые уже в известной степени указывают на причины устойчивости к перегреву и обезвоживанию. Отметим, что по этим методам была проведена диагностика жаро- и засухоустойчивости нескольких сортов мягких и твердых пшениц [Генкель, Новоселова. Цит. по кн.: Генкель, 1956].

Несколько позже появился метод белковой пробы [Генкель и др. 1964] — использование гистохимических реакций на белки (уменьшение их содержания после перенесенного растением обезвоживания).

Метод А. А. Ничипоровича (см.: [Генкель, 1956]) — определение водоудерживающей способности растений — может быть скорее отнесен к лабораторно-аналитическим методам. Очевидно, это же можно сказать и о более поздней модификации метода Г. Н. Еремеевым [1963].

Перейдем к краткому описанию предложенных нами методов диагностики.

Методы определения жароустойчивости.

1. Прямые лабораторные методы определения жароустойчивости растительных клеток и тканей.

Из прямых лабораторных методов определения жароустойчивости разработан метод Ф. Ф. Мацкова [1936] и метод определения температурного порога коагуляции белков протоплазмы [Генкель, 1956].

Метод определения температурного порога коагуляции протоплазмы. Во время работы устанавливается температура, при которой происходит гибель всех клеток срезов, выдержанных на водяной бане в течение 10 мин. Срезы растения после прогревания плазмолизируются в моляр-

ном растворе сахарозы. Отсутствие плазмолиза в препарате говорит о смерти клеток.

Метод дает представление о жароустойчивости растения, но требует усовершенствования.

2. Лабораторно-аналитические методы определения жароустойчивости.

Лабораторно-аналитическими мы называем методы, вскрывающие некоторые причины высокой жароустойчивости растений.

Жароустойчивость обуславливается в основном повышенной вязкостью цитоплазмы и количеством коллоидно-связанной воды. Повышение осмотического давления также способствует повышению жароустойчивости вследствие увеличения количества осмотически связанной воды.

Способность кактусов и других суккулентов выносить высокие температуры обусловлена высокой вязкостью их цитоплазмы, а также наличием значительного количества коллоидно-связанной воды в их тканях [Генкель, 1956].

Мы уже говорили о зависимости жароустойчивости от вязкости цитоплазмы [Генкель, 1956]. Небольшие концентрации солей кальция повышают температурный порог коагуляции белков цитоплазмы. Соли калия, понижающие вязкость протоплазмы, понижают порог коагуляции белков.

Определение вязкости цитоплазмы путем центрифугирования. Вязкость цитоплазмы определяется по скорости смещения хлоропластов при центрифугировании.

Обычно центрифугируют черешки листьев [Максимов, Васильева, 1948], а затем на срезах просматривают под микроскопом характер расположения хлоропластов. Отмечается время центрифугирования, необходимое для смещения хлоропластов (при определенном числе оборотов в минуту), оно служит мерой относительной вязкости цитоплазмы. Центрифужный метод применим лишь в том случае, если в хлоропластах содержится достаточное количество крахмала, так как смещение хлоропластов осуществляется за счет большего удельного веса крахмала по сравнению с цитоплазмой. Хлоропласты, лишенные крахмала, почти не отличаются по удельному весу от цитоплазмы и не смещаются.

Плазмолитический (сравнительный) метод определения вязкости цитоплазмы. Обычно качественно определяют вязкость цитоплазмы по форме плазмолиза. Мы предложили судить об этом по времени плазмолиза, т. е. по скорости перехода вогнутого плазмолиза в выпуклый [Генкель, 1956].

Определение ведется в растворе сахарозы, на одну десятую молярности превышающем изотоническую концентрацию. Таким образом, создаются сравнимые условия в отношении растений, имеющих различное осмотическое давление, так как concentra-

ция плазмолизирующего раствора всегда на 0,1 М выше изосмотической концентрации.

Сравнение центрифужного и плазмолитического методов определения вязкости цитоплазмы, проведенное в нашей лаборатории, показало, что они всегда дают совпадающие результаты. Поэтому в экспедиционной обстановке при отсутствии электрической центрифуги можно проводить работу плазмолитическим методом. Кроме того, последний позволяет определять вязкость цитоплазмы в тканях, не содержащих хлоропластов.

Из табл. 25 видно, что повышение вязкости цитоплазмы и увеличение содержания связанной воды приводит к повышению жароустойчивости растения.

Приведенные данные говорят о том, что вязкость цитоплазмы указывает на степень жароустойчивости растений у резко отличающихся по своей жароустойчивости групп растений.

Определение содержания свободной и связанной воды можно проводить по методу А. Ф. Маринчик [1957] или по Н. А. Гусеву [1962].

Методы определения способности растительных тканей выносить обезвоживание. Для определения способности растения выносить обезвоживание производят: 1) непосредственное определение способности растения переносить обезвоживание (эксикаторный метод); 2) определение эластичности протоплазмы; 3) определение синтетической способности растений (метод крахмальной пробы).

В качестве дополнительных методов могут быть рекомендованы определения осмотического давления дневного и остаточного водного дефицита по Л. С. Литвинову [1932].

1. Лабораторный метод определения способности растительных тканей выносить обезвоживание.

Определение способности растительных тканей выносить обезвоживание сводится к следующему. Вырезанные из листа (с одинаковых мест) кусочки (3—4 см²) кладут в эксикатор над сер-

Таблица 25. Вязкость и жароустойчивость протоплазмы клеток и содержание связанной воды в листьях некоторых культурных растений

Растение, сорт	Вязкость протоплазмы, центрифугирование, мин	Жароустойчивость, °С	Содержание воды, % к сырому веществу		
			общей	связанной	свободной
Яровая пшеница Лютеценс 62	27	54	—	—	—
Подсолнечник Ждановский 8281	23	52	86,8	30	61,5
Картофель Лорх	43	62	86,6	14	79,1

ной кислотой (разбавление 1 : 1). После 2—3 ч выдерживания в эксикаторе их вынимают и делают срезы, если нужно — окрашивают нейтральным красным (1 : 10 000), плазмолизируют и подсчитывают число живых (плазмолизованных) клеток. Чем больше остается живых клеток, тем более устойчиво растение к обезвоживанию. Ниже приведены результаты определений, проведенных по числу живых клеток в поле зрения микроскопа после обезвоживания листа в эксикаторе:

Растение	Контрольные растения	Закаленные растения
Подсолвечник 'Ждановский 8281'	11	30
Картофель 'Лорх'	12	22

Как видно из этих данных, растения, закаленные к засухе, значительно лучше переносят обезвоживание, чем контрольные: у них имеется больше живых клеток после перенесенного обезвоживания.

О. К. Демина (см.: [Генкель, 1956]) предложила, кроме того, определять содержание воды в отрезках листьев, вынесенных обезвоживание. При таком определении удается уже не только узнать, какое растение лучше переносит обезвоживание, но и выяснить, при каком содержании воды происходит та или иная степень повреждения.

Описанный метод является прямым лабораторным способом определения способности тканей растения переносить обезвоживание. Правда, между способностью выносить обезвоживание отдельными тканями и целым растением имеется довольно существенная разница, но тем не менее этот метод является первым приближением к быстрому определению способности растения выносить обезвоживание.

2. Лабораторно-аналитические методы определения способности растений выносить обезвоживание.

Свойства цитоплазмы в значительной мере определяют способность выносить обезвоживание и перегрев [Генкель, 1956]. Способность переносить обезвоживание характеризуется в первую очередь эластичностью цитоплазмы. Под эластичностью цитоплазмы понимается способность ее возвращаться в исходное состояние после прекращения испытанной ею деформации. При далеко идущем обезвоживании в связи с потерей тургора будет происходить уменьшение объема клеток, приводящее к их деформации, что может вызвать механическое повреждение цитоплазмы.

Определение эластичности цитоплазмы. Единственным методом определения эластичности протоплазмы являлось растягивание ее иглой микроманипулятора. Это, однако, воз-

можно лишь для организмов, лишенных оболочек (амебы, слизевики, бродяжки), и не применимо для высших растений. Метод перемещения железных опилок в плазме под влиянием электромагнита также можно применить лишь для амeboидных организмов типа слизевиков. Кроме того, данные методы являются качественными, а не сравнительными. Поэтому мы [Генкель, 1956] разработали соответствующий метод.

При определении принципа изучения эластических свойств протоплазмы мы остановились на применении центробежной силы, считая возможным заметить деформирующее действие механического влияния центрифугированием. Однако простое центрифугирование не может быть применено, так как при этом получается представление о вязкости цитоплазмы по смещению хлоропластов или крахмальных зерен. Для получения иных результатов необходимо ослабить связь цитоплазмы со стенками клеток. Для этой цели срезы растений перед определением погружают в раствор сахарозы, концентрация которого на 0,1 М ниже изотонической точки, а затем центрифугируют на центрифуге (1500—2000 об/мин). Срезы перед опытом обычно окрашивают раствором нейтрального красного (1:10 000). Для ряда растений окрашивание применять не следует, так как после окрашивания обрывов цитоплазмы не происходит (красный клевер и др.). Некоторые растения, например хлопчатник, имеют очень проницаемую для сахарозы протоплазму. В этом случае раствор сахарозы лучше заменить уравновешенным раствором Вант-Гоффа — Рихтера (см.: [Генкель, 1954]) соответствующей концентрации. Эластичность выражается временем центрифугирования (в мин), при 1,5—2 тыс. об/мин, необходимого для того, чтобы оторвать цитоплазму от стенок. При этом можно отмечать время начала обрыва и его конца, когда почти у всех клеток цитоплазма оказывается оторванной от стенок.

Мезофиты характеризуются несколько большей эластичностью цитоплазмы, чем галофиты, но значительно более низкой, чем ксерофиты. Культурные растения дают всегда менее высокие цифры эластичности цитоплазмы, чем ксерофиты, но более значительные, чем суккуленты. Эластические свойства цитоплазмы не остаются постоянными, а меняются на протяжении онтогенеза растения. Ниже приводятся данные по эластичности протоплазмы в зависимости от фазы развития культурных растений (время центрифугирования, необходимое для отрыва цитоплазмы от стенок клетки, мин):

Фаза развития	Подсолнечник 'Ждановский 8281'	Пшеница 'Лютесценс 62'	Картофель 'Лорх'
Вегетация	10	10	12
Цветение	6	5	7

Эластичность цитоплазмы возрастает непрерывно от всходов до образования репродуктивных органов. Во время образования генеративных органов эластичность цитоплазмы в листьях значительно уменьшается. Определяя эластичность цитоплазмы, мы вскрываем одну из причин, обуславливающих способность растения переносить обезвоживание.

Метод крахмальной пробы. Н. М. Сисакианом [1940] было установлено, что во время засухи у засухоустойчивых растений синтетические процессы преобладают над гидролитическими в отличие от незасухоустойчивых, где имеется обратная зависимость. Он доказал это положение, пользуясь методом вакуум-инfiltrации, малопригодным для полевых определений и не позволяющим производить массовые определения.

Поэтому для определения направления обмена веществ в полевых условиях было предложено [Генкель, 1952] использовать крахмальную пробу. Определение сводится к следующему. В поле не раньше 11—12 ч дня, когда в листьях накопилось уже достаточное количество крахмала, срывают листья определенного яруса и подвергают их завяданию не на солнце, а в тени в течение 2—3 ч. Затем, обесцвечивая лист спиртом, производят пробу на крахмал, действуя раствором иода в иодистом калии.

Результаты выражаются по следующей шкале: крахмала нет; очень мало; мало; много; очень много. Проведенные по этому методу определения показали, что получаются очень четкие результаты при исследовании проса, подсолнечника, картофеля и менее отчетливые — на пшенице, у которой образуется мало крахмала.

Ниже приведены данные, полученные при использовании крахмальной пробы на листьях подсолнечника и картофеля после завядания:

Вариант	Подсолнечник 'Ждановский 8281', листья 8-го яруса	Картофель 'Лорх', листья 7-го яруса
Контрольные	Нет	Мало
Закаленные к засухе	Много	Очень много

Как видно из этих данных, закаленные растения обнаруживают значительно большее содержание крахмала после перенесенного завядания, чем контрольные растения.

Таким образом, метод крахмальной пробы дает нам биохимическую характеристику засухоустойчивости. Определение содержания крахмала следует производить на разных фазах развития растений.

Все приведенные выше методы дают представление только о способности растения выносить перегрев и обезвоживание на различных этапах своего онтогенеза. Однако, помимо этих признаков, 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.

К прямым лабораторным методам, несомненно, относится метод Левитта [Levit et al., 1960] по повреждениям проростков от действия засухи и близкий к нему метод Вильямса [Williams et al., 1967]. Кафедрой биофизики МГУ предложен метод определения жароустойчивости по биолюминоисценции. При температурном повреждении растения начинается свечение [Гасанов и др., 1963; Тарусов, 1966]. В. Б. Шахбазов с сотр. [1963] диагностируют жароустойчивость по сохранению процента всхожести и энергии прорастания семян после их прогревания.

Н. Д. Пронина [1963] и А. С. Артемова [1967] показали высокую засухоустойчивость нового сорта пшеницы Восток, что было подтверждено в вегетационных опытах. После перенесенных суровая и почвенной засухи этот сорт оказался более урожайным даже при сравнении с такими жароустойчивыми сортами, как Саратовская 29 и Лютесценс 62. В дальнейшем Н. Д. Пронина [1971] установила для сорта Восток более высокий порог коагуляции белков цитоплазмы, ее вязкости и эластичности по сравнению с сортом Саратовская 29. Н. Д. Пронина [1978] показала высокую засухоустойчивость пырейно-пшеничных гибридов № 1239, 144, 149, 188, 851. Авторами исследовано более двадцати сортов пшенично-пырейных гибридов. Необходимо, однако, обсудить вопрос о перспективах диагностики жаро- и засухоустойчивости растений, основанной на использовании листьев по фазам развития, или диагностике по одной фазе, а именно на прорастающих семенах. Преимущество первого способа заключается в том, что здесь учитываются изменения в устойчивости в процессе онтогенеза, которые особенно меняются в критическом периоде. В этом случае мы характеризуем устойчивость на том или ином отрезке онтогенеза. Диагностика с использованием семян, хотя и не дает кривой изменений устойчивости в онтогенезе, обладает все же значительным преимуществом по сравнению с первым типом диагностики, так как в этом случае мы имеем дело с целым растением, а не с его отдельными органами. В этом смысле

мы и считаем, что использование семян, зерновок и семян для диагностики имеет очень большие перспективы для применения в селекционных целях. В этом направлении нами предложен метод диагностики жаро- и засухоустойчивости по гидролизу статолитного крахмала. В основу предлагаемого прямого лабораторного метода диагностики жаро- и засухоустойчивости положен гидролиз статолитного крахмала под влиянием перегрева и обезвоживания в клетках корневого чехлика [Генкель и др., 1970]. Как известно, статолитный крахмал, всегда находящийся в клетках корневого чехлика, обычно не расходуется растением даже в условиях голодания. Однако, как выяснилось, он исчезает в клетках при их обезвоживании и прогревании. Причем на ряде сортов пшеницы установлена зависимость скорости гидролиза крахмала от устойчивости растений к потере воды и к действию высокой температуры. Чем выше жаро- и засухоустойчивость растений, тем с меньшей скоростью он гидролизует.

На основании этого в качестве теста жаро- и засухоустойчивости растений принята скорость гидролиза крахмала в клетках корневого чехлика проростков.

Оценка количества крахмала проводится микроскопически по пятибалльной шкале и рассчитывается в баллах или в процентах к контролю.

Испытание сортов на засухоустойчивость по этому методу проводится на слегка проросших семенах или зерновках, что позволяет диагностировать их в любое время года. Метод проверен на ряде сортов пшеницы, ячменя, овса, проса и кукурузы. В опыт берутся двухдневные проростки пшеницы, овса, ячменя и проса и трехдневные кукурузы. Проращивание зерновок проводится в темной камере при 25°. Длина корней у проростков не должна превышать 1–1,5 мм.

Для определения жароустойчивости проростки прогреваются в воде в течение одного часа при определенной температуре. Для каждой культуры подобрана наиболее подходящая для гидролиза крахмала температура: для пшеницы — 37°, для овса — 36°, для ячменя и проса — 37–38°, для кукурузы — 39°.

Устойчивость растений к потере воды определяется путем обезвоживания их над растворами хлористого натрия определенной концентрации (7,7% — для пшеницы, ячменя и овса; 4,6% — для проса, 15,9% — для кукурузы). Проростки раскладываются на большие часовые стекла, которые на определенное время (на 18 ч — пшеница и просо; на 24 ч — ячмень и овес, на 48 ч — кукуруза) помещаются в эксикаторы над определенным раствором хлористого натрия. Опыт проводится в темноте при 20°.

Как показали эксперименты, не следует применять более высокие температуры и большие экспозиции при прогревании, может произойти быстрое разрушение ферментной системы в

клетках неустойчивых сортов, что проявится в отсутствии гидролиза крахмала в корнях. Аналогичная картина может наблюдаться и при быстром обезвоживании корней (например, над серной кислотой).

Следовательно, необходимо проверять жизнеспособность клеток корня как после обезвоживания, так и после прогревания. Для этого корни окрашиваются в растворе нейтрального красного (в концентрации 1:10 000) в течение 2 мин, а затем помещаются в 1 М раствор сахарозы. Наличие плазмолиза в клетках указывает на их жизнеспособность.

После прогревания одной партии и обезвоживания другой партии проростков у них скальпелем отрезается кончик главного корня (2—3 мм), причем у корня кукурузы сначала делается продольный разрез по середине корня, а затем уже отрезается кончик и при помещении на предметное стекло его ориентируют срезом к покровному стеклу.

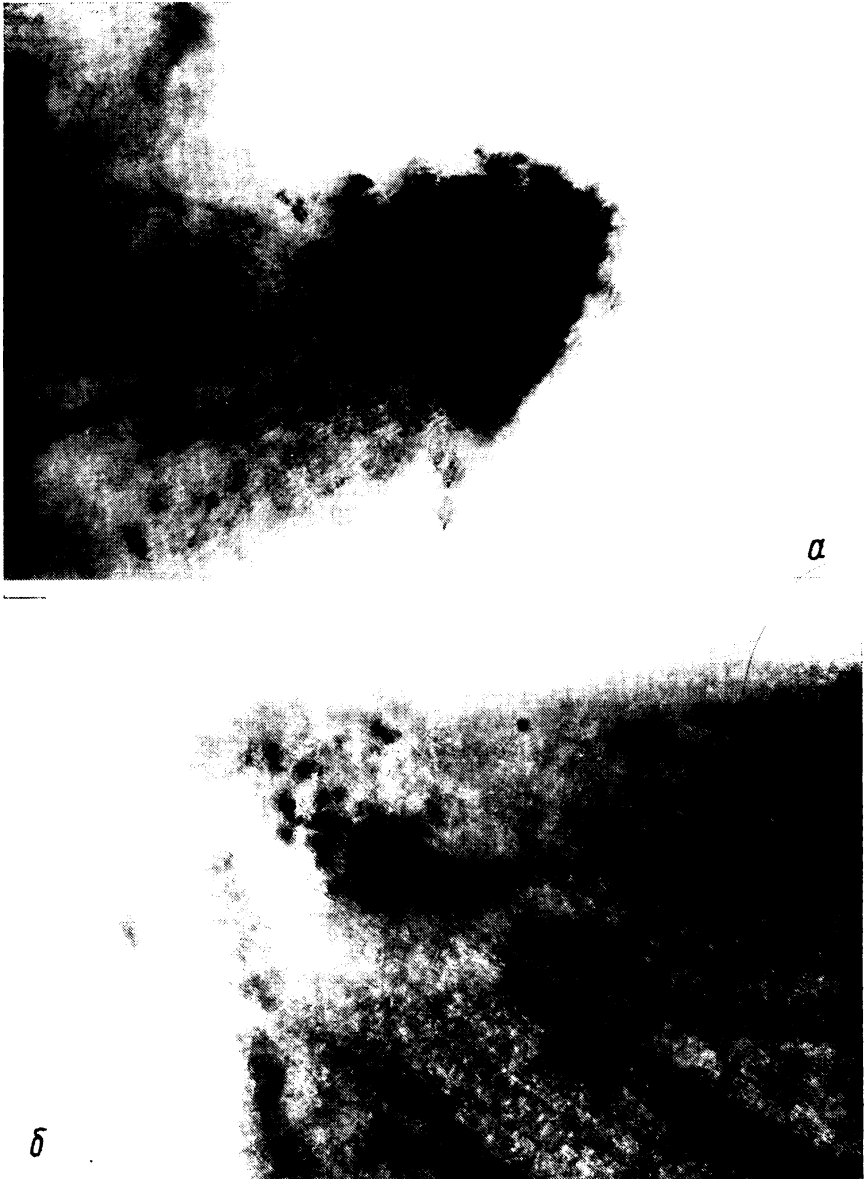
Отрезанные корни в течение 30 с красятся раствором Люголя (1%-ный раствор йода в 2%-ном растворе йодистого калия). После этого корни просматриваются под микроскопом и делается глазомерная оценка содержания крахмала в клетках.

Содержание крахмала выражается в баллах. Высший балл (5) ставится при максимальном количестве крахмала в клетках; низший балл (0) — при полном отсутствии крахмала. На рис. 27 показан гидролиз статолитного крахмала в кончиках корня фасоли до и после прогревания.

При разработке метода подбирались сорта растений с заведомо известной засухоустойчивостью и сравнивалась интенсивность гидролиза крахмала в клетках корневого чехлика с устойчивостью растений к обезвоживанию и перегреву.

Метод проверен на 15 сортах яровой пшеницы. В табл. 26 приведены результаты по гидролизу крахмала в клетках корневого чехлика пшениц после 18-часового обезвоживания над 7,7%-ным раствором хлористого натрия. Из данных табл. 25 следует, что все сорта по интенсивности гидролиза крахмала в клетках корневого чехлика при обезвоживании разделяются на четыре группы: высокозасухоустойчивые (у которых гидролизовалось до 30% крахмала), засухоустойчивые (от 30 до 40%), средnezасухоустойчивые (от 40 до 50%) и незасухоустойчивые (у которых гидролизовалось от 50 до 60% крахмала и выше).

Аналогичная картина наблюдалась в опытах по действию высоких температур на проростки пшеницы. Полученные в результате исследования данные приведены в табл. 27. Из этих данных видно различие по гидролизу крахмала в клетках корней проростков исследованных сортов яровой пшеницы. У неустойчивых сортов (Полтавка, Лютеценс 758, Диамант и Белорусская 15) наблюдался значительный гидролиз крахмала (почти до 80%). В корневых чехликах высокожароустойчивых сортов (Эритроспер-



Р и с. 27. Гидролиз статолитного крахмала в кончиках корня у фасоли сорта 'Харьковская' при действии высокой температуры

a — контроль, *b* — прогревание

мум 841, Альбидум 43 и Красная звезда) гидролиз крахмала в этих же условиях был ниже. Из сопоставления табл. 26 и 27 видно, что воздействие повышенной температурой приводит к более сильному гидролизу крахмала, чем обезвоживание у тех же сортов.

Кроме того, можно отметить, что у некоторых сортов наблюдается различная реакция на обезвоживание и нагревание. Так, сорт Альбидум 43 по интенсивности гидролиза крахмала в клетках отнесен к высокожароустойчивым (см. табл. 27), но среднезасухоустойчивым (см. табл. 26).

Еще раньше было показано [Генкель, 1956], что сорт Альбидум 43 на первых этапах своего развития проявляет себя как более жароустойчивый, но менее засухоустойчивый сорт, а на более поздних этапах развития адаптируется к недостатку воды. На основании этого можно было ожидать, что у сорта Альбидум 43 имеются потенциальные возможности для адаптации к обезвоживанию, которые проявляются в засушливых условиях. Для выявления этих потенциальных возможностей сортов пшениц их зерновки предпосевно закаливали к засухе [Генкель, 1946, 1956],

Таблица 26. Гидролиз крахмала в клетках корневого чехлика у проростков пшеницы после 18-часового обезвоживания на 7,7%-ным раствором хлористого натрия (среднее из 140-220 определений)

Сорт	Содержание крахмала, балл		Гидролизовано	
	Контроль	Опыт	Балл	% к контролю
Высокозасухоустойчивые				
Красная звезда	3,4	2,6	0,8	23
Саратовская 29	3,2	2,4	0,8	25
Мильтурум 553	3,6	2,6	1,0	28
Безенчукская 98	3,5	2,5	1,0	28
Засухоустойчивые				
Эритроспермум 841	3,4	2,3	1,0	32
Саратовская 210	3,0	2,0	1,0	33
Скала	3,3	2,0	1,3	39
Среднезасухоустойчивые				
Казахстанская 126	3,5	2,0	1,5	42
Акмолинка 5	3,4	1,9	1,5	47
Альбидум 43	3,8	2,0	1,8	47
Харьковская 46	3,2	1,7	1,5	47
Незасухоустойчивые				
Диамант	3,5	1,5	2,0	57
Лютесценс 758	3,1	1,1	2,0	65

после чего была определена их засухоустойчивость. После закаливания зерновок пшениц к засухе сорта Эритроспермум 841, Акмолинка 5, Альбидум 43, Скала и Казахстанская 126 показали себя как высокозасухоустойчивые. Повысилась также засухоустойчивость сортов Харьковская 46 и Полтавка.

Таким образом, предположение о проявлении потенциальных возможностей более высокой засухоустойчивости сортов при закаливании к засухе вполне подтвердилось.

Вышеизложенные данные показывают, что в тех случаях, когда сорт обнаруживает высокую способность переносить обезвоживание и одновременно дает низкие показатели по перегреву или, наоборот, высокую способность переносить перегрев и неустойчивость к обезвоживанию, то его не следует браковать, не убедившись в его адаптивной способности путем предпосевного закаливания против засухи.

Таблица 27. Гидролиз крахмала в клетках корневого чехлика у пшеницы после воздействия высокой температуры (1 ч при 37°, среднее из 80–100 определений)

Сорт	Содержание крахмала, балл		Гидролизовано	
	Контроль	Опыт	Балл	% к контролю
Высокожароустойчивые				
Эритроспермум 841	3,3	2,2	1,1	33
Альбидум 43	3,5	2,2	1,3	37
Красная звезда	3,2	1,9	1,3	40
Жароустойчивые				
Саратовская 29	3,4	1,8	1,6	47
Мильтурум 553	3,6	1,9	1,7	47
Акмолинка 5	4,0	2,0	2,0	50
Скала	3,3	1,6	1,7	51
Среднежароустойчивые				
Саратовская 210	3,1	1,3	1,8	58
Казахстанская 126	3,4	1,4	2,0	60
Безенчукская 98	3,3	1,2	2,1	64
Харьковская 46	3,8	1,4	2,4	63
Нежароустойчивые				
Полтавка	4,0	1,4	2,7	66
Лютесценс 758	3,5	1,2	2,3	66
Двамайт	3,7	1,2	2,5	66
Белорусская 15	3,8	0,8	2,8	78

Метод проверен также на 15 сортах ячменя. Наибольший гидролиз крахмала наблюдался в клетках корневого чехлика незасухоустойчивых сортов Южный, Донецкий 650, Местный К-9029, Юбилейный, и Омский 13 709. У засухоустойчивых сортов гибрид Омский 13 709×Комбайнер, Дейтон, Нутанс 187, Казанский 6/4 и Краснодарский в этих же условиях гидролизировалось от 20 до 30% крахмала.

Данные по жароустойчивости ячменя свидетельствуют, что при действии высокой температуры на проростки скорость гидролиза в клетках корневого чехлика зависит от устойчивости растений. Наибольший гидролиз наблюдался у нежароустойчивых сортов ячменя Казанский 6/4 и Омский 13 709. Незначительный гидролиз крахмала в этих же условиях наблюдался у жароустойчивых сортов Южный, Целинный 5, Местный К-9029 и гибрида Омский 13 909×Комбайнер. Последний сорт по степени гидролиза крахмала отнесен к высокожароустойчивым и высокозасухоустойчивым сортам.

Сходные результаты получены и в опытах с другими культурами. Проверка метода на 10 сортах кукурузы показала, что меньший гидролиз крахмала наблюдался в клетках корневых чехликов высокозасухоустойчивых и высокожароустойчивых сортов.

Метод проверен также и на 13 сортах проса. У незасухоустойчивых и нежароустойчивых сортов проса наблюдался значительный гидролиз крахмала в клетках корневых чехликов. Таковы гибриды Веселоподолянские К-8983 и К-8984, гибрид ВНИС 29 и сорта Омские 9 и 5. Наоборот, у высокозасухоустойчивых сортов наблюдался незначительный гидролиз крахмала, например у сортов Саратовское 853, Волжское 3 и гибрида.

Подводя итоги результатов всех опытов, можно сказать, что характеристика изученных сортов по степени гидролиза крахмала совпадает с агрономической характеристикой, полученной селекционерами и растениеводами на основании многолетних полевых наблюдений.

Предполагаемый прямой лабораторный метод может быть рекомендован для сравнительного диагностирования новых сортов, полученных при селекционной работе, по степени их засухо- и жароустойчивости. Метод очень прост, не требует сложного оборудования и дает возможность быстро оценивать большой набор сортов на засухо- и жароустойчивость. Он дает возможность селекционерам испытывать как новые созданные сорта, так и кандидатов в сорта и новые гибридные формы. Все производственные характеристики сортов, полученные в длительных полевых опытах, касаются только способности переносить обезвоживание, т. е. одной из сторон засухоустойчивости растений. Вторая сторона вопроса — способность переносить перегрев — всегда оставалась в значительной мере неизвестной.

Разработанный метод позволяет устанавливать устойчивость растений как к обезвоживанию, так и к перегреву, охватывает более полно весь комплекс засухоустойчивости растений.

Капоте и Казаль [Capote, Casal, 1978] изучили засухоустойчивость четырех форм многолетнего пастбищного злака *Cenchrus ciliaris* методом гидролиза статолитного крахмала. Они отмечают, что метод может быть с успехом применен для кормовых растений.

Следует подчеркнуть, что использование ранее разработанного в лаборатории метода предпосевного закаливания растений против засухи выявляет потенциальные адаптационные способности растений. Совершенно очевидно, что последний метод следует применять только в случае (это уже отмечалось выше), если у изучаемого сорта при наличии высокой жароустойчивости наблюдается низкая способность выносить обезвоживание или наоборот. Таким образом, исключается вероятность браковки по этому признаку ценного для селекции материала.

Весь экспериментальный материал был математически обработан¹. По всем культурам и сортам растений определялось минимальное число повторностей (N), необходимое для достоверного заключения о степени жаро- и засухоустойчивости.

Расчеты величины N проводились по формуле

$$N = \frac{U_p^2 \left(\frac{S}{\bar{x}} \cdot 100 \right)^2}{E^2},$$

где N — минимальное число повторностей опыта; p — вероятность достоверности; U_p — аргумент нормального распределения, причем $U_{95} = 1,96$, $U_{99} = 2,58$; E — величина относительной точности; \bar{x} — среднеарифметическое всех определений; S — стандартное отклонение, которое находится по следующей формуле:

$$S = \pm \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}{n - 1}},$$

где x_i — величина каждого определения; n — число повторностей опыта.

Число минимальных повторностей для каждой исследуемой культуры при вероятности достоверности $p = 95\%$ и относительной точности опыта $N = 10\%$ вычисляли по следующей формуле:

$$N = \left(\frac{1,96}{10} \right)^2 \left(\frac{S}{\bar{x}} \cdot 100 \right)^2.$$

¹ При подготовке этого раздела консультировал сотрудник лаборатории физиологии засухоустойчивости доктор философских наук Ю. А. Урманцев.

Следует отметить, что неустойчивые в отношении недостатка воды и высокой температуры сорта растений часто характеризовались большими величинами *N*. Так, для сортов кукурузы ВИР 42, Inbred WM13R, Inbred G176-2, для сортов овса Надежного и Хибины 2, проса сорта Омского 9, гибридов Веселоподолянских К-8983 и К-8984 и пшениц Харьковской и Полтавки $N \approx 250$.

Для двудольных растений был разработан вариант метода [Генкель, Шеламова, 1979]. В этом случае мы обратили внимание на то, что в заложившихся несколько позднее боковых корнях наблюдалось значительное количество статолитного крахмала, что и позволило применить метод к сортам фасоли (*Phaseolus vulgaris*), огурца (*Cucumis sativa*), тыквы (*Cucurbita sepo*) и дыни (*Cucumis melo*).

Отличие от предыдущего исследования со злаками заключалось лишь в том, что мы готовили давленные препараты. Для фасоли и тыквы мы определяли содержание крахмала в боковых корнях, а для огурцов, подсолнечника и дыни — в главных. Таким образом, для некоторых двудольных растений можно пользоваться той же методикой, что и для злаков. Способность переносить обезвоживание у всех сортов фасоли несколько ниже, чем способность переносить перегрев, причем у двух сортов — Сакса и Днепропетровский — это выражено особенно резко. Наибольшую устойчивость как к обезвоживанию, так и к перегреву показал сорт Харьковская 65-90 (табл. 28). Мы не приводим данные по другим культурам, но отметим, что диагностировать устойчи-

Таблица 28. Содержание крахмала (в баллах) в клетках боковых корней фасоли после действия высокой температуры и обезвоживания

Сорт	Контроль	Опыт	Гидролиз крахмала, % к контролю
Жароустойчивость			
Харьковская белосемянная Д-45	2,6	1,4	45
Сакса	2,9	2,1	28
Харьковская 65-90	2,6	2,4	8
Харьковская 7	2,6	1,5	42
Днепропетровская	3,0	2,7	13
Засухоустойчивость			
Харьковская белосемянная Д-45	2,6	0,8	69
Сакса	2,9	1,0	63
Харьковская 65-90	2,8	1,8	35
Харьковская 7	3,0	1,7	43
Днепропетровская	3,0	1,2	60

вость к перегреву и обезвоживанию удалось и у сортов сахарной свеклы.

Считая все же, что метод учета по пяти- или четырехбалльной шкале несколько субъективен, мы пришли к выводу о том, что его следует проверить более объективным путем: по определению величины светопропускания различными клетками корня в связи с большим или меньшим содержанием крахмала. Нами наблюдалась обратная зависимость между величиной светопропускания и содержанием крахмала: чем больше его в корневом чехлике, тем меньше светопропускание. Последнее определяли с помощью фотометрической насадки ФМЭ-1, которая присоединяется к обычному световому микроскопу. Величина светопропускания откладывалась на шкале пульта управления. На препарат наводили оптический зонд определенной величины, с помощью которого и определялась площадь, занятая крахмалом. Для объективного определения зонд наводили на различные участки корневого чехлика, затем выводили из них среднее число, причем измерение каждого отдельного участка проводилось трижды, для того чтобы внести поправку на некоторую объективную нестабильность показаний прибора.

Определенная величина светопропускания затем переводилась в проценты по отношению к свободному пространству препарата (светопропускание свободного пространства всегда одно и то же) или по отношению к величине светопропускания участков корня, не содержащих крахмал (принималось за 100%).

Таким образом вычислялось процентное содержание крахмала различных сортов. Работа проводилась с несколькими сортами пшеницы. Для проведения опыта брали для сравнения заведомо засухоустойчивые, средnezасухоустойчивые и незасухоустойчивые сорта. Опыты проводили с двухдневными проростками пшеницы. Для определения жароустойчивости проростки прогревали в ультратермостате в течение 1,5 ч при температуре 37°. Засухоустой-

Таблица 29. Процентное отношение величины светопропускания клеток с крахмалом по отношению к клеткам, не содержащим крахмал

Сорт	Нагревание		Обезвоживание	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Альбидум 43	5	8	5	10
Эритроспермум 841	4	15	4	16
Безенчукская 98	4	31	4	26
Казахстанская 126	4	32	4	23
Лютеценс 758	3	19	4	34
Диамант	3	40	3	45

чивость определяли путем обезвоживания проростков в эксикаторе над 8%-ным раствором хлористого натрия в течение 14 ч.

Препарат готовили по указанной выше методике, но не в воде, а в глицерине, для того чтобы окраска не выпцветала как можно дольше. Материал обрабатывали статистически¹.

Как уже отмечалось, зависимость между величиной светопропускания и содержанием крахмала обратная. Из табл. 29 видно, что наиболее устойчивыми сортами являются Альбидум 43 и Эри-

Таблица 30. Сравнение результатов по пятибалльной шкале и по светопроницаемости

Устойчивость сорта	Нагревание	Обезвоживание	Нагревание	Обезвоживание
По пятибалльной шкале				
Засухоустойчивые	Безенчукская 98	Эритроспермум 841	Альбидум 43	Альбидум 43
	Эритроспермум 841	Альбидум 43	Эритроспермум 841	Эритроспермум 841
По величине светопропускания				
Среднезасухоустойчивые	Казахстанская 126	Казахстанская 126	Лютесценс 758	Казахстанская 126
	Альбидум 43	Безенчукская 98	Казахстанская 126 Безенчукская 98	Безенчукская 98
Неустойчивые	Диамант	Лютесценс 758	Диамант	Лютесценс 758
	Лютесценс 758	Диамант	—	Диамант

Таблица 31. Процентное отношение величины светопропускания в опыте по отношению к контролю

Сорт	Нагревание		Обезвоживание	
	Контроль	Опыт	Контроль	Опыт
Альбидум 43	100	143	100	200
Эритроспермум 841	100	367	100	367
Безенчукская 98	100	756	100	660
Казахстанская 126	100	671	100	385
Лютесценс 758	100	800	100	667
Диамант	100	900	100	1000

¹ Выражаем глубокую благодарность кандидату биологических наук Н. А. Приступе за помощь при ознакомлении с методом фотометрии.

троспермум 841, а наименее — сорт Диамант, что соответствует диагностике, сделанной П. А. Генкелем, К. А. Бадановой и В. В. Левиной [1970].

Как видно из приведенного материала, полученные результаты по оценке метода гидролиза статолитного крахмала являются вполне достоверными и могут быть использованы селекционерами, так как более объективные фотометрические данные подтверждают наши прежние опыты. Мы не рекомендуем фотометрический вариант оценки содержания крахмала как рабочий из-за его некоторой громоздкости. Однако, как более объективная оценка самого метода, он нам кажется важным.

В табл. 30 и 31 сравниваются оценки жаро- и засухоустойчивости растений, полученные обычным и фотометрическим методами, а в табл. 32, 33 дана их статистическая обработка.

Предложенные нами методы по диагностике жаро- и засухоустойчивости пырейно-пшеничных гибридов были успешно

Таблица 32. Статистическая обработка данных (нагревание при t 37°, время 1,5 ч)

Сорт	Контроль			Опыт		
	\bar{x}	$S\bar{x}$	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	\bar{x}	$S\bar{x}$	$\bar{x} \pm S\bar{x}$
Альбидум 43	7	0,49	7±0,49	10	1,42	10±1,42
Эритроспермум 841	6	0,60	6±0,60	22	1,84	22±1,84
Безенчукская 98	5	0,60	5±0,60	45	1,66	45±1,66
Казахстанская 126	7	0,74	7±0,74	46	2,59	46±2,59
Лютеспенс 758	5	0,45	5±0,45	40	2,42	40±2,42
Диамант	6	0,55	6±0,55	54	2,69	54±2,69

Таблица 33. Обезвоживание над 8%-ным раствором NaCl (14 ч)

Сорт	Контроль			Опыт		
	\bar{x}	$S\bar{x}$	$\bar{x} \pm S\bar{x}$	\bar{x}	$S\bar{x}$	$\bar{x} \pm S\bar{x}$
Альбидум 43	6	0,52	6±0,52	12	1,19	12±1,19
Эритроспермум 841	6	0,60	6±0,60	22	1,70	22±1,70
Безенчукская 98	5	0,58	5±0,58	33	1,20	33±1,20
Казахстанская 126	7	0,74	7±0,74	27	1,38	27±1,38
Лютеспенс 758	6	0,48	6±0,48	40	2,42	40±2,42
Диамант	5	0,56	5±0,56	50	3,03	50±3,03

Примечание. \bar{x} — среднее арифметическое; $S\bar{x}$ — средняя квадратичная ошибка; величина $\bar{x} \pm S\bar{x}$ показывает достоверность полученных данных.



Р и с. 28. Растения пшеницы 'Саратовская 29' (3,4) и пшенично-пырейного гибрида 'Восток' (23, 25) после двукратной атмосферной засухи

использованы в работах А. С. Артемовой и Н. Д. Прониной [1967], Н. Д. Прониной [1963, 1971, 1972]. На рис. 28 проведено сравнение засухоустойчивости пшеницы 'Саратовская 29' и пырейно-пшеничного гибрида 'Восток'.

Оценивая возможность применения метода гидролиза статолитного крахмала для определения жаро- и засухоустойчивости растений, можно отметить, что он дает селекционерам возможность оценивать как жаро-, так и засухоустойчивость. Отметим, что в современной селекции особенно недооценивается жароустойчивость. Между тем диагностика жароустойчивости очень важна в связи со все расширяющимися площадями орошаемых земель. В условиях орошения поливные растения проявляют повышен-

ную чувствительность к температурному фактору в связи с некоторой их мезофитизацией. В связи с этим обстоятельством перед современной селекцией встает вопрос о создании для условий орошения неполегающих и жароустойчивых сортов. В этом деле основательную помощь могут оказать методы диагностики не только на обезвоживание, но и на перегрев (жароустойчивость).

ВЫВОДЫ

В связи со сложным действием засухи (обезвоживание и перегрев) диагностировать растения необходимо одновременно на жаро- и засухоустойчивость.

Косвенные методы определения засухоустойчивости, основанные на корреляционных связях, не дают настоящей характеристики засухоустойчивости.

Прямые методы полевого испытания и методы засушника должны сопровождаться дополнительным исследованием на жароустойчивость (метод Мацкова и коагуляция белков протоплазмы), а также использованием сравнительного метода завядания.

Прямые лабораторные методы дают правильную картину жаро- и засухоустойчивости, но для определенной фазы развития. Более полную характеристику жаро- и засухоустойчивости можно получить, определяя ее по фазам развития в онтогенезе. В качестве методов изучения устойчивости к обезвоживанию можно рекомендовать эксикаторный метод, для определения синтетической способности — методы крахмальной и белковой пробы, сосящая сила семян определяется на растворах осмотически активных веществ; для определения жароустойчивости используется метод Мацкова и коагуляции белков протоплазмы, а для определения синтетической способности — метод крахмальной и белковой пробы.

Помимо прямых лабораторных методов, можно рекомендовать и лабораторно-аналитические методы, которые дают представление о некоторых причинах жаро- и засухоустойчивости растений (к ним относятся методы определения содержания воды, водного дефицита, водоудерживающей способности, эластичности и вязкости цитоплазмы).

Определение жаро- и засухоустойчивости по фазам имеет и некоторый недостаток, а именно: диагностируется не целое растение, а его части (листья). В этом отношении имеет преимущество диагностика по молодому целому растению (проросшие семена, семянки, зерновки).

Предложен метод определения жаро- и засухоустойчивости по гидролизу статолитного крахмала в корневом чехлике. Способ был проверен более объективным методом фотометрии. Эти определения показали совпадение обоих способов и дают возможность применения первого из них для диагностики жаро- и засухоустойчивости.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ ПОРОД

В период вегетации. Водный режим и засухоустойчивость древесных и кустарниковых пород несколько своеобразны, так как среди древесных растений есть представители разнообразных экологических групп растений: мезофиты, ксерофиты и галофиты (род *Tamarix*), а также случаи гигрофитизма, к которым относится *Taxodium distichum*. Это растение при слишком высоком содержании воды в почвогрунте образует дыхательные корни-пневматофоры. Многие растения, образующие аэренхиму, например некоторые виды рода ив (*Salix*), хорошо выносят затопление.

А. Г. Генкель [1906] наблюдал отрицательное действие затопления на ель и другие породы. Оно очень резко сказалось на росте. У ели (*Picea obovata*) сильно уменьшилось число годовичных колец. Если до момента затопления каждый годовичный слой древесины состоял из 16—18 клеток, то с момента затопления — из 6, затем из 5 и даже 3 клеток. У лиственных пород разница не была столь резкой.

Водный режим и засухоустойчивость древесных и плодовых пород изучали многие исследователи [Иванов, 1946; Гусейнов, 1952; Крафтс и др., 1951; Крамер, Козловский, 1963; Козловский, 1969; Проценко, 1958; Кушниренко, 1962, 1967, 1975; Соловьева, 1967; Генкель, Окнина, 1964; Ахматов, 1967; и др.]. Наличие таких исследований, как перечисленные выше, позволяет нам остановиться лишь на отдельных вопросах водного режима и жаро-, и засухоустойчивости древесных растений: на адаптации растений против засухи, физиологических причинах жаро- и засухоустойчивости, их диагностики и повышения.

Заслуживает внимания и изучение возрастных особенностей водообмена у плодовых пород, проведенное М. Д. Кушниренко [1962, 1967]. Выяснилось, что верхняя часть кроны является более засухоустойчивой, так как она испытывает некоторый недостаток в водоснабжении и приобретает большую закалку. Окулировка из нижней части верхней зоны кроны давала наилучшие результаты при прививках. Растение, выращенное из этой части кроны, оказалось наиболее засухоустойчивым и урожайным.

Среди дикорастущих деревьев и кустарников, а также и культурных плодовых растений существует ряд групп, различающихся как по своему водному режиму, так и по своей жаро- и засухоустойчивости. У плодовых растений дело осложняется еще и тем,

что в основном культивируются привитые растения и оба компонента в природных зонах должны быть засухоустойчивы. И. В. Мичурин [1948] рекомендовал отбирать подвои с глубоко идущей корневой системой.

Большое значение устойчивости корневых систем придавал Ал. А. Рихтер [1935]. У инжира и миндаля имеется мощная корневая система, которая почти не повреждается от почвенной засухи, и растение быстро возобновляет рост после нее.

Альбертсен и Уивер [Albertsen, Weaver, 1945] установили, что растения, корневая система которых глубоко проникает в почву, меньше повреждаются от засухи. Эту точку зрения поддерживал и Оппенгеймер [Oppenheimer, 1951]. Деревья и кустарники пустыни Каракум имеют глубоко идущую (до влажных горизонтов) корневую систему [Васильев, 1931].

Ю. Л. Цельникер [1960] отметила у дуба и клена наличие вертикальной части корневой системы, позволяющей этим породам снабжать себя водой при пересыхании поверхностных слоев почвы.

Л. Н. Згуровская, Ю. Л. Цельникер [1955], Л. Н. Згуровская [1958] установили, что при действии засухи в течение недели часть корней дуба начинала переходить в состояние покоя, а после 5–8-недельной засухи происходил переход меристематических зон сосущих и ростовых корней в состояние глубокого покоя с обособлением протоплазмы в их клетках. Хейуорд и Лонг [Hayward, Long, 1942] обнаружили быструю дифференцировку при недостатке воды у апельсина сорта Валенсия. По И. А. Муромцеву [1962, 1969], субернизация экзодермы и эндодермы первичных корней является защитной реакцией в период почвенной засухи и действия высоких температур.

На примере яблони А. И. Канивец [1968] отметил, что в благоприятных условиях корни располагаются под штамбом и кроной дерева, а при плохих условиях водного режима или минерального питания уходят далеко за пределы кроны.

По данным Ю. М. Гущина [1941], рост корневых систем яблони, груши, абрикоса и персика в условиях Украины под влиянием засухи приостанавливается. Для яблони в засушливый период лета такое же явление обнаружил и В. А. Колесников [1969]. Г. Н. Еремеев [1960, 1968] отмечает, что при подборе засухоустойчивых подвоев необходимо учитывать способность корней восстанавливать свою поглощающую часть после почвенной засухи. По его мнению, существует обратная зависимость между устойчивостью листьев и корней к засухе. Чем меньше приспособлены листья переносить завядание, тем более устойчива корневая система. Одно из приспособительных свойств растений против засухи — это опадение листьев [Васильев, 1931; Рихтер, 1933; Цельникер, 1960; и др.].

Ю. З. Кулагин [1960] отметил, что листья березы, произрастающей на Южном Урале повреждаются в период засухи от перегрева, что приводит к их пожелтению и опадению. Он констатировал использование запасов воды из ствола.

А. И. Ахромейко [1950] изучал сосну в Бузулукском бору. Он обнаружил, что наименьшая засухоустойчивость сосны в густых посадках 20—25-летнего возраста связана с несоответствием корневых систем и крон деревьев. Корневая система сосны в этом возрасте занимает почти все свободное пространство почвы и не в состоянии обеспечить рост кроны, что и вызывает массовое засыхание сосны.

Л. С. Полонская [1954] на основании изучения корневых систем у 12 видов древесно-кустарниковых пород при очень глубоком залегании грунтовых вод (30—40 м) выявила два типа растений: 1) со стержневым корнем (карагач мелколистный, дуб черешчатый, лох узколистный, айлант, гледичия, гребенщик, аморфа) и 2) с горизонтальным (акация белая, абрикос, шелковица белая, ясени пенсильванский, акация желтая). К. А. Ахматов [1976] всесторонне изучил около 20 видов древесно-кустарниковых пород в условиях Киргизии и отметил характер распределения корневой системы, причем в специальном питомнике были проведены наблюдения за развитием корневой системы. Автор отмечает, что породы, лабильно поддерживающие соразмерность подземных и наземных органов, являются наиболее приспособленными к перенесению неблагоприятных условий окружающей среды. Кроме того, он изучил водный режим, жароустойчивость, а также элементы углеводного и азотного обмена. П. И. Крамер и Т. Т. Козловский [1963], Т. Т. Козловский [1969] установили, что сбрасывание листьев при засухе характерно для некоторых пустынных видов. Миндаль и каштан теряют свои листья при начинающейся почвенной засухе. Л. А. Филиппов и В. К. Смыков [1960] предлагают вести диагностику на засухоустойчивость плодовых растений по опадению листьев. Однако опадение может происходить не только от засухи, но и при физиологических заболеваниях древесных пород [Иванов, 1961]. Последнее обстоятельство очень ограничивает применение этого метода для диагностики засухоустойчивости.

По мнению Оппенгеймера [Oppenheimer, 1932, 1951], на засухоустойчивость древесных пород влияет и интенсивность транспирации. Для инжира и миндаля он отметил, что их устойчивость к засухе связана с интенсивностью транспирации. В то же время у них не наблюдается больших водных дефицитов в связи с характером их корневой системы. При нарастании водного дефицита листья у миндаля свертываются. И. В. Гулидова и Е. А. Афанасьева [1957] при изучении интенсивности транспирации у целого ряда древесных и кустарниковых пород, а именно у дуба черешчатого, ясеня пушистого, ясеня обыкновенного, береста,

клена остролистного и татарского, жимолости, обнаружили следующие закономерности. Основным фактором, определяющим интенсивность транспирации, является содержание воды в почве. Видовые отличия выявляются отчетливо при наличии легко- и средnedоступной воды в почве и высоких температур воздуха. В первую часть вегетации, когда в почве еще много воды, растения транспирируют интенсивно, а во вторую, когда в почве остается труднодоступная вода, интенсивность транспирации подавлена.

У жароустойчивых растений закрытие устьиц снижало потерю воды листьями [Stolfelt, 1955; Романова, 1955]. Г. Н. Еремеев [1960, 1968] показал, что у лавра благородного, каменного дуба, маслины и земляничника которые мы сейчас относим к особой группе лауроксерофитов [Генкель, Абдиева, 1971] в летние месяцы наблюдается меньшая интенсивность транспирации, чем у древесных растений типа гемиксерофитов и мезофитов.

М. Д. Кушниренко [1967] считает, что изменение интенсивности транспирации следует рассматривать в сочетании с другими свойствами: глубиной корневой системы, водоудерживающей способностью листьев и рядом других признаков. Э. А. Гончарова [1965] для сортов персика показала, что адаптация к засухе связана со снижением интенсивности транспирации, достаточной оводненностью листьев, увеличением содержания прочносвязанной воды в засушливое время.

Для березы пушистой Ю. А. Терешин [1965] нашел, что ее слабая засухоустойчивость связана с высокой интенсивностью транспирации и плохой регуляцией этого процесса.

В. И. Образцова [1965] связывает особенности хода транспирации древесных растений в течение дня с приспособительными реакциями, направленными на удержание влаги для нормальной жизнедеятельности растений. Уменьшение влажности почвы и воздуха с увеличением температуры приводит к увеличению транспирации яблонь [Соловьева и др., 1962; Кушниренко, 1967; Schneider, Childers, 1941; Heinicke, Childers, 1939], а также к уменьшению содержания свободной воды и увеличению связанной. Л. И. Сергеев, К. А. Сергеева и Е. Ю. Филиппова [1968] обнаружили высокую водоудерживающую способность листьев у засухоустойчивых сортов абрикоса. М. Д. Кушниренко [1967; Кушниренко и др., 1970] установила, что у засухоустойчивых плодовых растений в процессе завядания происходит увеличение водоудерживающих сил, а также возрастает степень упорядоченности ферментативных превращений углеводов, белков и соединений фосфора. Засухоустойчивые растения более стабильны, и у них происходят меньшие изменения веществ, обладающих высокой степенью гидрофильности. Н. А. Кенесарина [1960] связывает засухоустойчивость древесных и кустарниковых пород с боль-

шим содержанием связанной воды и их бóльшей водоудерживающей способностью.

Паркер [Parker, 1952] не нашел соответствия между водоудерживающими способностями мезофитной веймутовой сосны и более ксерофильной черной сосны. Очевидно, другие свойства черной сосны обусловили ее большую засухоустойчивость. М. Д. Кушниренко [1975] большое внимание уделила изучению структуры воды, а также ее состояния в биологических системах. Она разбирает водообмен плодовых растений в связи с их возрастными изменениями в период вегетации, а также в зимний период.

Снижение фотосинтеза у яблони при снижении влажности почвы наблюдали также Альмедингер с соавт. [Almedinger et al., 1943]. Т. Т. Козловский [1969] сравнивал интенсивность фотосинтеза у сосны ладанной (*Pinus laeda*) и белого дуба (*Quercus alba*) и отметил, что интенсивность фотосинтеза падала задолго до достижения коэффициента завязания. У дуба автор наблюдал даже увеличение интенсивности фотосинтеза, что он связывает с улучшением аэрации при иссушении почвы. Может быть, автор встретился с феноменом Бриллиант? Об этом же говорят и данные Негеси и Сатоо [Negesi, Sato, 1954]. Они сначала наблюдали повышение фотосинтеза у сосны густоцветной, а затем снижение его.

Вальтер [Walter, 1963] отметил, что снижение влажности воздуха снижало интенсивность фотосинтеза у ели, кедра, лиственницы в различной степени. Снижение фотосинтеза на 25% у яблонь при влажности почвы 40% от полной влагоемкости по сравнению с нормальной влагообеспеченностью, а также при высоких температурах обнаружил Т. В. Шишкану [1973]. Содержание хлорофилла при 40%-ной влажности почвы сначала возрастало, а затем падало на 25–30%. По данным М. А. Соловьевой [1967], интенсивность фотосинтеза яблони Ренет Семиренко при снижении влажности почвы с 70 до 40% почти не изменилась, но сильно уменьшилась при влажности 34,5%. М. А. Соловьева [1967] показала, что при недостаточном увлажнении увеличивается содержание хлорофиллов *a* и *b*, а также каротина и ксантофилла, что она связывает с нарушением синтеза белков. М. Д. Кушниренко с сотр. [1967] установила сходную закономерность у персика, яблони и груши. Авторы считают подобную реакцию приспособительной к недостаточному увлажнению. В связи с упорядочением водного режима растений Т. Н. Медведева [1969] отмечает большую стабильность и связь хлорофилла с белками пластид засухоустойчивых сортов плодовых растений. Завядание, по ее данным, приводит к уменьшению лабильно связанного хлорофилла *a* в большей степени, чем хлорофилла *b*. У засухоустойчивых сортов персика, груши и яблони эти изменения менее значительны. Электронно-микроскопические данные, полученные Медведевой, свидетельствуют о том, что структура

хлоропластов у засухоустойчивых сортов плодовых растений более стабильна, чем у незасухоустойчивых. Так, у хлоропластов яблони Ренет Семиренко и груши Киффер наблюдается слабо выраженное разбухание краевых дисков гран, дезорганизация межгранных мембран — «вакуолизованные глобулы».

По данным М. Д. Кушниренко [1975], белковые вещества стромы хлоропластов оказывают влияние на состояние воды и тем самым способствуют стабилизации их водного режима и нормальному течению фотосинтеза. Она отметила роль качественного состава белков для водоудерживающей силы листьев. Белки более устойчивых к засухе растений отличаются большей гетерогенностью и способностью к конформационным изменениям. Цитоплазматические, а также легкорастворимые белки хлоропластов характеризуются большим числом зон при разделении их в полиакриламидном геле (ПАГ), чем трудноизвлекаемые. Гетерогенность цитоплазматических и легкоизвлекаемых белков хлоропластов у засухоустойчивых растений выше, чем у неустойчивых. Первым свойственно также появление дополнительных белковых компонентов в ПАГ после воздействия засухи. Засуха оказывает неблагоприятное влияние на интенсивность и регуляцию обмена веществ, в частности на процесс дыхания. По данным Мотеса [Mothes, 1931], у сосны (*Pinus silvestris*, *Rhododendron*) и плюща (*Hedera*) потеря воды мало сказалась на дыхании и только при сильном водном дефиците дыхание уменьшилось. То же отметила и Е. Е. Юрина [1957] у растений дуба, клена, ясеня и акации. Брикс [Brick, 1962] нашел более сложную закономерность у сосны ладанной: при увеличении водного дефицита интенсивность дыхания медленно снижалась, затем увеличивалась и потом снова падала. По данным М. Д. Кушниренко [1970], сильная засуха резко снижала дыхание у листьев яблони. По данным Н. А. Хлебниковой [1934], дыхание листьев яблони, винограда, абрикоса в условиях орошения увеличивается в 2 раза. Аналогичную закономерность наблюдал Г. В. Лебедев [1961].

В отношении влияния засухи на углеводный обмен можно отметить следующее. А. К. Носов [1950] установил, что при прекращении полива яблони в Средней Азии происходит накопление в листьях моноз и сахарозы, причем засухоустойчивые сорта содержали больше сахарозы. Накопление сахарозы он считает одним из факторов засухоустойчивости.

М. Д. Кушниренко [1967] отмечает, что одной из особенностей засухоустойчивого сорта яблонь Ренет Семиренко и Вагнера Призовое является высокое содержание растворимых сахаров, которые одновременно с большим содержанием белкового азота определяют высокую водоудерживающую силу клеток.

С. М. Иванов [1961] обнаружил в листьях яблони на 20-й день после прекращения полива увеличение синтеза сахарозы и уменьшение содержания крахмала.

По данным Е. И. Дворецкой [1951], длительная засуха приводит к снижению содержания сахаров в листьях древесных растений. А. А. Соловьева [1967] у яблонь Ренет Семиренко и Боровинка на неорошаемом участке наблюдала снижение сахаров и крахмала в их листьях по сравнению с растениями на орошаемом участке.

Б. З. Гусейнов [1952] нашел, что у неполивных растений увеличивается содержание моносахаров и уменьшается количество сахарозы и полисахаридов. Засуха влияет на ферментативную систему древесных растений. По данным М. Д. Кушниренко с сотр. [1970], обезвоживание изменяет активность ферментов дыхания. Е. З. Сеньчук [1955] показала, что активность каталазы у яблони выше у неорошаемого варианта.

Недостаточное и неравномерное увлажнение значительно увеличивает интенсивность полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы в листьях яблони Ренет Семиренко [Соловьева, 1967].

Повышение дыхания и увеличение активности некоторых ферментов, а также временное увеличение фотосинтеза говорят о двухфазности процесса дыхания [Жолкевич, 1968], а также и фотосинтеза (феномен Бриллиант), что является проявлением защитно-приспособительных реакций древесных растений на комплекс засухи. Нарушение интенсивности дыхания, фотосинтеза и других проявлений метаболизма неблагоприятно сказывается на содержании органических веществ и приводит к падению продуктивности древесных растений. Одно из самых серьезных нарушений, вызываемых засухой,— это нарушение белкового обмена древесных и плодовых растений.

Б. З. Гусейнов [1952] отметил, что с наступлением засушливого периода содержание белкового и общего азота у древесных растений п-ова Апшерон падает и наблюдается увеличение содержания аминокислот, причем распад белка у растений неполивного варианта идет быстрее. По данным М. А. Соловьевой [1967], при недостаточном увлажнении в коре и древесине плодовых растений наблюдается накопление небелкового азота и увеличение содержания неорганического фосфора. По данным Чена, Кесслера и Моноселиза [Chen et al., 1964], в листьях и корнях лимона сначала возможен слабый синтез белка, а при усиливающемся водном дефиците наблюдаются сильный гидролиз белков и изменения в содержании свободных аминокислот.

М. Д. Кушниренко с сотр. [1970] не обнаружили у листьев персика, яблони и груши при завядании в течение 4 ч изменений в содержании общего азота, но отметили заметное снижение содержания белкового азота, причем в большей степени у засухоустойчивых видов и сортов по сравнению с засухоустойчивыми. Представляют большой интерес установленные ими факты увеличения количества воднорастворимых белков под влиянием засухи и уменьшения содержания неэкстрагированных белков

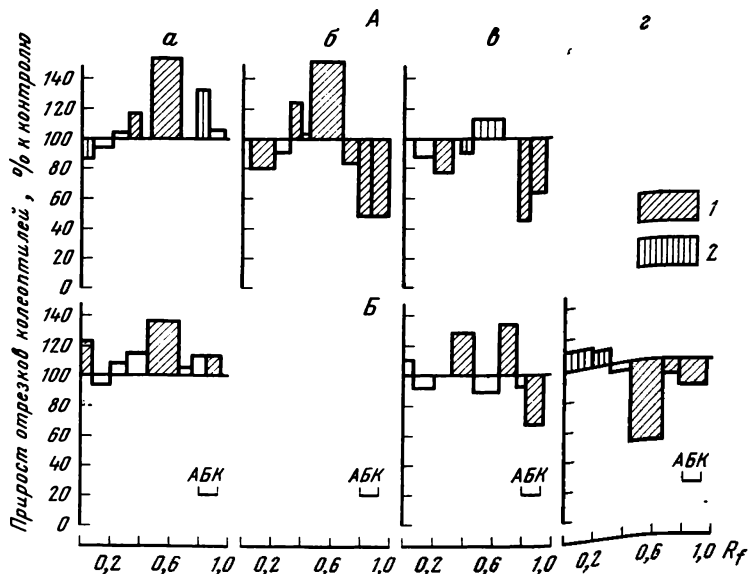


Рис. 29. Действие кратковременной засухи на содержание ауксинов и ингибиторов роста в листьях абрикоса

А — незакаленные растения; Б — закаленные; а — полив; б — потеря воды листьями — 0,9%, в — 6,7%, г — 13,8%; 1 — разница с контролем достоверна при 1%-ном уровне значимости; 2 — при 5%-ном.

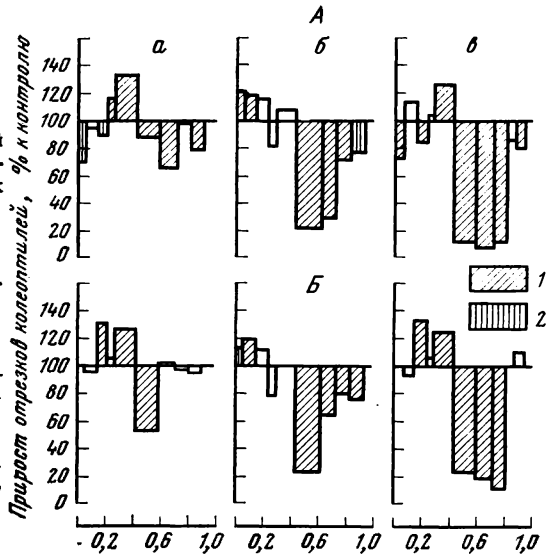
Метчик АБК для уксусной кислоты соответствует R_f 0,8—0,9

стромы. Как и у травянистых растений, засуха вызывает гидролиз белков у древесных и кустарниковых пород.

Кесслер [Kessler, 1961] отметил, что у яблони при водном дефиците активность РНКазы сначала уменьшалась, а затем сильно увеличивалась. М. Д. Кушниренко с сотр. [1970] показала, что при завядании снижается содержание фосфора нуклеопротеидов у яблони и груши. Али-Заде [1959] обнаружил с помощью цитохимических методов значительно большее содержание РНК в точках роста растений чая поливного варианта по сравнению с неполивым. Действие нарастающей засухи на изменение природных регуляторов роста прослежено Т. Н. Пустовойтовой [1975] на двухмесячных сеянцах абрикоса сорта Супхони, выращенных при оптимальном поливе. Засуху создавали прекращением полива. На начальных этапах завядания при потере листьями до 0,9% воды (расчет на сырой вес ткани) незаасухоустойчивые (контрольные) растения накапливали значительное содержание абсцизовой кислоты, уровень ауксинов в их листьях снижался (рис. 29). Нарастание обезвоживания листьев при засухе (потеря воды 6,7%) сопровождалось последующим снижением

Р и с. 30. Действие длительной засухи на содержание ауксинов и ингибиторов в листьях абрикоса

А — контрольные растения;
 Б — закаленные;
 а — полив 65% от полной влагоемкости почвы;
 б — 30%;
 в — 25%;
 1 — разница с контролем достоверна при 1%-ном уровне значимости;
 2 — при 5%-ном.
 Метчик АБК для 15%-ной уксусной кислоты соответствует R_f 0,8—0,9



ауксинов и накоплением абсцизовой кислоты. На засухоустойчивых закаленных растениях абрикоса особенно четко прослеживалось меньшее влияние усиливающегося действия засухи на изменение баланса регуляторов роста. Засухоустойчивые растения отличались более высоким уровнем содержания ауксинов и меньшим абсцизовой кислоты. Только углубление засухи (потеря листьями 13,8% воды) привело к ощутимому увеличению абсцизовой кислоты в их листьях.

Подтверждением полученных результатов явилось то, что при длительной почвенной засухе реакция растений на эти стрессовые факторы оказалась сходной. Опыты были поставлены также на двухмесячных растениях абрикоса Супхони, которые 48 дней выдерживались на различных уровнях полива. Оптимальные условия создавали содержанием воды до 65% от полной влагоемкости почвы, засуху — 30 и 25% от полной влагоемкости почвы. Сильная и длительная почвенная засуха привела к накоплению в листьях растений абсцизовой кислоты (рис. 30). Засухоустойчивые закаленные растения содержали ее в несколько меньшем количестве в обоих вариантах. Следует указать, что количество ауксинов в этих растениях оставалось большее, чем в контрольных. Полученные данные позволили прийти к заключению, что засухоустойчивые растения мезофитов способны поддерживать нормальную или близкую к нормальной регуляцию процессов роста при некотором водном дефиците, что способствует развитию и защитно-приспособительных реакций, свойственных растениям в фазе адаптации к засухе [Пустовойтова, 1975, 1978].

А. А. Силина [1955] изучила жароустойчивость у 21 вида древесных пород. Самой высокой жароустойчивостью обладал дуб черешчатый, который повреждался лишь при температуре 59°. В. И. Образцова [1960] в степной зоне Украины также изучала жароустойчивость древесных пород. Она отметила, что жароустойчивость древесных пород проявляется в двух случаях: 1) при достаточно высоких величинах основных свойств коллоидной системы (связанная вода, гидрофильность коллоидов, вязкость цитоплазмы, порог коагуляции белков); 2) при значительном проявлении отдельного свойства и относительно небольшом проявлении всех остальных свойств.

Паркер [Parker, 1972] приводит очень большой материал по физиологии устойчивости растений. К сожалению, автор не различает отдельных эколого-физиологических групп организмов. В связи с этим у него приводятся примеры, которые фактически не поддаются сравнению, например пойкилоксерофитное растение, способное переходить в криптобиоз (анабиоз) при обезвоживании, может сопоставляться с сосной или с любым растением гомеогидровой природы. Таким образом, сравниваются растения, не имеющие адаптационного синдрома Селье, с растениями, в природе которых лежит регуляция водного режима. Паркер почти идентифицирует различные виды устойчивости (морозоустойчивость с засухо- и жароустойчивостью). К положительным результатам следует отнести заключения о роли белков в процессах устойчивости.

Один из центральных вопросов в физиологии культурных растений — их продуктивность. В литературе сложилось представление, что существует два типа продуктивности — агрономическая и биологическая. Мы считаем, что противоречия здесь практически не наблюдается. Один из основных биологических законов — это стремление организмов сохранить жизнеспособность и процветание своего вида. Отсюда забота о потомстве и его защита у животных и максимально возможная продуктивность растений. У многих растений таким вспомогательным средством является вегетативное размножение. Когда человек стремится увеличить продуктивность своего поля, то здесь обе тенденции — биологическая реакция растений и агрономическая практика человека — полностью совпадают. Очень часто они совпадают, когда, например, лен и другие прядильные растения возделываются на волокно, так как наибольший выход волокна дают наиболее полноценные, лучше развитые растения, вегетативное развитие которых коррелирует с генеративным. У многолетних растений, например плодовых, дело обстоит несколько сложнее. У алычи и сливы [Еремин, Кошелев, 1971] есть сорта, которые при засухе дают очень слабый урожай, так как вода оттягивается от образующихся плодов к вегетативным органам. Особь сохраняется, жертвуя потомством в данном году. Для плодоводства эта реак-

ция тоже в какой-то мере полезна, так как она делает эти деревья долговечнее и в более благоприятный год у них отмечается высокая продуктивность. Другие сорта, не обладающие наличием подобного механизма, все же приносят урожай, хотя и сильно пониженный. Первый тип сохраняет индивид, который будет способствовать сохранению вида в будущем. Второй тип сохраняет потомство, нанося некоторый ущерб индивиду. Очевидно, в агрономических целях лучше иметь сорта и того и другого типа. Конечно, сохранение урожая на уровне посеянных семян агрономически нецелесообразно, но с биологической стороны для растения это явление имеет глубокий биологический смысл.

С нашей точки зрения, противопоставлять биологическую и агрономическую продуктивности нецелесообразно. Зная биологическую реакцию растений и сортов к неблагоприятным условиям, селекционеры и плодоводы должны использовать их наиболее рационально.

Методы диагностики засухоустойчивости древесных растений. М. Д. Кушниренко и Г. П. Курчатова [1976, 1979] предложили для плодовых культур метод оценки засухоустойчивости по электрическому сопротивлению тканей. Метод заключается в том, что сорт плодовых растений, теряющий воду в период засухи (завядания), характеризуется меньшей величиной электрического сопротивления тканей листьев (ЭСТЛ). В процессе завядания растений водоудерживающая способность увеличивается в большей степени у неустойчивых к засухе сортов, чем у устойчивых. Следовательно, засухоустойчивые сорта отличаются более низкими величинами электрического сопротивления тканей. Для определения величины ЭСТЛ листья срезаются и в течение 2—3 ч подсушиваются. Чем больше повышение ЭСТЛ, тем менее устойчиво растение. Определение производится прибором, описанным авторами. Некоторым недостатком метода является возможность диагностирования только процесса обезвоживания. Второй компонент засухоустойчивости — жаростойкость — остается вне сферы внимания исследователя, а определение жароустойчивости очень важно, особенно для условий орошения.

Помимо вышеописанного метода М. Д. Кушниренко и Г. П. Курчатовой [1976, 1979], для древесных растений оказались вполне пригодными и методы, разработанные для травянистых растений: методы крахмальной пробы, эксикаторный и коагуляции белков [Генкель, 1956], которые в очень простой форме дают возможность установить синтетическую активность растения во время или после перенесенной засухи. Их успешно применяла к плодовым растениям М. Д. Кушниренко [1967], а в нашей лаборатории — Т. Н. Пустовойтова [1971].

Определение содержания крахмала как метод для определения синтетической способности листьев К. А. Ахматов [1976] использовал в несколько ином направлении. Он определял содер-

жание крахмала в разные сроки онтогенеза растений. Мы рекомендовали подвергнуть растения завяданию, а затем наблюдать убыль крахмала. Естественно, что, изменив применение метода, он не получил данных по синтетической способности листьев во время засухи, а получил их только в засушливое время и только у видов со значительным его содержанием. Все же К. А. Ахматов считает содержание крахмала очень важным признаком засухоустойчивости растений.

Таким образом, многие методы, разработанные на других эколого-физиологических группах растений, могут быть применены к диагностике древесных растений.

М. Д. Кушниренко [1975] предлагает для сравнительной оценки плодовых два метода: 1) лабораторно-полевой и 2) лабораторный метод завядания. Первый метод включает: а) изучение характера изменений водного режима растений в период засухи; б) изучение регуляции водообмена в течение суток. Изменения водного режима в период засухи изучаются несколькими способами (оводненность тканей, относительный тургор, определяемый измененным методом Уизерли [Weatherly, 1950], водный дефицит, водоудерживающая способность, сосущая сила клеток). По существу, это целый комплекс методов изучения водного режима во время засухи. Изучение суточного водообмена привело к представлению о неодинаковой регуляции водообмена. Определение регуляции растений проводилось методами, описанными выше, водоудерживающая способность определялась по методу Н. А. Гусева [1962].

М. Д. Кушниренко правильно считает, что по одному признаку нельзя судить о засухоустойчивости, ее надо изучать комплексом методов.

Метод предпосевного закаливания применительно к плодовым культурам. Метод предпосевного закаливания к засухе впервые был применен к многолетним растениям сотрудницей нашей лаборатории Т. Н. Пустовойтовой [1971]. Трудности в разработке его применительно к многолетним плодовым растениям были связаны с тем, что семена этой группы растений для своего прорастания требуют холодной стратификации. К началу разработки варианта метода были известны весьма противоречивые данные относительно подсушивания семян в период стратификации и после нее и было неизвестно, способны ли растения, выросшие из обработанных семян, повышать засухоустойчивость. Ф. В. Шатилов, Н. И. Федорова [1959] утверждали, что недостаточное оводнение семян в период стратификации ведет к наступлению вторичного покоя или гибели семян. Но в работах Гарман и Бартон [Garman, Barton, 1946] и в более поздних исследованиях Гризебаха и Фиша [Grisebach, Vith, 1957] сообщалось, что подсушивание семян некоторых видов после стратификации не оказывает влияние на всхожесть.

Метод предпосевного закаливания к засухе был испытан на семенах различных сортов алычи, сливы, черешни, вишни, абрикоса и персика. Семена этих растений подвергались стратификации по общепринятой методике [Окнина, 1953]. Когда косточка семян трескалась и ее створки «раскрывались», появлялся зародышевый корешок длиной до 0,3 см, семена отмывали от песка, снимали воду фильтровальной бумагой и раскладывали тонким слоем под навесом. Закаливание проводили в широком интервале температур от 15 до 25°. Семена закаливали двумя способами. Первый режим закаливания: семена подсушивали до потери в весе от 5 до 38% в зависимости от вида растений. Длительность обезвоживания от 3 до 30 ч. После чего семена намачивали и в течение 2 сут выдерживали в холодильнике или на снегу при температуре 2—0°, чтобы предотвратить наступление вторичного покоя, а также загнивания семян. Затем семена высевались в питомник. Второй режим закаливания: семена абрикоса в период наклеивания подсушивали до воздушно-сухого состояния. Содержание воды в семенах было 3—8%, что соответствовало ее содержанию в сухих семенах. Время закаливания 50—60 ч. Затем семена замачивали в течение 2 сут при комнатной температуре и высевали.

Выращивание сеянцев из закаленных семян в полевых условиях показало, что наилучшими режимами закаливания для алычи было подсушивание семян до 5 до 10% потери в весе, для сливы — до 10 и 25, для персика — до 30%, абрикоса — до воздушно-сухого состояния. Однако повторное обезвоживание семян в почве может снизить выживаемость закаленных проростков растений.

Прослежены стартовые изменения в метаболизме семян. Отмечено, что в период закаливания меристематические ткани зародыша семени теряли в 1,5—2 раза больше воды, чем семядоли, в особенности на первых этапах обезвоживания [Пустовойтова, 1973]. С помощью цитохимических методов показано, что обезвоживание семян плодовых растений при закаливании сопровождается изменением в состоянии нуклеиновых кислот [Окнина, Пустовойтова, 1964]. Подсушивание семян сливы до 16—19% потери в весе, абрикоса — до 12, персика — до 23,2% способствовало накоплению РНК в цитоплазме клеток точки роста корня, почки и прокамбия. Об изменении хроматина ядра свидетельствует окрашивание их реактивом Шиффа в красно-фиолетовый цвет, что наблюдалось в ядрах клеток конуса нарастания почки и прокамбия.

Подсушивание семян сливы и персика увеличивало содержание свободных аминокислот в клетках зародыша. Так, закаливание семян сливы сорта Анна Шпет до 19% потери в весе повысило содержание аспарагиновой кислоты и ее амида, серина, глутаминовой кислоты, пролина, валина, фенилаланина и лизина,

в меньшей степени — аланина и метионина в меристематических тканях.

Предпосевное закаливание семян плодовых растений приводило к усилению роста сеянцев в засушливые годы, а также в годы с оптимальным увлажнением почвы. Закаленные растения при некотором водном дефиците способны сохранять нормальную регуляцию ростовых процессов, о чем свидетельствует медленный темп накопления ингибиторов роста фенольной природы и абсцизовой кислоты в листьях закаленных растений абрикоса. Эти растения способны сохранить ауксиноподобные вещества в листьях с наступлением засухи в отличие от контрольных растений [Генкель, Пустовойтова, 1968; Пустовойтова, 1971, 1975].

Предпосевное закаливание семян плодовых растений увеличивает засухоустойчивость сеянцев. Эта особенность закаленных растений была прослежена в течение девяти лет.

Закаленные сеянцы можно использовать в качестве засухоустойчивого подвоя. Растения, выращенные на таких подвоях, обладают высокой водоудерживающей способностью и жаростойкостью, а также сохраняют интенсивность роста, свойственную закаленному подвою [Генкель, Пустовойтова, 1968].

Установлена хорошая приживаемость глазков на закаленных подвоях, что, по-видимому, связано с усиленной жизнедеятельностью меристематических клеток тканей сеянца [Пустовойтова, 1974].

Влияние засухи на полиплоидные растения. Т. Н. Пустовойтова и Н. А. Бородина [1981] показали действие обезвоживания и суховея на динамику приспособительных реакций тетраплоидных растений чилиги (*Sagana arborescens*), отличающихся различным анатомо-морфологическим строением. Обнаружено, что в условиях почвенной засухи тетраплоидные растения способны увеличивать водоудерживающую способность листьев, причем это свойство в большей мере присуще мелколистным формам. Аутотетраплоиды характеризуются большим содержанием воды в листьях при засухе. Увеличение жаростойкости наблюдалось только в самом начале действия суховея и было непродолжительным. Одновременное действие почвенной и атмосферной засух не привело к активизации адаптационных реакций этих растений к перегреву. Существенным в изучении приспособительных реакций к засухе является выяснение нарушений в сбалансированном взаимодействии фитогормонов и ингибиторов. У мелколистных тетраплоидных растений было установлено меньшее снижение содержания абсцизовой кислоты и увеличение уровня гиббереллинов в листьях. Крупнолистные полиплоидные растения существенно увеличивали содержание абсцизовой кислоты и снижали количество гиббереллинов (табл. 34).

Результаты, полученные в совместных исследованиях Т. Н. Пустовойтовой, Г. В. Еремина, Э. Г. Рассветаевой на нескольких

сортах тетраплоидных растений алычи, показали возрастание водоудерживающей способности листьев этих растений.

Тетраплоидные растения алычи отличаются повышенной оводненностью листьев, которая сохраняется у них в сильную и среднюю засухи. Восстановление оводненности листьев у полиплоидных растений после сильной засухи происходит более интенсивно. В условиях средней и сильной засухи интенсивность транспирации аутотетраплоидов снижается в меньшей степени, чем диплоидных семянцев.

Таким образом, удвоение генома способствует усилению адаптационных реакций растений, что делает их более устойчивыми, особенно к почвенной засухе.

Водный режим и жароустойчивость древесных растений в зимний период. В зимний период общими из основных моментов, связанных с перезимовкой, являются снижение содержания воды у древесно-кустарниковых пород, а также зимняя транспирация растений. Мы [Генкель, Окнина, 1964] придаем очень большое значение зимней потере воды растениями. Несомненно, сильная потеря воды зимой у растений происходит в период второй фазы закалывания, когда протоплазма клеток растений, находящихся в покое, сильно обезвоживается и, кроме того, происходит перераспределение воды (значительное количество воды находится в виде льда в межклетниках).

В зимнее время, по данным Н. А. Максимова [1908], дыхание деревьев составляет от 1/200 до 1/400 летнего дыхания. В это время они находятся в состоянии покоя. Для того чтобы достигнуть состояния покоя, растения [Туманов, 1940, 1979] должны пройти процесс закалывания, который состоит из двух фаз: 1) первая фаза закалывания, проходящая при низких положительных температурах, под влиянием которых происходит на-

Таблица 34. Действие девятидневной почвенной засухи на содержание фитогормонов на листьях полиплоидных растений желтой акации (в мкг/экв АБК и ГК₃ на 1 кг сухой массы [Шустовойтова, Бородиня, 1981])

Вариант	Полив от полной влагоемкости почвы, %	Абсцизовая кислота	Гиббереллин
Диплоиды	70	106,6±7,7	90,7±10,7
Полиплоиды			
Крупнолистные	70	116,0±3,4	180,8±33,4
Мелколистные	70	591,7±27,4	26,3±2,7
Диплоиды	25	174,2±16,0	11,6±1,3
Полиплоиды			
Крупнолистные	25	1688,0±72,0	42,9±7,3
Мелколистные	25	422,4±11,4	56,1±6,9

копление растворимых углеводов, крахмала и жиров; 2) вторая фаза закаливания, проходящая при небольших отрицательных температурах. Третьим этапом, по нашему мнению, является процесс обособления протоплазмы, после которого растения переходят уже в глубокий покой [Генкель, Окнина, 1964]. Во время глубокого покоя у древесных и кустарниковых пород наблюдается образование липоидных слоев на поверхности протоплазмы, повышается вязкость протоплазмы. Плазмолизируя клетку в это время и разрезая ее, можно легко выделять целые протопласты из разрезанных клеток. Мы [Генкель, Пронина, 1963] наблюдали такую картину у чешуй обыкновенного лука, а О. А. Ситникова [1968] — у веток бузины. Глубокий покой в связи с процессом обособления протоплазмы имеет большое значение для морозоустойчивости растений, так как при этом кристаллы льда, образующиеся в межклетниках, механически не повреждают плазму. Некоторые физиологические особенности растения, развитые во время первой и второй фаз закаливания приводят к образованию и других свойств, повышающих устойчивость растения к низким температурам [Туманов, 1979].

Э. С. Злобина [1975] методом теплых ванн подтвердила наше представление о наличии трех фаз покоя у почек многих древесных пород и кустарников. Период, в течение которого теплые ванны не выводили почки из состояния покоя, является органическим, из глубокого покоя растения хорошо выводились с помощью ванн, а в вынужденном покое у контроля (без ванн) распускание почек шло одновременно с обогретыми растениями.

Образование липоидных слоев на поверхности протопласта у древесных пород имеет очень большое значение для водного режима растений. Липоидный слой снижает испарение воды с поверхности клеток и этим препятствует слишком сильному обезвоживанию цитоплазмы. Задерживает поступление воды из наружной среды и предохраняет содержимое клеток от слишком сильного набухания во время оттепелей, когда лед в межклетниках может таять. Липоидный слой обеспечивает, с нашей точки зрения [Генкель, Окнина, 1964], повышенную жароустойчивость растений в состоянии глубокого покоя. В сборнике «Физиология состояния покоя» [1968] опубликованы работы, выполненные в разных лабораториях, в которых были подтверждены развиваемые нами представления о процессе обособления протоплазмы у многих растений в зимний период. Мы [Генкель и др., 1968] показали, что в почках смородины в состоянии покоя при растворении оболочек клетки фильтраголом (вытяжка из плесневого гриба) плазмодесмы между клетками отсутствуют, а в период вегетации они вполне отчетливо обнаруживаются. В наших первых работах, установивших обособление протоплазмы у растений в глубоком покое, мы доказывали ее наличие морфологически. В дальнейшем мы убедились, что у растений в покоящемся со-

стоянии гораздо легче можно обнаружить обособление протоплазмы физиологически путем плазмолиза, который в это время сразу же принимает выпуклую форму. Кроме того, при плазмолизе не наблюдается образования нитей Хехта. У ряда плодовых растений, находящихся в состоянии глубокого покоя, вещества очень слабо проникают в клетку. Наступление колпачкового плазмолиза в роданистых солях длится 10–15 мин, а у вегетирующих клеток — 1–2 мин. Подведя итоги, мы можем отметить большое значение процесса обособления протоплазмы у древесных растений. Во-первых, это снижение опасности от образующихся в межклетниках кристаллов льда, а во-вторых, снижение потери воды в зимний период, когда поступление ее из корневой системы подавлено или даже совсем прекращено. Нашему убеждению о плохой проницаемости протоплазмы растений для воды в это время противоречат работы Б. Б. Вартапетяна, К. А. Бадановой [1963] и К. А. Бадановой, Б. Б. Вартапетяна [1967]. В первой работе было показано, что клетки почки *Rorulus* и луковицы *Allium* сера в состоянии глубокого покоя легко проницаемы для тяжелоокислородной воды ($H_2^{18}O$) и что заметных различий между покоящимися растениями и вегетирующими обнаружить не удалось. Такой же результат был получен и во второй работе, где брались почки липы (*Tilia cordata*), березы (*Betula verrucosa*) и клена (*Acer platanoides*). Не оспаривая полученных результатов, мы считаем, что опыты следовало бы вести при более низких положительных температурах, а не при обычной комнатной температуре. Кроме того, не исключено, что тяжелоокислородная вода может обладать большей способностью проникать в клетки, чем обычная. Вопрос этот, несомненно, нуждается в дальнейших экспериментах. Тяжелоокислородная вода при концентрациях ее выше 20% оказывает, по данным К. А. Бадановой [1956], вредное действие.

Л. И. Сергеев и К. А. Сергеева [1969] установили в годичном жизненном цикле древесных растений следующие четыре фазы: рост побегов, скрытый рост, глубокий (органический покой), вынужденный покой. Если принять, что скрытый рост и установленный нами органический покой являются тождественными, то и по этой классификации фактически имеют место три фазы покоя. Сами авторы считают органический и глубокий покой синонимами, с чем мы не согласны.

В работе В. С. Семина и В. И. Мадис [1964], выполненной при помощи радиоактивных индикаторов, отмечается наличие трех фаз: формирование почек, период органического покоя почек, период вынужденного покоя почек. Мы считаем, что формирование почек относится к этапу эмбриогенеза, а не покоя, в то время как две последующие фазы — к состоянию покоя. Очевидно, органический покой, в понимании этих авторов, по нашему мнению, состоит из двух фаз: органического и глубокого.

Различные эколого-физиологические группы растений. Коснемся некоторых общих замечаний об особенностях жаро- и засухоустойчивости древесных и кустарниковых пород, которые дали возможность объединить их в отдельные группы с близкими физиолого-морфологическими признаками. Ю. Л. Цельникер [1960] считает, что засухоустойчивость этих растений не связана с высокой способностью листьев выносить обезвоживание. Древесные растения степи по-разному приспособляются к засухе. Чилига (*Caragana arborescens*) и ясень пушистый заканчивают свои ростовые процессы до засухи, сбрасывая листья с ее наступлением. Дуб и клен остролистный экономно тратят воду и обладают устойчивым водным режимом листьев в связи с поглощением воды корневыми системами из глубоких слоев почвы. П. И. Крамер и Т. Т. Козловский [1963], обобщая данные многих исследователей, пришли к следующему разделению древесных пород на группы. К первой группе они относят растения сильно повреждающиеся, а иногда и гибнущие от засухи. Ко второй многочисленной группе относятся растения с большим запасом воды и незначительной транспирацией в связи с малой величиной отношения поверхности к объему, толстой кутикулой и небольшим числом устьиц. К третьей группе относят засухоустойчивые растения, выносящие обезвоживание: некоторые деревья и кустарники пустыни, например *Larrea tridentata*. Четвертая, самая многочисленная группа включает засухоустойчивые виды, цитоплазма которых до какой-то степени выносит обезвоживание. Эти растения обладают анатомо-морфологическими особенностями, уменьшающими потерю воды, и не достигают критического водного дефицита. Нетрудно видеть, что в этой классификации пропущены растения типа гемиксерофитов, которые имеют глубокую корневую систему, высокую интенсивность транспирации и отсутствие особых анатомо-морфологических приспособлений. Б. З. Гусейнов [1952] изучил многие виды древесных растений и кустарников в отношении их водного режима, жаро- и засухоустойчивости. Он исследовал одиннадцать видов ксерофитных древесных пород, три кустарниковых и один мезофитный вид *Salix alba* L. Б. З. Гусейнов разделил все изученные им виды по их водному режиму засухоустойчивости на три группы. К первой он отнес эльдарскую сосну, маслину и каменный дуб. Они имеют ксероморфное строение, малоинтенсивный процесс транспирации, высокую водоудерживающую способность и вязкость цитоплазмы, значительную жароустойчивость, высокое осмотическое давление, повышенную гидрофильность коллоидов своей цитоплазмы. В засушливый период не испытывают депрессии в синтезирующей способности. Они ближе всего к нашей группе эксерофитов. Растения второй группы обладают глубокой корневой системой, что позволяет им поглощать воду из более глубоких слоев почвы. Они отличаются высокой интенсив-

ностью транспирации, менее высоким осмотическим давлением по сравнению с видами первой группы, слабой водоудерживающей способностью, менее вязкой цитоплазмой, что обуславливает их меньшую жароустойчивость. Основной способ устойчивости их связан с повышенной транспирацией. Они ближе всего к гемиксерофитам. К ним относятся гледичия, белая шелковица, карагач, дикая фисташка и витекс. Виды третьей группы отличаются средней интенсивностью транспирации, обладают глубокой, но менее развитой корневой системой, жароустойчивостью и сравнительно малой устойчивостью к длительному завяданию. Многие из них густо опушены. К ним относятся лох, гранат и цезальпиния. Б. З. Гусейнов подчеркивает защитную роль волосков (у лоха), а также слизистых веществ (у граната, шелковицы) в устойчивости данных видов к засухе. Н. А. Ахматов [1976] на основании литературных данных и собственных исследований разделяет древесные растения на три группы: мезофиты, мезоксерофиты (ксерофитоиды в нашем понимании) и ксерофиты. Недостатком этой классификации является ее малая расчлененность, так как несомненно, что мезофиты и ксерофиты являются сборными группами. О том, что это действительно так, свидетельствует и расчленение Н. А. Ахматовым всех изученных им растений на три группы: 1) приспособленные к засухе; 2) среднеприспособленные к засухе и 3) недостаточно приспособленные к засухе.

М. Д. Кушниренко [1967] делит плодовые растения на три группы. К первой группе она относит растения, листья которых отличаются повышенной способностью связывать воду за счет высокомолекулярных веществ, у них наблюдаются низкая интенсивность транспирации и невысокое осмотическое давление. Листья этих растений содержат много белкового азота. К этой группе относится слива. Растения второй группы противостоят засухе за счет повышения концентрации осмотически активных веществ. В листьях этих растений много белкового азота, больше гемицеллюлозы, много сахарозы. Яблоня и груша отличаются друг от друга в отношении водного режима. Груша имеет наиболее интенсивную транспирацию, и корни ее уходят в почву глубже, чем у яблони. Груше свойственны некоторые черты группы гемиксерофитов, и ее следует культивировать там, где ближе грунтовые воды. К третьему типу относится персик, у которого высокая способность связывать воду сочетается с повышенной осмотической активностью за счет гидрофильных веществ, включающих белковый азот и гемицеллюлозу листьев. Корневая система глубоко проникает в почву. Транспирация интенсивная. Персик имеет некоторые черты сходства с эвксерофитами. По убывающей засухоустойчивости породы располагаются следующим образом: персик, слива, яблоня и груша.

Недостатком всех этих классификаций является то, что авторы берут не самые основные конституционные свойства, а некоторый набор признаков, которые неполностью отражают их способности выносить обезвоживание и перегрев и не подчеркивают комплексность свойств, обуславливающих их жаро- и засухоустойчивость. Очевидно, подлинная классификация жаро- и засухоустойчивости древесных и кустарниковых пород еще пока окончательно не сформулирована.

В заключение мы приводим собственную попытку дать предварительную классификацию различных групп древесно-кустарниковых пород. От большинства травянистых растений древесные растения отличаются большими запасами воды в своих органах и более устойчивым водным балансом. В связи с этим можно отметить несколько эколого-физиологических групп древесно-кустарниковых растений. На основании намеченных рядом авторов групп мы предлагаем очень предварительную классификацию древесно-кустарниковых пород в связи с их водным режимом и засухоустойчивостью. При выделении групп предлагаем прибавлять слово «арбо» (от латинского слова дерево — arbor).

Классификация древесных растений в отношении их водного режима и засухоустойчивости:

- 1) арбогигрофиты (*Taxodium distichum*, многие ивы, эвкалипты, некоторые тополя, ольха);
- 2) арбомезофиты (виды ели, осина, липа, конский каштан, бук, *Salix alba*, *Juglans regia*);
- 3) арбоксерофитоид (*Armeniaca vulgaris*);
- 4) арбоксерофиты:
 - а) арбоэвксерофиты (персик, сосна эльдарская);
 - б) арбогемиксерофиты (*Quercus*, груша, гледичия, *Juniperus semiglobosa*, *Morus alba* и др. Жароустойчивость высокая, корневая система мощная, направленная вниз. Возможность листопада при резком нарушении водного баланса);
 - в) арбоэмерофиллы (*Robinia pseudoacacia*, *Caragana arborescens*, *Malus sieversii*, *Crataegus altaica*, *Fouquieria splendens*);
 - г) арбоойкилоксерофиты (*Myrothamnus flabellifolia*);
 - д) арболауроксерофиты (*Olea europea*, *Magnolia*, *Arbutus*, *Laurus nobilis*).

ВЫВОДЫ

Среди древесных и кустарниковых пород имеются представители различных групп растений: а) ксерофиты, б) мезофиты и в) гигрофиты.

Группа ксерофитов также неоднородна. Она делится на а) арболауроксерофиты — вечнозеленые растения средиземноморской флоры и некоторые представители азиатской и американской флоры: плющ (*Hedera helix*), лавр (*Laurus nobilis*), олеандр

(*Nerium oleander*) и др.; б) растения типа арбогемиксерофитов—груша (*Pirus*), казуарины (*Casuarina*), дуб (*Quercus pedunculata*) и др.; в) арбоэвксерофиты — растения персика с высокой водоудерживающей способностью и с мощной корневой системой; г) арбоэфемерофиллы, сбрасывающие свою листву в период засухи (*Amygdalis bucharica*, *Fouquieria splendens*, *Caragana arborescens*, *Robinia pseudoacacia*).

Засухоустойчивые арбомезофиты способны поддерживать нормальную или почти нормальную регуляцию процессов роста при некотором водном дефиците в период адаптации к засухе.

В отличие от травянистых растений у многих древесных растений складывается более благоприятный водный режим в связи с большими запасами воды в древесине. Для некоторых из них засухоустойчивость листьев не является основным способом борьбы с засухой.

Засуха существенно изменяет баланс фитогормонов и ингибиторов роста древесных растений. Она способствует повышению уровня содержания абсцизовой кислоты и снижению ауксина. В условиях засухи образование абсцизовой кислоты происходит более медленно у закаленных растений, чем у незакаленных.

У древесных растений можно отметить два способа борьбы с засухой: 1) растения противостоят засухе, развивая высокие сочные силы благодаря ряду физиологических свойств, обуславливающих значительную засухоустойчивость, что обеспечивает получение урожая, хотя и сниженного (персик, груша); 2) вода оттягивается от репродуктивных органов к вегетативным, это сохраняет данный организм, но урожая не образуется (терн, алыча, слива). В обоих случаях имеется один и тот же биологический смысл: а) сохранение индивида и получения потомства в следующие, более благоприятные годы; б) образование потомства в данном году и сохранение вида через потомство данного года. С агрономической точки зрения лучше всего иметь оба биотипа в плодовом хозяйстве.

Тетраплоидные формы плодовых растений (алыча, *Prunus divaricata*) отличаются повышенной оводненностью листьев в период засухи. После перенесенной засухи регидратация их листьев происходит более интенсивно. Адаптационная реакция к засухе у них выражена сильнее, особенно в отношении почвенной засухи.

Диагностировать способность обезвоживания у древесных пород можно по методу М. Д. Кушниренко, Т. П. Курчатовой путем измерения электрического сопротивления ткани; жароустойчивость — методом коагуляции белков протоплазмы; синтетическую способность — методом крахмальной пробы. Кроме того, диагностику плодовых растений можно проводить комплексно по разработанным М. Д. Кушниренко схемам: 1) лабораторно-полевому методу; 2) регуляции водообмена; 3) лабораторному методу завядания. В зимнее время происходят сильные изменения при

переходе растений в состояние покоя. Интенсивность физиолого-биохимических процессов сильно снижается. По нашему мнению, состояние покоя складывается из трех фаз: 1) органического покоя, который связан с накоплением ингибиторов роста, изменением нуклеинового и белкового обмена, что и определяет нормальный рост в весеннее время; 2) глубокого покоя, который характеризуется процессом обособления протоплазмы и тесно связан с морозоустойчивостью; 3) вынужденного покоя, обусловливаемого неподходящими окружающими условиями.

Повышение засухоустойчивости происходит у древесно-кустарниковых пород также, как и у травянистых растений, т. е. под действием некоторого обезвоживания и небольшого перегрева, а кроме того, можно повысить жаро- и засухоустойчивость древесных пород путем предпосевного закаливания семян.

АГРОТЕХНИКА, ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

В растениеводстве давно известно значение рациональной агротехники для продуктивности растений, т. е. для их урожая. В то же время характер применяемой агротехники меняется как от принятой системы земледелия, так и в связи с неодинаковыми климатическими и почвенными условиями. За последние годы большое значение приобрели и физиологические методы увеличения продуктивности растений путем применения разнообразных приемов удобрения растений (внекорневая подкормка, применение микроэлементов), различные способы предпосевного влияния на семена, применение ретардантов (ССС) и ряд других мероприятий.

Нельзя не согласиться с мнением В. Ф. Альтергота [1981] о том, что с продвижением на восток в связи с растущей континентальностью климата растения попадают во все больше ухудшающиеся условия в смысле влияния засушливости, неблагоприятных температурных режимов (перегревы, весенние и осенние заморозки). В. Ф. Альтергот правильно отмечает, что внезапные наступления неблагоприятных условий затрудняют адаптацию растений к изменившимся условиям. Нечто подобное было констатировано нами в Западной Сибири (Челябинская область) еще в 1935 и 1946 гг., где мы отмечали более значительное повреждение растений при внезапном возникновении засухи, т. е. величина скачка от благоприятных условий к неблагоприятным определяла более или менее сильное повреждение растений.

По данным Ф. Д. Сказкина [1933], орошаемые культуры особенно чувствительны к действию атмосферной засухи. Н. Л. Удольская (см.: Генкель, 1946) считала, что для условий Западной Сибири особенно благоприятны биотипы пшеницы, прекращающие рост в период недостатка воды в почве, например представитель первого биотипа яровая пшеница 'Мильтурум 321' в отличие от пшеницы второго биотипа 'Цезиум 111', которая не прекращает рост в период засухи. В дальнейшем Е. Н. Нестерова [1932] отметила, что при сильной засухе в вегетационном опыте пшеница 'Мильтурум 321' также продолжает свой рост и сильно повреждается. Однако данные Н. Л. Удольской для полевых условий Западной Сибири сохраняют свою значимость в связи с более коротким периодом действия засухи. В. Ф. Альтергот [1981] предлагает замедлять рост пшеницы применением ретарданта ССС. В период, близкий к созреванию, В. Ф. Альтергот советует применять разработанный им прием сенизации

[Альтергот и др., 1972]. В период тестообразной спелости (влажность зерновки 45—50%) посев обрабатывается 20—25%-ным раствором аммиачной селитры (100 л на 1 га). Влажность зерна падает на 5—10%, созревание ускоряется на 5—7 дней. Усилить эффект можно путем добавления к раствору 0,01—0,001% 2,4 Д.

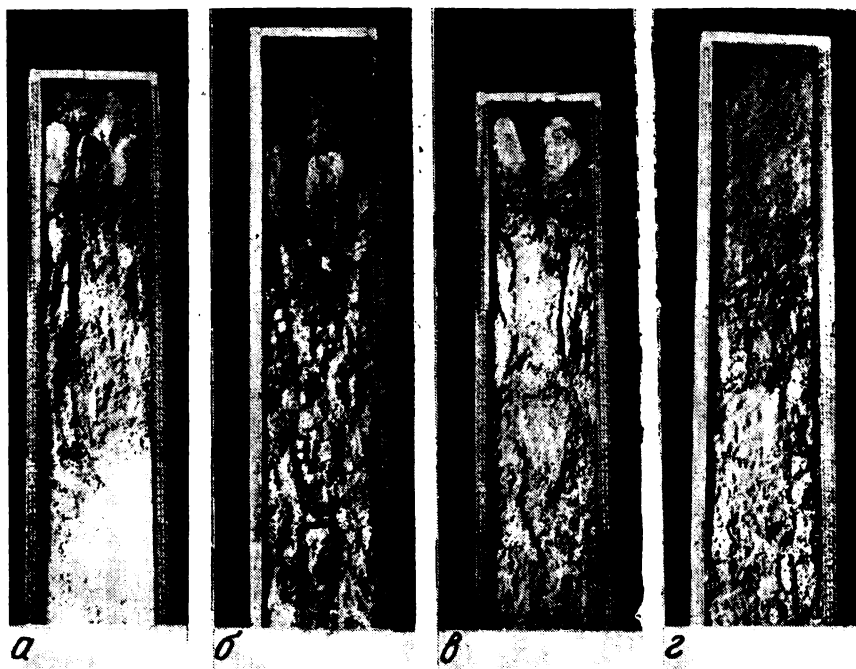
Л. А. Игнатьев [1976] разработал прием, повышающий всхожесть и энергию прорастания яровой пшеницы. Семена этой пшеницы увлажняются до 40—48%, затем подвергаются равномерно возрастающему прогреву в течение 8 ч при температуре от 20 до 50°. В одном из опытов в результате такой обработки у сорта Свенно энергия прорастания повысилась на 20%, а всхожесть на — 11%. Стимулирование роста зерновых культур в начальные периоды вегетации можно сочетать с одновременной обработкой гербицидами [Альтергот, 1963]. Добавление к раствору гербицида 2,4 Д обычной гектарной дозы минеральных удобрений (N, P, K) вызывает усиление его токсического действия на широколиственные сорняки, стимулирование и дополнительное питание злака. При этом происходит повышение урожая на 1,5—4 ц/га. Таким образом, замедляя или стимулируя рост, удается значительно повышать продуктивность растений.

В нашей работе по изучению и мелиорации солонцов, которую мы проводили в Троицком лесостепном заповеднике в Челябинской области, мы столкнулись с вопросами влияния агротехники на состояние растений в этой аридной зоне [Генкель и др., 1935].

Прежде чем начать изложение полученных нами результатов, в кратких чертах охарактеризуем взятые для целей мелиорации солонцы и чернозем, который служил своеобразным контролем, как наиболее плодородная по сравнению с солонцами почва.

Участок чернозема был расположен на небольшой гриве, которая примерно на 2 м возвышалась над плоской равниной. Образование чернозема связано с более глубоким залеганием под ним соленосных третичных пород и грунтовых вод. Третичные породы на гриве покрыты более мощным по сравнению с солонцами слоем послетретичных палево-бурых карбонатных тяжелых суглин. В условиях аридного климата степи и образовался глинисто-комковатый чернозем, типичный для Западно-Сибирской низменности. Описание морфологического строения взятых для изучения вариантов почв приведено в нашей работе [Генкель и др., 1935].

Территория опытного участка в основном покрыта различными вариантами столбчатых солонцов. Как известно, столбчатые солонцы имеют три горизонта, резко отличающиеся по своим свойствам. Поверхностный гумусовый горизонт А имеет различную мощность: от 15 до 30 см и более у глубокостолбчатых, до 15 см у среднестолбчатых и до 5 см у корково-столбчатых. Ниже его расположен горизонт В₁, имеющий характерную столбчатую

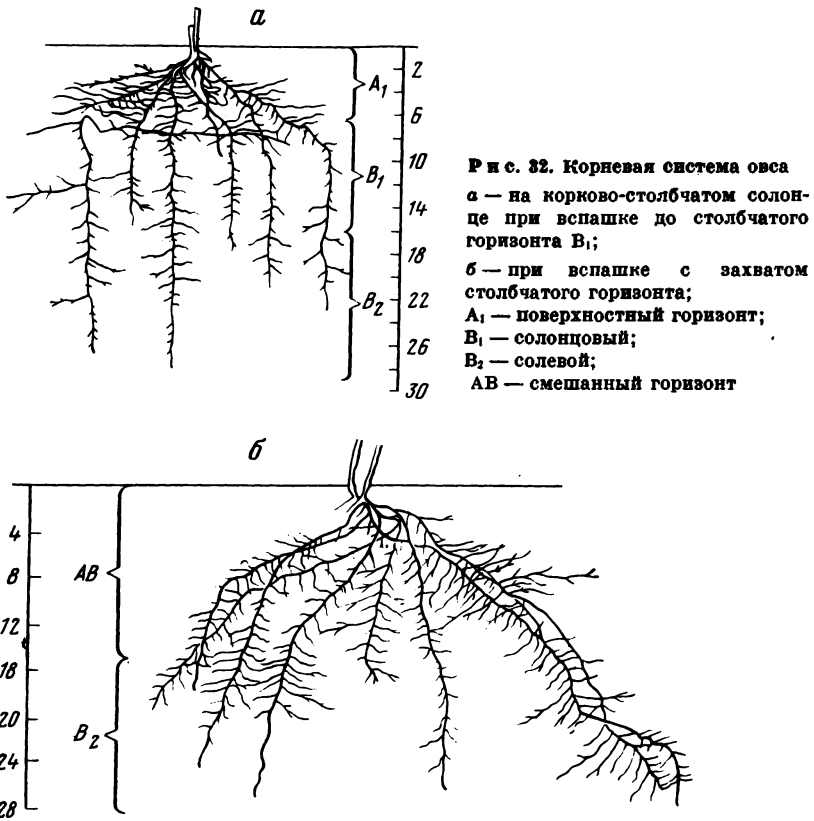


Р и с. 31. Солонцовые почвы и чернозем опытных участков Троицкого лесостепного заповедника

а — солонец среднестолбчатый; б — глубокостолбчатый; в — корково-столбчатый; г — обыкновенный глинистый чернозем

структуру. Этот солонцовый горизонт содержит значительное количество патрия в поглощающем комплексе почвы, что и обуславливает его плохие физические свойства. Корневая система растений в нем не ветвится и проходит этот слой по трещинам и старым ходам корней. Нижний горизонт солонцов B_2 называется солевым и содержит значительное количество растворенных хлористых и сернокислых солей. На рис. 31 дано изображение солонцов, взятых нами для изучения.

В вышеприведенной комплексной работе изучалось влияние мелиорации (гипсования) в неорошаемых условиях на сравнительную продуктивность яровой пшеницы и трав на черноземе и разных типах солонцов. На корково-столбчатом солонце проводилось сравнение между различными видами предложенной нами вспашки: 1) вспашка на глубину горизонта А, составляющего всего 5 см; 2) вспашка с захватом горизонта B_1 (солонцового) с последующим дискованием вывернутого горизонта B_1 (столбов). Исследование проводилось в полевых, а также в веге-



тационных опытах. Наблюдали за распределением корневой системы яровой пшеницы и овса по методу Уивера, определяли содержание воды и водный дефицит, изучали поглощенные основания, физические свойства и водно-солевой режим почв, дали микробиологическую характеристику почв. В результате было доказано благоприятное действие гипсования в условиях неорошаемого земледелия. Отмечена положительная роль предложенной нами для корково-столбчатых солонцов вспашки с захватом горизонта B_1 (солонцового) с последующим дискованием и внесением гипса. На рис. 32 представлено распределение корневой системы овса на корково-столбчатом солонце при различных способах вспашки.

Значительно позднее И. Н. Антипов-Каратаев [1954] применил в принципе тот же метод, несколько изменив его и улучшив, постепенно захватывая столбы при вспашке, углубляя ее год от года.

Интересно, что в последующие годы, как показали работы А. И. Оборина [1958, 1960], мелиорирующее действие гипса сказало еще сильнее и через 20—25 лет солонцовый горизонт, по существу, перестал существовать. Довольно подробно мы изучили микробиологическую характеристику солонцов. Пробы брались по генетическим горизонтам солонцов, причем изучался не только поверхностный гумусовый горизонт, но и весь почвенный профиль, так как, по нашему мнению, только таким образом можно микробиологически охарактеризовать почву. Пробы брались по фазам развития растений опытных делянок.

Бактериоскопический подсчет микроорганизмов проводился по измененной Ф. Н. Германовым [1933] методике бактериоскопического анализа почвы. Сущность метода заключается в том, что предварительно почва обрабатывается раствором хлористого натрия, который вытесняет из поглощающего комплекса почвы другие катионы, в результате чего происходит распад комочков почвы и адсорбированные почвой бактерии освобождаются и могут быть учтены при бактериоскопическом подсчете. При постановке подсчета мы ставили задачу охарактеризовать распределение бактерий по профилю почвы и выяснить влияние обработки на их число. Сравнение шло между обработанным участком и находившимся рядом участком целинной почвы. Учитывались кокки, палочки и условно азотобактер по его характерной форме. Сделать это позволило установленное ранее нами его наличие путем выделения на пластинках с кремнекислым гелем, а также опыты по фиксации им азота [Генкель, Захарова, 1930]. Обработка почвы на глубокостолбчатом солонце сказалась на числе бактерий не только в поверхностном горизонте почвы, но и на нижележащих горизонтах. При вспашке столбчатого горизонта на корково-столбчатом солонце в смешанном горизонте АВ происходит падение общего числа микроорганизмов, что является понятным, так как наличие натрия в поглощающем комплексе почвы ухудшает физические свойства почвы, но дает высшим растениям возможность лучшего распределения корневой системы, способствуя подаче воды из нижних горизонтов, и, очевидно, влияет положительно на минеральное питание. Мы хотели бы подчеркнуть, что на основании полученных данных можно отвергнуть непосредственную связь между числом бактерий в почве и урожайностью, на которой в то время настаивали некоторые авторы.

Процесс аммонификации идет во всех трех горизонтах солонцов. При изучении нитрификации по методу Ваксмана мы обнаружили, что в целинных солонцах она идет только в поверхностном горизонте, как это установили Е. М. Данини и В. Н. Космортов (см.: [Генкель и др., 1935]), и не идет в нижних горизонтах, так как столбчатый горизонт В₁ очень плохо аэрируется. При обработке почвы нитрификация, хотя и не очень интен-

сивная, начинается в горизонте В₁. Нитрификация в солонцах идет в поверхностном горизонте А более интенсивно, чем в черноземе. Об этом свидетельствуют более ранние опыты Е. В. Бобко, Н. П. Ощепкова и Н. М. Белкина [1928]. Они также обнаружили более интенсивную нитрификацию в столбчатом солонце по сравнению с черноземом. Процесс денитрификации мы изучали по установлению числа денитрификаторов методом Гильтнера и Штермера. Число их в целинной почве приурочено к поверхностному горизонту А, что связано с распределением нитрификаторов в этом горизонте. Обработка почвы вызывает их проникновение в нижележащие горизонты. Разложение клетчатки по методу Христенсена происходило в целинных почвах почти исключительно в поверхностном горизонте А, причем в солонцах ее распад идет значительно интенсивнее, чем в черноземе.

Азотобактер в солонцах наиболее активен и всегда присутствует в нижних горизонтах. Азотфиксация азотобактера, выделенного из солонцов, всегда выше, чем из чернозема. Наиболее активен азотобактер в гумусовых потеках по сравнению с бедными гумусом языками, лежащими на одной и той же глубине [Генкель, Захарова, 1930].

Гривс (см.: [Генкель и др., 1935]) обнаружил наличие азотфиксаторов в солончаке и установил, что по сравнению с аммонификаторами, нитрификаторами и высшими растениями они являются более стойкими к действию солей, и даже отметил стимулирующее влияние на них хлористого, сернокислого и углекислого натрия, т. е. как раз тех солей, которые присутствуют в засоленных почвах, и в частности в солонцах.

Полученные нами данные по распространению азотобактера получили в дальнейшем полное подтверждение в работе Н. Н. Сушкиной [1949], которая считает, что в засоленной почве распространена специальная форма галофильного азотобактера.

Мы установили, что в связи с природным засолением почв (образование солодей) азотобактер в них исчезает, причем только в начинающих осолодевать солонцах он еще имеется, а в настоящих солодах его нет. Аналогичные закономерности обнаружили Ф. Н. Германов [1933] и Е. И. Бутылин [1936]. Они установили, что одновременно с процессом осолодения солонцов нитрификация проникает в более глубокие горизонты почвы, но идет малоинтенсивно в связи с вымыванием гуматной части почвы. Столбчатый горизонт солонцов с его плохими физическими свойствами плохо проводит воду, поверхностный горизонт А весной быстро высыхает, что заставляет обрабатывать и сеять в солонцах в более сжатые сроки и начинать сев раньше, чем на черноземах. Основные мероприятия по улучшению солонцов для их использования в сельском хозяйстве направлены на изменение физических свойств столбчатого горизонта В₁: гипсование,

применение навоза, механическое разрушение столбчатого горизонта В₁. Вторую очередь занимают мероприятия по борьбе с засолением и повышенной щелочностью солевого горизонта В₂ (подбор солеустойчивых культур, физиологически кислые удобрения). Третье весьма важное мероприятие при использовании солонцов — это борьба с засухой, так как они отличаются рядом отрицательных черт в отношении своего водного режима по сравнению с черноземными почвами. Из таких мероприятий можно рекомендовать снегозадержание, мульчирование почвы, более ранний сев, подбор засухоустойчивых культур и сортов. Можно также применять и предпосевное закаливание против засухи.

Положив в основу происхождения солонцов теорию К. К. Гедройца [1926а, 1926б, 1927], связанную с изменениями поглощающего комплекса почв под влиянием промывания, мы поставили опыты по их мелиорации (гипсование) без полива и дренажа и доказали отсутствие вторичного засоления в этих условиях, что связано, как мы уже отмечали, с самим генезисом солонцов по теории Гедройца. Гипсование сказалось положительно на улучшении физических свойств почвы горизонтов А и В₁ солонцов. Было установлено, что на солонцах могут культивироваться яровая пшеница (твердая и мягкая), овес, просо, подсолнечник, чина, из трав — донник, житняк, люцерна, а из корнеплодов — сахарная свекла.

В заключение мы [Генкель и др., 1935] высказали свое мнение о полной возможности использования солонцов в сельском хозяйстве.

В отношении содержания воды и водного дефицита растений можно отметить, что при отсутствии засухи он складывается у пшеницы на солонцах более или менее удовлетворительно. Основным горизонтом, в котором распределяется корневая система, является поверхностный горизонт А. У растений на глубокостолбчатым солонце корневая система имеет иногда два максимума: первый — в горизонте А и второй, меньший — в горизонте В₂ (солевом). На корково-столбчатым солонце с захватом столбчатого горизонта наблюдается более равномерное распределение корневой системы растений, причем максимум ветвления наблюдается в горизонте АВ, что говорит о несколько лучших физических свойствах этого типа солонцов в связи с большим содержанием кальция и меньшим магния в поглощающем комплексе почвы.

Как показали исследования, вспашка с захватом горизонта В₁ на корково-столбчатым солонце + гипсование ведет к улучшению физических свойств смешанного горизонта АВ и лучшему водоснабжению, чем и объясняется изменение распределения корневой системы, отмеченное выше. Содержание воды и водный дефицит растений хотя и колеблются, но характеризуются примерно теми же величинами. В фазу выхода в трубку водный де-

фицит не обнаруживался как на разных солонцах, так и на черноземе. Содержание воды уменьшалось по мере прохождения фаз онтогенеза. Если в фазу кущения содержание воды составляло 82–84%, то в фазу молочной спелости оно изменялось от 64 до 78%. Сильное снижение содержания воды наблюдалось в критический период (от 57 до 74%). В это время отмечен довольно значительный водный дефицит, колебавшийся от 4,6 до 35% на среднестолбчатом солонце, водный режим которого вообще, по-видимому, является наиболее напряженным. Водный дефицит также сильно повышался (от 14 до 28%) в конце вегетации в фазе молочной спелости, причем наибольшая его величина (36%) отмечена на черноземе. То, что на среднестолбчатом солонце водный режим растений складывается менее благоприятно, чем на других разновидностях этих почв, видно из определения содержания воды и водного дефицита у подсолнечника (табл. 35).

Из вегетационных опытов следовало, что благоприятное действие гипса сказывалось в солонцовом горизонте B_1 , не всегда в горизонте A , а в горизонте B_2 (солевой горизонт) хотя и давало ощутимые результаты, но все же выращенные на этом горизонте растения пшеницы не образуют зерна даже при гипсовании и внесении азота и фосфора. Очевидно, здесь уже сказывается отрицательное влияние засоления. Поставленные в природной обстановке опыты с заменой изучаемого горизонта кварцевым песком дали очень ясные результаты. Урожай общей массы растений на горизонтах с корково-столбчатого солонца был следующим: на горизонте $A+B_1+B_2$ — 100%; без горизонта A — 49; без горизонта B_1 — 140; без горизонта A и B_1 — 75%. На горизонтах со среднестолбчатого солонца: на горизонте A — 100%; без горизонта B_1 — 146; без горизонта $A+B_1$ — 60%.

Из приведенных данных видно, что наибольшее отрицательное влияние на продуктивность растения оказывает солонцовый горизонт B_1 , а затем солевой горизонт B_2 , где уже на первом месте находятся не отрицательные физические свойства почвы,

Таблица 35. Содержание воды и водный дефицит в листьях подсолнечника на солонцах

Показатель	Корково-столбчатый солонец		Среднестолбчатый солонец	
	Лист 16-й снизу	Лист 10-й снизу	Лист 16-й снизу	Лист 10-й снизу
Содержание воды, % от сырого веса	84,01	73,70	76,04	71,30
Водный дефицит, %	18,7	53,1	37,9	48,0

а засоление. На основании полученных данных в работе даются рекомендации при освоении солонцов, направленные на 1) изменения неблагоприятных физических свойств путем гипсования; 2) на борьбу с засолением и 3) на борьбу с засухой, тем более что неблагоприятные физические свойства столбчатого (солонцового) горизонта В₁ еще больше усиливают отрицательное действие засухи.

Из данных по водному режиму складывается впечатление, что без засухи у растений на солонцах водный режим является удовлетворительным. Однако под влиянием атмосферной засухи на солонцах растения повреждаются сильнее, чем на черноземе. Для определения повреждений после действия суховея мы установили четырехбалльную шкалу повреждения колосьев (табл. 36) [Генкель, Пролетарский, Калмыков, Кобылин. Цит. по кн.: Генкель, 1946].

Как видно из приведенных результатов (см. табл. 36), во время действия мглы водный режим растений на корково-столбчатом солонце несколько ухудшался у варианта со вспашкой с захватом столбов, очевидно, с возрастанием в нем засоленности. Однако при отсутствии суховея водный режим, корневое питание, распределение корневой системы при вспашке со столбами изменяются в положительную сторону. Все же разница в устойчивости растений к перегреву сравнительно незначительная, а при отсутствии атмосферной засухи именно на солонцах водный режим складывается более благоприятно. Приведем в подтверждение высказанной точки зрения данные по урожаю пшеницы 'Мильтурум 321' (в ц/га) на черноземе и солонцах в

Таблица 36. Поражение запалом пшеницы на различных вариантах почв

Вариант почв	Количество повреждений, %			
	А	В	В ₁	В ₂
Чернозем	76,60	22,38	0,95	0
Глубокостолбчатый солонец	55,73	39,48	4,36	0,46
Корково-столбчатый солонец				
Вспашка со столбов	41,34	54,14	4,06	0,6
Вспашка с захватом столбов	35,85	44,95	18,01	1,17

Примечание. Группа А — нормальные растения без видимых повреждений. Группа В — нормальные стебли и листья; в колосе повреждены лишь ости, сначала они бурого, а затем белого цвета. Группа В₁ — колос с верхушки до половины пустой, без зерна; нижняя половина колоса нормальная. Группа В₂ — весь колос поврежден и не имеет зерна.

контроле и при мелиоративных мероприятиях:

Почва	Урожай зерна
Чернозем	11,19
Солонец глубокостолбчатый	
контроль	9,8
гипс (7 т)	13,5
суперфосфат (400 кг)	12,4
гипс + суперфосфат	12,9
Солонец корково-столбчатый	
контроль (вспашка до горизонта В ₁)	8,1
вспашка с захватом горизонта В ₁	8,8
гипс (22 т)	9,9
гипс (22 т) + суперфосфат (400 кг)	10,9

Как видно из этих данных, урожай на солонцах при мелиоративных мероприятиях оказывается равным или даже превышающим его на черноземе.

Из всего приведенного материала следует, что изменение агротехники, вспашка корково-столбчатых солонцов с захватом горизонта В₁ и его последующим дискованием очень сильно меняет условия существования растений, приводя к изменению водного режима, корневого питания и устойчивости растений против засухи.

Перейдем к анализу исследований по изучению водного режима растений при разных способах обработки почвы.

Ф. Е. Колясов в своих работах [1948а, 1948б] затрагивает весьма важный вопрос о передвижении воды в почве и подвергает критике капиллярную теорию. Ф. Е. Колясов считает, что существуют четыре пути движения воды в почве — гравитационный, капиллярный, фронтальный и диффузный. Гравитационное движение капельно-жидкой воды не в силах уравновесить силу тяжести, вода просачивается сквозь капиллярные промежутки вниз при влажности, близкой к полной влагоемкости. Капиллярная вода имеется при влажности, близкой к капиллярной влагоемкости почвы, и поднимается главным образом менисковыми силами, т. е. силами поверхностного натяжения воды, и по радиусам капилляров. Фронтальный, или пленочный, механизм наблюдается при влажности ниже капиллярной влагоемкости, т. е. при наличии связанной воды в почве. В этом случае влага передвигается в почве единым фронтом вне зависимости от капиллярной системы со скоростью, в несколько сот раз меньшей, чем при капиллярной влажности. Механизм движения определяется силами ориентации связанной воды. Наконец, диффузный механизм действует при влажностях, близких к коэффициенту завядания. Влага движется исключительно в парообразном виде за

счет градиента упругости водяного пара. Из своих опытов с сухой гидрофобной прослойкой автор заключает, что она прекращает капиллярное движение, препятствует фронтальному и не оказывает влияния на парообразную воду. Ф. Е. Колясев приходит к выводу, что в зависимости от степени увлажнения почвы пути и способы движения воды различны. Соответственно сказанному рыхление почвы при высокой влажности сохраняет ее, а при недостатке влаги в почве, когда движение идет диффузным путем, увеличение пористости приведет к ее потерям. Исходя из данных предположений, автор предлагает послойную обработку почвы. Послойная обработка почвы эффективна лишь при урожаях в среднем от 10 до 20 ц/га. При тяжелой засухе послойная обработка не спасает положения, хотя прибавки урожая (в %) очень значительны, но при урожае от 1,27 до 4,6 ц/га трудно оценить эффективность приема, предложенного Ф. Е. Колясевым. Очевидно, более важны мероприятия по увеличению запасов воды в почве (снегозадержание и другие приемы) и, видимо, капиллярная влажность все же играет более важную роль в водоснабжении растений, чем фронтальное и диффузное движение воды в почве.

Прежде чем приступить к изложению новой системы обработки почвы по Т. С. Мальцеву, отметим очень справедливые, с нашей точки зрения, слова Д. Н. Прянишникова [1937] о том, что не может существовать одной системы земледелия, одинаково пригодной повсюду. Д. Н. Прянишников ставил вопрос о географическом размещении разных систем и связанных с ними севооборотов с учетом местных природных и хозяйственных условий. Этим высказыванием Д. Н. Прянишникова мы хотели подчеркнуть, что и те приемы, в изучении которых мы принимали участие, очевидно, могут быть использованы лишь в определенных условиях.

О том, что вопросы продуктивности растений в аридной зоне в условиях богарного земледелия должны быть предметом изучения физиологии растений, свидетельствуют работы многих авторов [Gupta, 1975].

Одна из задач научного земледелия — это, как известно, забота о повышении плодородия почвы. Создатель травопольной системы земледелия В. Р. Вильямс считал, что только посев многолетних трав позволяет улучшить структуру почвы и ее плодородие. Однако в некоторых районах многолетние травы давали низкие урожаи и не оправдывали свое назначение в указанном направлении. По В. Р. Вильямсу культура однолетних растений отрицательно влияет на структуру почвы и ее плодородие. В. Р. Вильямс подчеркивал необходимость глубокой отвальной вспашки плугом с предплужником. Однако уже давно раздавались голоса против глубокой вспашки. Одним из первых выступил за мелкую обработку почвы И. И. Овсинский в 1889 г.

Заслуживают внимания его представления о плодородии верхнего слоя почвы и его нарушении при глубокой пахоте с оборотом пласта. Основное его предложение сводится к поверхностной обработке почвы предложенными им орудиями обработки. Проверка данных И. И. Овсинского на Полтавском опытном поле не подтвердила преимуществ его метода. Однако П. А. Заев [1957] отметил, что обработка почвы на Полтавской станции проводилась не так, как рекомендовал И. И. Овсинский. В частности, И. И. Овсинский предлагал сразу же культивировать поле после жнивья для борьбы с сорняками. На Полтавском опытном поле это проводили весной, явно нарушая предложенную им методику. В. И. Румянцев [1964] подчеркнул, что Овсинский фактически работал на фоне ранее применявшейся глубокой отвальной вспашки. Вопросами бесплужной обработки почв занимались во Франции еще в 1913 г. Затем появилась работа Опица и Тамма [Opitz, Tamm, 1926], в которой не было установлено преимуществ бесплужной обработки, но пахота и бесплужная обработка были поставлены неверно, так как рыхление и пахота производились на неодинаковую глубину. Положительные результаты по бесплужной обработке получил Торнау [Tornau, 1949]. Против глубокой вспашки с отвалом в 1943 г. выступил Фолкнер [1959]. По его мнению, пахота ничего не приносит растению. Необходимо следовать природе, а в природе многие растения прекрасно развиваются на невспаханной почве. На это следует возразить, что эти растения имеют специальные приспособления, сложившиеся в процессе эволюции, которые и позволяют им благополучно расти на целинной невспаханной почве. Сельскохозяйственные растения, длительно возделывавшиеся на хорошо вспаханной почве, адаптировались к этим условиям, позволяющим им достигать максимальной продуктивности. Культурное растение, выросшее случайно на невспаханной почве, дает очень мелкие экземпляры, обладающие минимальной продуктивностью. Предложение вносить органику запахиванием зеленого удобрения, несомненно, заслуживает внимания. Необходимо отметить, что зеленое удобрение не может применяться шаблонно. Не всегда возможно столь быстрое его разложение, как это следует из результатов, полученных Фолкнером в мягком и влажном климате штата Огайо, где работал автор. Все же, как отмечает П. А. Яхтенфельд [1959] в своем предисловии к книге Фолкнера, его предложение о неглубокой заделке дисковыми боронами зеленого удобрения заслуживает внимания и проверки. Еще одно наблюдение Фолкнера интересно. Это его наблюдение над малой поражаемостью вредителями здоровых растений, но здесь, несомненно, играет роль не только обработка почвы, но и искусственный отбор, которому автор не придает какого-либо значения. Выдающийся русский агроном А. А. Измаильский [1881] отмечал, что, по его определениям, влажность почвы при глубо-

кой вспашке была всегда выше, чем при мелкообработанной. Большое значение глубокой вспашки отмечали А. Шишкин [1876], И. А. Стебут [1883], М. Г. Павлов [1887], К. А. Тимирязев [1937], Л. И. Менделеев [1951]. К. А. Тимирязев [1937] так писал о глубокой вспашке: «Польза глубокой вспашки, как одной из мер борьбы с засухой, кажется не подлежит сомнению вследствие достигаемого ею двойного результата — накопления и лучшего сбережения влаги... Мне пришлось наблюдать за опытами в Симбирском уезде, где этот год отличался продолжительной засухой. Три во всех отношениях сходные участки были вспаханы на различную глубину (сохой и плугом), и одним из главных результатов оказалось преимущество глубокой вспашки. Глубокая вспашка, очевидно, важна не только как средство для увеличения запаса воды, но и как средство для развития более глубоко идущих за нею корней» (с. 172). П. К. Иванов [1953] на основании учета имеющихся материалов и собственных опытных данных приходит к выводу о значении глубокой вспашки для улучшения роста растений и увеличения урожая. К выводу о чередовании глубокой отвальной вспашки (на 25—27 см) с безотвальной (35—38 см), нормальной отвальной вспашки и поверхностной обработки приходят П. К. Иванов [1958], а также Е. Н. Мишустин и В. Т. Емцев [1978]. Творчески развивая учение В. Р. Вильямса, полевод колхоза «Заветы Ленина» почетный академик ВАСХНИЛ Т. С. Мальцев пришел к выводу, что любое растение — не только многолетнее, но и однолетнее — способно повышать плодородие почвы. Обычно однолетнее растение не может улучшить плодородие почвы, так как разложение корневых остатков происходит в аэробных условиях при широком доступе кислорода, вследствие чего они разлагаются очень быстро до конечных, сильно минерализованных соединений и не образуют перегноя. Если же создать условия, при которых разложение растительных остатков будет совершаться без широкого доступа кислорода, то этот процесс будет сопровождаться образованием перегноя, что и приведет к повышению плодородия почвы. На этом основании Т. С. Мальцев разработал систему агротехники, способствующую повышению плодородия почвы при культуре однолетних растений. В поверхностном слое будет происходить быстрое разложение растительных остатков в аэробных условиях, а в нижних слоях оно будет идти за счет анаэробных микроорганизмов. Для этой цели он коренным образом изменил существующую систему вспашки, сократил число вспашек и предложил пахать почву без оборота пласта. При обычной вспашке, с оборотом пласта, наиболее плодородный поверхностный слой оказывается на дне борозды, а нижний — наверху. Безотвальная вспашка, по Т. С. Мальцеву, производится особым, сконструированным им плугом на глубину 40—50 см, а позднее — на 30 см. Поле предварительно очищается от сорняков.

Глубокая вспашка черного пара производится 1 раз в течение 4—5 лет. В первую ротацию севооборота глубокая вспашка производится 2 раза за лето— в июне и августе. Большое внимание Т. С. Мальцев уделяет закрытию влаги боронованием после дождей парового поля на глубину 7—8 см. Весной первого года после дискования сеется яровая пшеница. В последующие два или три года поле больше не вспахивается, а только дискуется, а посев производится по взлущенной дисковыми боровами стерне. При такой системе разложение растительных остатков происходит в анаэробных условиях, а плодородие почвы не снижается, а повышается, хотя культивируются однолетние растения. Четырехпольный севооборот складывается следующим образом: 1) пар; 2) яровая пшеница по глубокой пахоте; 3) однолетние травы на сено или зерно по лущению; 4) яровая пшеница по лущению. Пятипольный севооборот: 1) пар; 2) яровая пшеница по глубокой пахоте; 3) овес по лущению; 4) однолетние травы на сено или зерно по лущению; 5) яровая пшеница по лущению.

Т. С. Мальцев подчеркивает, что его систему надо применять дифференцированно для различных почвенно-климатических районов нашей страны. Он рекомендовал высевать в хозяйстве не один, а два сорта пшеницы: один — раннеспелый, а другой — более позднеспелый. В зависимости от времени наступления весны в том или ином году удельный вес каждого из сортов в посевах изменяется: при относительно ранней весне в большом количестве высевается более позднеспелый сорт, а при поздней — раннеспелый.

Сотрудниками Шадринской опытной станции и экспедицией АН СССР, работавшей на базе колхоза «Заветы Ленина», изучались те изменения, которые происходят при данной системе агротехники. Глубокая безотвальная вспашка влияет на физические и химические свойства почвы. Было отмечено увеличение

Таблица 37. Объем, общая и активная поглощающая поверхности корневой системы пшеницы (на 1 растение)

Вариант	Фаза трубки			Фаза колошения			Фаза молочной спелости		
	Объем	Поглощающая поверхность		Объем	Поглощающая поверхность		Объем	Поглощающая поверхность	
		общая	активная		общая	активная		общая	активная
Обычный пар	0,86	1,80	0,81	1,02	2,15	1,03	0,68	1,43	0,71
Глубокий пар	1,05	1,84	0,89	1,27	2,22	0,90	0,99	1,80	0,86
По дискованию 2-го года	1,21	2,42	1,28	1,55	3,07	1,02	1,02	1,63	0,75

числа и количества корней в поверхностном горизонте почвы при данной системе обработки почвы. По сухому весу корней были получены следующие результаты: в горизонте почвы 0–20 см по обычному пару приходится 65% корней, а по глубокому пару в слое 0–16 см—72,7%. По дискованию в слое 0–8 см, т. е. в слое, на глубину которого проводится дискование,—72,7%. Однако при данной системе обработки возрастает не только вес, но и объем и поглощающая поверхность корневой системы, определенной нами по методам Д. А. Сабинина и И. И. Колосова [1935] и И. И. Колосова [1939] (табл. 37).

Лучшее снабжение растений нитратами констатировано Т. С. Мальцевым [1954], а также Н. Н. Никаноровой [1954]. Кроме того, по данным Е. Н. Мишустина и В. А. Мирзоевой, нитрификация на глубоком пару протекает значительно интенсивнее, чем при обычной пахоте.

Таким образом, при глубокой пахоте увеличивается количество питательных веществ, а также содержание влаги в почве [Мальцев, 1955]. По данным Е. Н. Мишустина, В. А. Мирзоевой и И. С. Вострова [1957], при глубокой безотвальной обработке пара отмечается значительное увеличение числа (в 2–2,3 раза) активности почвенных организмов в слое 30–50 см. Это говорит о том, что объем почвы, в котором происходит накопление элементов минерального питания растений, делается более мощным. При последующих дискованиях поля, на второй год после пара, в слое 30–40 см сохраняется повышенное число микроорганизмов. На третий год микробиологические определения показывают, что они сравниваются на дисковании и зяби. Таким образом, последствие глубокой обработки сохраняется в течение трех лет. Состав организмов одинаков как на глубоком, так и на обычном пару, в подавляющем большинстве это аэробные и факультативно аэробные организмы. Различий в анаэробных бактериях не отмечено.

Верхний слой почвы (0–10 см), обработанный по способу Т. С. Мальцева, биологически более активен.

Изучение зольного состава пшеницы показало более высокое поглощение фосфора, калия, кальция и уменьшение содержания аммония, а также и поглощения азота [Генкель и др., 1957]. В связи с большим развитием корневой системы в поверхностном горизонте органические вещества разлагаются здесь относительно быстро. И. С. Востров [1960, 1965] изучал микробиологическую активность почв при их обработке по системе Т. С. Мальцева. Повышение биологической активности происходит от накопления растительных остатков в разной степени разложения. Н. С. Ерофеев, И. С. Востров [1964] показали благоприятное влияние внесения соломы, которая предотвращает потери азота и поддерживает содержание гумуса, характерное для данного типа почв, и снижает ветровую и водную эрозии плодородного слоя. Бобо-

вые растения на почве, удобренной соломой, фиксируют гораздо больше азота, чем на удобренных участках. О благоприятных результатах внесения соломы говорят и данные Е. Н. Мишустина и И. С. Вострова [1969].

Следует отметить, что в условиях Средней Азии Д. А. Сабинин и А. Е. Вяловский [1931] рекомендовали запахивать гуза-пау (одревесневшие стебли хлопчатника, оставшиеся после уборки хлопка), что дает резкое увеличение урожайности последующих посевов бобовых (люцерны). В работе И. В. Тюрина [1957] объективно подведены итоги работы бригады АН СССР, работавшей на полях колхоза «Заветы Ленина». В ней отмечены уже приведенные нами выше данные по изучению физических и химических свойств почвы, микробиологической активности и некоторых физиологических характеристик растений. Как общий итог отмечается, что основное предположение Т. С. Мальцева о гумусообразующей роли однолетних растений не подтвердилось. В целом И. В. Тюрин дает положительную оценку системы Т. С. Мальцева: «Следует считать большой заслугой Т. С. Мальцева, что он практически доказал возможность получения высоких и устойчивых урожаев однолетних культур и особенно пшеницы порядка 20–25 ц/га на зауральских черноземах, без культуры многолетних трав и без применения удобрений, т. е. за счет эффективного использования потенциального плодородия названных черноземов» [1957, с. 10].

Все же заключение И. В. Тюрина об отсутствии гумусообразующей роли однолетних растений, сделанное на основании всего лишь двухлетних наблюдений, кажется нам несколько преждевременным. Об этом свидетельствуют и данные Е. Н. Мишустина и И. С. Вострова [1969] по внесению соломы как органического вещества, способствующего гумусообразованию в аэробных условиях.

Как известно, Шадринский район относится к районам с недостаточным увлажнением. Здесь обычно выпадает 382 мм осадков в год, в благоприятные годы несколько выше. Хотя в 1954 г.

Таблица 38. Дневной и остаточный водные дефициты (в %) растений пшеницы 'Лютесценс 758' в разные фазы развития при различных способах обработки почвы

Вариант	Кущение		Трубкавание		Колошение	
	Дневной	Остаточный	Дневной	Остаточный	Дневной	Остаточный
По обычному пару	19,3	7,5	22,4	8,7	6,2	0
По глубокому пару	17,7	6,2	19,6	7,4	4,9	0
По дискованию 2-го года (после чечевичцы)	19,6	10,1	22,8	11,4	6,9	0

осадков выпало больше, но в июне месяце все же наблюдался некоторый недостаток воды в почве для растений. В это время отмечены сравнительно высокие цифры дневного водного дефицита и даже наблюдался остаточный водный дефицит, что свидетельствует о некотором неблагоприятии водного режима пшеницы (табл. 38).

Как видно из приведенных данных (см. табл. 38), наибольшие водные дефициты имеются у пшеницы на обычном пару и на полях по дискованию, однако в последнем случае они не превышают данных по обычному пару. Более благоприятный водный режим растений по глубокому пару мог бы привести к некоторой измененности растений и к снижению их засухоустойчивости. Фактически этого не наблюдается, а наоборот, в связи с улучшением общего состояния растений у них повышается засухоустойчивость. При определении способности растений выносить обезвоживание было установлено, что по эксикаторному методу число живых клеток в поле зрения микроскопа несколько больше по глубокому пару и особенно по дискованию. Последнее понятно, так как в этих несколько более суровых условиях, несомненно, происходило закаливание растений к недостатку влаги (табл. 39).

Также несколько возрастает и жароустойчивость¹ пшеницы при обработке по системе Т. С. Мальцева, но разница составляет 1—2° по методу коагуляции белков протоплазмы [Генкель, 1956]. Соответственно сказанному урожай пшеницы в данный год (1954) составлял 25,7 ц/га по обычному пару и 26,7 ц/га по глубокому. В другие годы наблюдались более резкие различия в пользу глубокого пара.

Из всего изложенного выше можно сделать вывод о том, что изменение агротехники приводит к крупным изменениям в состоянии растений и их жаро- и засухоустойчивости и эти изме-

Таблица 39. Устойчивость листьев пшеницы к обезвоживанию (эксикаторный метод) при различных способах обработки почвы

Вариант	Число живых клеток после обезвоживания		
	Фаза кущения	Фаза трубки	Фаза колошения
По обычному пару	24,9	26,3	25,1
По глубокому пару	30,0	31,9	29,3
По дискованию 2-го года	48,0	48,4	40,0

¹ Изменения в распределении корневой системы при обработке почвы по системе Т. С. Мальцева были отмечены сотрудниками Шадринской опытной станции.

нения сравнительно легко регистрируются методами физиологии растений.

Подробное изучение минерального питания растений при культуре их по агротехнике, принятой Т. С. Мальцевым, провела И. Н. Андреева [1957, 1958]. Она применила метод Д. А. Сабина для анализа сока плача у растений пшеницы, кукурузы и подсолнечника, а также метод листовой диагностики по Д. А. Сабину, Е. Г. Мининой, О. М. Трубецковой [1928]. Д. А. Сабинин предложил диагностировать минеральное питание растений не только по анализу сока плача, но считал необходимым учитывать и объем выделенной пасоки, чтобы судить о выносе элементов минерального питания и о снабжении надземных органов этими элементами. Для этого устанавливают величину выноса, которая определяется путем умножения концентрации на количество пасоки. И. Н. Андреева определяла вынос несколько раз в течение вегетационного периода у пшеницы, кукурузы и подсолнечника по анализу пасоки. На основании своих работ И. Н. Андреева пришла к следующим заключениям. По глубокому пару минеральное питание пшеницы, кукурузы складывалось более благоприятно, чем по обычному пару. Кукуруза и подсолнечник в другой год исследования дали лучшие результаты по обычному пару, что, очевидно, находит свое объяснение в меньшем количестве осадков в мае и июне и в менее глубоком промачивании нижних горизонтов почвы, куда проникают более мощные корневые системы кукурузы и подсолнечника. Дискование 1-го и 2-го года дает преимущество по сравнению с зяблевой вспашкой, но на 3-й год результаты выравниваются. Поступление азота, фосфора, калия и кальция в надземные органы по глубокому пару и при дисковании происходит более интенсивно. Бóльшее поступление кальция объясняет большую засухоустойчивость растений, отмеченную ранее.

Синтетическая активность корневой системы, определяемая по превращению минеральных соединений азота в органические, была выше на дисковании 1-го года, а на 3-й год не имела преимуществ по сравнению с зяблевой вспашкой.

Определение режима минерального питания пшеницы по методу листовой диагностики показало, что он также складывается более благоприятно по глубокому пару по сравнению с обычным паром, так как содержание азота, фосфора, калия и кальция по глубокому пару выше. На дисковании 1-го года содержание в листе фосфора и кальция выше по сравнению с их содержанием при зяблевой вспашке. На следующий год количество азота и калия вначале одинаковое, а во второй период вегетации несколько снижается. На дисковании 3-го года содержание фосфора выше. Данные по листовой диагностике в основном согласуются с анализом пасоки. По отдельным годам все же имеются некоторые колебания у отдельных вариантов, но в большинстве случаев

различия сохраняются. В целом диагностирование минерального питания растений может применяться не только при применении удобрений, но и при разных приемах обработки почвы. После наших исследований работу по физиологическим особенностям растений по системе Т. С. Мальцева проводил в условиях Волгоградской области Э. Г. Гринфельд [1958] с пшеницей 'Мелянопус 69'. Автор подтвердил наши данные о распределении и активной поглощающей поверхности корневой системы при безотвальной вспашке. Он обнаружил наибольшую интенсивность транспирации как на безотвальной вспашке, так и на дисковании. Э. Г. Гринфельд считает, что наиболее интенсивная транспирация является показателем наиболее активной жизнедеятельности. Урожай при вспашке с отвалом составлял 12,3 ц/га, при безотвальной — 13,4, при дисковании — 5,7 ц/га. Э. Г. Гринфельд не замечает противоречий в своей работе между физиологическими данными и конечной продуктивностью растения — его урожаем. Мы обнаружили снижение всхожести зерновок пшеницы на варианте с дискованием. Видимо, в условиях, в которых работал Э. Г. Гринфельд, это снижение всхожести было еще более сильным.

Позднее была разработана система почвозащитного земледелия. Некоторые авторы считают, что система обработки, предложенная Т. С. Мальцевым, не содержит противозерозионных мероприятий, и видят в этом ее слабую сторону. По глубокому пару их действительно нет, но по варианту с дискованием стерня остается. П. Д. Бухарин [1958а, б] отмечает, что температура поверхностного слоя почвы на дисковании на 2—3° ниже по сравнению с другими вариантами и здесь растения меньше повреждаются припочвенными ожогами, так как прошлогодняя стерня придает полю более светлый тон. Предложенная Т. С. Мальцевым система отмечена и в отчете И. В. Тюрина [1957] как хорошее противозерозионное мероприятие. Отрицательно о системе Т. С. Мальцева отозвался В. И. Румянцев [1964]. Хорошо разработанная система в смысле противозерозионных мероприятий — почвозащитное земледелие, — с нашей точки зрения, все же недостаточно подкреплена изучением физиологии культивируемых растений, что, несомненно, необходимо восполнить в будущем.

Несомненный интерес в связи с системой почвозащитного земледелия представляет высказывание Е. Д. Холла [1919] по поводу стерни: «В некоторых русских степях оставляют довольно высокое жнивье, чтобы задержать как можно более снега» (с. 17). Для хозяйств в засушливых условиях Холл [1919] говорит следующее: «Во-первых, обработка должна быть глубокая и мелкая. Таким образом, весь доступный дождь будет использован и установятся условия, благоприятствующие развитию корней на возможную глубину. Во-вторых, почва под поверхностью должна быть хотя измельченная, но в то же время достаточно уплотнена,

потому что только при этом условии доступная вода достигнет корней» [1919, с. 15—16]. Высказывание Холла, несомненно, говорит в пользу системы обработки почвы Т. С. Мальцева.

Система Т. С. Мальцева с успехом применяется на Украине Ф. Т. Моргуном на больших площадях под озимую пшеницу, яровой ячмень, горох, травы, кукурузу [Иващенко, 1979]. В заключение приведем мнение П. А. Яхтенфельда [1959] о системе обработки почв по Т. С. Мальцеву: «Вековой спор между сторонниками глубокой и мелкой пахоты для условий Зауралья и западной Сибири прекрасно решен в системе агротехники Т. С. Мальцева, сочетающей периодическую глубокую вспашку с ежегодными поверхностными обработками.

ВЫВОДЫ

Различные агротехнические мероприятия значительно влияют на эколого-физиологические особенности сельскохозяйственных растений, и изучение их физиологии позволяет обосновывать и улучшать агротехнику. Из длительной работы в полевых условиях мы брали два примера: возможность мелиорации солонцов в богарном земледелии и система обработки почвы по способу Т. С. Мальцева.

Показано, что растения на солонцах в первую очередь угнетаются в связи с плохими физическими свойствами солонцового горизонта, а также от содержащего вредные соли солевого горизонта и от плохого водоснабжения во время засухи.

Положенная в основу изучения теория образования солонцов по К. К. Гедройцу позволила проводить гипсование солонцов в отсутствие полива и привело в конечном итоге к полному окультуриванию их солонцового горизонта. На корково-столбчатых солонцах нами была предложена глубокая вспашка с захватом солонцового горизонта и последующим его дискованием.

Исследование показало полную возможность сельскохозяйственного использования солонцов даже в условиях неполивного земледелия.

Изучение системы обработки почв по способу Т. С. Мальцева показало ряд преимуществ глубокой безотвальной вспашки черного пара и дискования в последующие два года. Корневые системы растений находятся при этом на 70% в более плодородном поверхностном горизонте. Снабжение азотом, фосфором и калием, а также кальцием идет более интенсивно по сравнению с обычной зяблевой вспашкой. В связи с лучшим снабжением кальцием несколько возрастает жаро- и засухоустойчивость растений (яровая пшеница, кукуруза, подсолнечник). Дневной и остаточный водные дефициты пшеницы меньше после глубокого пара, что свидетельствует о лучшем водном режиме при глубокой безотвальной вспашке по системе Т. С. Мальцева.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги, мы можем сделать некоторые обобщения и выводы.

Прежде всего отметим, что засухоустойчивость является, во-первых, проблемой биологической, а во-вторых, имеет огромное народнохозяйственное значение. Ее биологический характер виден хотя бы из того, что она, в нашем понимании, охватывает такие вопросы, как адаптация, криптобиоз (анабиоз) растительных организмов при обезвоживании и перегреве, состояние воды и ее роль в жизни растительных организмов, а также состояние покоя. Народнохозяйственное значение проблемы засухоустойчивости вытекает из необходимости борьбы растения и человека с засухой, которая до сих пор значительно снижает продуктивность полей нашей страны не только в богарном земледелии, но и в условиях орошения. В настоящем исследовании мы стремились не только выяснить отрицательное значение обезвоживания и перегрева для растения, но и разработать активные мероприятия по борьбе с засухой путем применения разработанных в нашей лаборатории биологических методов повышения засухоустойчивости сельскохозяйственных растений. Много внимания мы уделяли и разработке методов диагностики засухоустойчивости как для целей физиологии растений, так и для селекции. В течение многих лет предложенные нами методы повышения жаро- и засухоустойчивости проверялись в многочисленных опытах в полевых условиях, в засушнике, а также в вегетационных условиях и лабораторных исследованиях.

В результате проведенной работы сложились новые понятия, обобщения и перспективы дальнейших исследований по засухоустойчивости. В явлениях жароустойчивости мы различаем устойчивость к повышенной температуре окружающей среды и гелиоустойчивость, т. е. устойчивость к прямому действию солнечной радиации, где уже проявляется фотодинамическое действие прямого солнечного света.

Отрицая наличие единой устойчивости, мы выделили понятие сопряженной устойчивости, когда под влиянием неблагоприятных условий окружающей среды происходит одновременное повышение двух или даже нескольких видов устойчивости. Например, предпосевно-закаленные растения, обладающие лучшей способностью переносить обезвоживание, одновременно повышают и свою жароустойчивость. Подвергнутое дистрессу растение изменяет не одно какое-нибудь свойство, а целый комплекс своих реакций, как общих (неспецифических), так и специфических. Однако все же следует подчеркнуть, что для повышения устой-

чивости особенно важную роль играют специфические реакции на данное воздействие. Нужно отметить, что адаптационный синдром, по Селье, или комплекс защитно-приспособительных реакций, по нашей терминологии, имеет место не во всем растительном мире. Пойкилоксерофиты из числа пойкилогидровых растений (не регулирующих свой водный режим) не имеют адаптационного синдрома, так как в процессе эволюции приспособились переходить при сильном обезвоживании в состояние криптобиоза (анабиоза). Для этих растений обезвоживание до воздушно-сухого состояния не патология, а норма реагирования. По нашим данным, возможность эта связана с сохранением энергетической полноценности дыхания при обезвоживании, что и позволяет содержимому клеток этих растений переходить в состояние геля (гелефикация протоплазмы). Иными словами, пойкилоксерофиты впадают в состояние криптобиоза и легко переносят сильное обезвоживание. К числу пойкилоксерофитов относятся многие низшие растения, некоторые мхи, ряд папоротников и папоротникообразных, а также очень многочисленные покрытосеменные растения. Механизм перехода в криптобиоз у всех изученных нами организмов был один и тот же. Он основывается на сохранении энергетической полноценности дыхания при обезвоживании до воздушно-сухого состояния с последующей гелефикацией протоплазмы. Многие покрытосеменные растения, которые причислялись к этой группе пойкилоксерофитов, фактически к ней не относятся.

Опыты по быстрому и медленному обезвоживанию с пойкилоксерофитным мхом *Tortula ruralis* заслуживают серьезного внимания. По литературным данным, при быстром высушивании наблюдается деполимеризация полисом, которые при этом повреждаются. Изменения, вызванные быстрым подсушиванием, связаны с мембранами. С нашей точки зрения, такие явления, по-видимому, не имеют места в природе, где столь быстрого высушивания не происходит. В процессе эволюции для этих растений стало нормой сравнительно медленное обезвоживание. Быстрое подсушивание не входит в норму реакции пойкилоксерофитов и является для них патологией. Здесь уже начинаются реакции повреждения и, по-видимому, возникают реакции адаптационного синдрома Селье, или защитно-приспособительные реакции по нашей терминологии. Этот вопрос заслуживает дальнейшего, более глубокого изучения. Бьюли [Bewley, 1979] отметил только факторы повреждения при быстром подсушивании, но мы не сомневаемся, что при более тщательном изучении будут выявлены и некоторые процессы защиты. Обезвоживание пойкилоксерофитов предохраняет их не только от засухи, но и от зимних морозов. В том же состоянии криптобиоза, а не в покое, по нашему мнению, находятся и созревшие семена, зерновки и семянки большинства растений. Для семян также характерно накопление макроэргических связей при созревании. Семена некоторых

растений (осины, ивы и других видов) сохраняют в отличие от большинства семян свои плазмодесмы и находятся в гемикриптобиозе, так как тоже гелефицируют свою протоплазму. Однако при потере воды их плазмодесмы повреждаются и они быстро теряют всхожесть. В процессе стратификации семена переходят в органический покой, который сменяется глубоким (обособление протоплазмы) и, наконец, переходят в вынужденный. У многих семян (пшеница, фасоль, подсолнечник) органический покой проходит в период созревания семян до перехода в состояние криптобиоза. В состоянии криптобиоза клетки многих аэрофитных водорослей находятся в состоянии цито- (сжимается вся клетка без явлений циторриза) или плазмоконтракции (нет тесной связи между оболочкой и плазмой клетки). Из сказанного следует прямой практический вывод о гораздо меньшей влажности, необходимой для сохранения семян, так как их следует хранить в состоянии криптобиоза, а не в состоянии органического покоя. В состоянии криптобиоза фактически обмен веществ систирован. В органическом покое физиолого-биохимические процессы идут, хотя и очень замедленно, и наблюдаются значительные изменения в нуклеино-белковом обмене, которые подготавливают нормальный рост растений весной при выходе их из покоя. Три фазы покоя можно легко диагностировать. В органическом покое наблюдается отрицательная реакция Фейльгена на ДНК и Браше на РНК. В глубоком покое обособление протоплазмы устанавливается по наступлению моментального выпуклого плазмолиза и отсутствию нитей Хехта. В вынужденном покое наблюдается смешанный характер плазмолиза (часть клеток дает вогнутый плазмолиз и часть выпуклый), начинается появление нитей Хехта. Необходимо в дальнейшем разработать методы отличия состояния покоя от криптобиоза, что будет иметь огромное практическое значение для хранения урожая зерна.

Большое значение в жизни любого организма имеет содержание воды и ее состояние. В литературе уделяется очень много внимания этому вопросу. Можно считать правильным мнение Сент-Дьерди о том, что вода является элементом структуры организма.

Как известно, К. А. Тимирязев отличал два вида воды в растении: 1) воду организационную и 2) воду расхожую. Б. Б. Вартапетян, А. Л. Курсанов [1959] отметили наличие метаболической воды. Мы считаем, что, помимо этих видов воды, можно отличать еще и воду гомеостатическую, т. е. ту воду, которая обуславливает нормальную жизнедеятельность организма — его гомеостаз. Нижний порог содержания гомеостатической воды определяет границу нормальной жизнедеятельности и ведет организм к гибели. Иными словами, это тот нижний предел содержания воды, при достижении которого жизнь растения невозможна. Это не отдельная точка, а определенный интервал. В отношении

типа ксерофитов показана их неоднородность, в частности, нами были установлены группы: 1) пойкилоксерофитов, 2) экксерофитов, 3) гемиксерофитов, 4) лауроксерофитов, 5) аэроксерофитов. Изучены многие их физиологические свойства и особенности их биологии. Однако далеко не все группы ксерофитов изучены, необходимо их дальнейшее исследование. Изучение эндогенных ингибиторов роста и ауксинов показало возрастание первых при обезвоживании и перегреве. В листьях закаленных растений содержится большее число и количество ауксинов, а ингибиторов образуется несколько меньше. Отмечен факт значительно большей приживаемости глазков (например, у абрикоса), привитых на растениях, выращенных из предварительно прошедших закаливание семян.

Длительное обезвоживание, а также действие повышенной температуры вызывают значительные сдвиги в метаболических реакциях гомеогидровых растений, и в частности мезофитов. Как известно, при этом происходит распад полисахаридов до гексоз, белков до аминокислот и при далеко зашедшем гидролизе аминокислот происходит отщепление аммиака. Однако следует отметить, что появление аммиака в токсических дозах наблюдается при очень сильном повреждении растений. В литературе отмечена нейтрализация аммиака путем образования амидов или аммонийных солей органических кислот. Показано, что активность фермента глутаминсинтетазы сильно возрастает при засухе, что приводит к образованию глутамина во время воздействия повышенной температуры. На примере проса и овса было продемонстрировано, что под влиянием атмосферной засухи активность глутаминсинтетазы у проса возрастает в листьях и в большей степени в корнях, а у овса только в листьях, а в корнях она падает. Возможно, что малая активность глутаминсинтетазы в корнях овса связана со сравнительно малой устойчивостью этого вида к атмосферной засухе. Образование глутамина и других амидов во время воздействия суховея, по-видимому, один из основных путей борьбы мезофитного растения с засухой.

Большое значение для засухоустойчивости растений имеет состояние белоксинтезирующей системы. Как показали работы нашей лаборатории, при засухе возрастает активность рибонуклеазы, причем в первую очередь атакуется иРНК. В результате происходит деполимеризация полисом на отдельные рибосомы и субъединицы. Содержание РНК снижается незначительно, но синтез белка падает на 50—70%. У закаленных растений репарационные процессы идут быстрее, и при регидратации у них скорее образуются полисомы, синтез белка резко возрастает.

Специальное изучение рибонуклеазы у обезвоженных, но незакаленных растений привело к следующим выводам. Установлен факт повышения ее активности при действии обезвоживания. Также отмечено, что возрастающая рибонуклеазная активность в

первую очередь направлена на деполимеризацию иРНК. Возрастные рибонуклеазной активности связано с усилением синтеза ферментов, главным образом цитоплазматической рибонуклеазы. Возрастание ее активности связано и с ее перераспределением: увеличением активности цитоплазматической рибонуклеазы и уменьшением ее активности в хлоропластах. Установлено, что при обезвоживании в цитоплазме, помимо собственно рибонуклеазы, появляются ее изоферменты, принадлежащие в норме субклеточным структурам. Кроме того, нарушается четвертичная структура рибонуклеазы. При регидратации циклическая 2',3'-форма рибонуклеазидмонофосфатов уступает место обнаруживаемой у необезвоженных растений 3'-форме, а также наблюдается снижение этих соединений до уровня, обнаруживаемого у необезвоженных растений.

Группа мезофитных растений, кроме теневыносливых, обладает довольно высокой пластичностью и адаптационной способностью. У них хорошо проходят физиологические ароморфозы, приводящие к ряду новообразований. Большинство культурных растений относятся к группе мезофитов, и лишь некоторые (арбуз, серповидная люцерна, груша), имеют своими родоначальниками гемиксерофитов, а морковь — телексерофитоидов. Для изучения засухоустойчивости растений были разработаны новые методы. Для лабораторного определения способности выносить обезвоживание предложен эксикаторный метод. Представление о сохранении растением своей синтетической способности при обезвоживании и перегреве дает метод крахмальной пробы. Лабораторно-аналитический метод определения эластичности цитоплазмы выявляет одну из причин способности растения выносить обезвоживание. Для диагностики жароустойчивости мы рекомендуем прямой лабораторный метод температурной коагуляции белков цитоплазмы и 2 способа лабораторно-аналитического метода определения вязкости цитоплазмы: плазмолитический и центрифужный.

Для целей селекции предложен метод диагностики жаро- и засухоустойчивости по гидролизу статолитного крахмала в корневом чехлике, у однодольных — в основном корне, а для многих двудольных растений — в боковых корнях. Положив в основу биологический принцип адаптации, мы разработали метод повышения засухоустойчивости — предпосевное закаливание к засухе. Некоторые растения сохраняют закаленное состояние в течение нескольких поколений — длительную модификацию. У многих растений закаливание вызывает два эффекта: 1) повышение способности выносить обезвоживание и перегрев и 2) стимуляционный эффект, который длится в течение всего онтогенеза. Даже при отсутствии засухи закаленные растения томатов, проса и других культур обнаруживают более интенсивный рост. Стимуляционный эффект стал более понятен в последнее время, так

как оказалось, что содержание ДНК и особенно РНК у закаленных растений выше, а также выше функциональная активность хроматина. С активностью хроматина связаны и особенности структуры закаленных растений, их большая ксероморфность и одновременно большая площадь листьев. Закаленные растения отличаются более интенсивным метаболизмом, большей активностью ферментов и повышенной интенсивностью физиологических процессов. При обезвоживании они образуют больше метаболической воды, и содержание воды у них выше даже в условиях засухи. Гидрофильность полимеров цитоплазмы, ее вязкость и эластичность выше у закаленных растений, чем у контрольных. Их корневая система имеет больший объем, общую и активную поверхность. Очень большой интерес представляют генеративные органы закаленных растений. Почвенная и атмосферная засухи вызывают у контрольных растений повреждение микроспор (пыльцы) и клеток археоспория, в результате чего образуются вместо тетрад триады, диады, монады. Закаленные растения образуют значительно меньше стерильной пыльцы, и в большинстве клеток археоспория образуются нормальные тетрады. Таким образом, у закаленных растений создаются лучшие условия для оплодотворения и образования в тех же неблагоприятных условиях нормальных семян, зерновок и семян. Обращает на себя внимание большая стабильность мембранных структур у предпосевно-закаленных растений. Митохондрии меньше повреждаются действием повышенных температур у закаленных растений по сравнению с контрольными. Репарационные процессы, в частности восстановление сопряжения окисления с фосфорилированием при регидратации, у закаленных растений происходят раньше, чем у контрольных. Тилакоиды хлоропластов отличаются большей стабильностью, что хорошо видно на примере закаленных растений, перенесших засуху. Одним из способов защиты организма от перегрева являются сравнительно недавно обнаруженные белки теплового шока (БТШ). Открыты они были у дрозофилы, но в последнее время есть данные [Евгеньев, 1981] о их наличии и у растений (дрожжи, кукуруза). У дрозофилы при тепловом шоке в гигантских хромосомах слюнных желез образуются вздутия (пуфы). При повышении температуры все гены хромосом прекращают свою работу и останавливается синтез белков в цитоплазме. Образованные в пуфах РНК кодируют образование белков теплового шока. Всего вероятнее предположить, что БТШ при адаптации растения к перегреву включаются в соответственные мембраны органелл, изменяя органеллографию цитоплазмы, как называет Фрей-Виссминг [1976] субмикроскопическую структуру клетки. Весьма вероятно, что у ксерофитов образование БТШ происходит более быстро по сравнению с другими формами растений, что, однако, следует показать экспериментально. Можно считать доказанным, что у закаленных

растений не только повышена их жизнестойкость, лучше всхожесть и энергия прорастания, но и более совершенная саморегуляция. Последнее хорошо видно на примере интенсивности транспирации. В утренние и вечерние часы она у них выше, чем у контрольных, а в середине дня значительно ниже [Генкель, 1946]. Засухоустойчивость и адаптация к ней растений связана в первую очередь с перестройкой мембран и матрикса протоплазмы в направлении их стабилизации. Высокое содержание белка и липидов у засухоустойчивых растений является лишь материалом для репарации мембран при их обратимых повреждениях. Об этом говорит вышеупомянутая стабильность мембран у закаленных растений, а также отсутствие большого количества запасных белков в листьях ксерофитных растений. Однако этот вопрос нуждается в дальнейшей экспериментальной разработке. К закаливанию способны далеко не все растения, а только те, в природе которых лежит способность переносить более или менее длительное обезвоживание. Можно сформулировать некоторое правило: чем мезофитнее растение, тем оно хуже переносит обезвоживание и тем труднее оно проходит процесс закаливания. В связи с этим положением некоторые сорта растений не способны проходить процесс закаливания. Помимо значительного повышения продуктивности, закаленные растения очень удобны для физиологических опытов, давая замечательный материал для сравнения, так как сравнивается не только один и тот же вид, но и тот же сорт. Сравняется контроль с обычной засухоустойчивостью и тот же сорт закаленных растений с повышенной жаро- и засухоустойчивостью.

Помимо метода предпосевного закаливания, нами предложен метод повышения жароустойчивости путем повышения вязкости цитоплазмы. Для этой цели сухие семена или зерновки растений в течение суток обрабатываются 0,2%-ным раствором хлористого кальция, который сильно повышает вязкость цитоплазмы и жароустойчивость. Кроме того, можно использовать комплексный метод закаливания с применением ретардантов.

Мы убеждены в том, что в полевых условиях возможно и необходимо проводить физиолого-экологическое изучение состояния посевов при тех или иных агрономических мероприятиях, поэтому особое значение мы придаем вопросам агротехники для повышения засухоустойчивости. Примеры подобного рода мы взяли из нашего опыта работы. Мы разобрали два примера: 1) влияние мелиорации солонцов на водный режим, состояние и продуктивность культурных растений; 2) изучение системы обработки почвы Т. С. Мальцева. Полученные экспериментальные результаты отчетливо показали, что физиолог растений вполне может дать некоторые коррективы и оценить применяемые агротехнические мероприятия.

Научное исследование должно не только устанавливать новые факты и закономерности, но и открывать перспективы и направления дальнейшей научной работы. Мы считаем, что необходимо не только направить дальнейшее изучение жаро- и засухоустойчивости растений на причины повреждения и гибели растений от этих неблагоприятных факторов, но и перенести центр тяжести на изучение причин адаптации растений к неблагоприятным условиям окружающей среды. Необходимо глубже проникнуть в сущность адаптационных изменений и тех причин, которые вызывают возрастание их устойчивости, а стало быть, и продуктивности в аридных условиях и в условиях орошения. Причина повышения устойчивости растений, несомненно, лежит в целом комплексе метаболических и структурных особенностей организма. Происходящая в процессе адаптации перестройка метаболизма и структурные изменения мембран, всего содержимого клеток и их органелл еще почти совершенно неизучены, и в этом отношении открывается широкое поле деятельности для будущих исследователей. Однако эти первичные реакции тесно связаны со всеми многочисленными изменениями всего организма, и необходимо изучать жаро- и засухоустойчивость на разных уровнях познания: молекулярном, субмикроскопическом, клеточном, организменном. Слабоизученным является популяционный уровень, который требует выработки специальных подходов и разработки новых методов исследования. Необходимо разрабатывать генетические аспекты изучения засухоустойчивости, что особенно важно для повышения устойчивости. Геном любого организма определяет информационные закономерности всего онтогенеза растения. В то же время растение может очень разнообразно реализовывать информацию в фенотипических изменениях в связи с окружающими условиями. Это положение недостаточно, с нашей точки зрения, используется как в селекции, так и в агротехнике. Очень важно дальнейшее изучение проблемы криптобиоза при обезвоживании. Необходимо углубление представлений о роли макроэргических связей при переходе растения в криптобиоз. Представляет большой интерес разработка методов, отличающих криптобиоз от состояния покоя, с целью изучения хранения семенного материала, что имеет огромное народнохозяйственное значение. Необходимо развивать учение о формах воды у растений, в частности метаболической и гомеостатической. Необходимо продолжать изучение жароустойчивости как системы, состоящей из теплоустойчивости и гелиоустойчивости; уточнять и развивать методы диагностики и повышения устойчивости с точки зрения мембранной структуры организма в связи с изменениями метаболизма. По-видимому, большое значение в будущем приобретет и системный подход, позволяющий более достоверно поставить ряд актуальных задач и более объективно оценить результаты полученного экспериментального материала. Регулирование

процесса адаптации позволит изменять процесс гомеостаза в сторону гетеростаза, т. е. позволит поднять гомеостаз на новый уровень, что повысит интенсивность метаболизма и интенсивность и активность физиолого-биохимических процессов и приведет в конечном итоге к значительному повышению продуктивности сельскохозяйственных растений за счет внутренних свойств организма. Общебиологическая проблема криптобиоза при обезвоживании приближает нас к капитальному выводу о сущности этого явления, но требует дальнейших тщательных изысканий и новых исследований. В целом мы считаем, что биологический принцип изучения привел к существенным результатам по повышенной засухоустойчивости и ему необходимо уделять большее внимание при изучении физиолого-биохимических процессов у растений. Таковы основные задачи, стоящие в настоящее время перед исследователями. Однако из изложенного нами материала следует и целый ряд более частных задач, которые также имеют немаловажное значение. Установление сложной природы жароустойчивости требует более углубленного исследования. Проблема роли и состояния воды в структуре протоплазмы и физиологии организма должна занять большое место в изучении устойчивости растений. Нам хочется верить, что перед физиологией устойчивости растений открываются значительные перспективы как в области фундаментальных исследований, так и в области практического использования в растениеводстве. Заканчивая монографию, мы надеемся, что она принесет хотя бы некоторую пользу нашей стране в деле повышения продуктивности полей, тогда мы будем считать поставленную перед собою задачу выполненной.

- Адамович А. А.* Повышение засухоустойчивости сорта яровой пшеницы.— Физиология растений, 1964, т. 11, вып. 4, с. 745—793.
- Азизбекова З. С.* Повышение солеустойчивости хлопчатника, кукурузы и люцерны. Баку: Изд-во АН АзССР, 1964.
- Аксенов С. И.* О состоянии воды в биологических объектах с малой влажностью.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 41—50.
- Аксенов С. И., Аскоченская Н. А., Головина Е. А.* Изучение состояния воды в семенах разного качественного состава и его изменения при температурных воздействиях.— Физиология растений, 1977, т. 24, вып. 6, с. 1251—1259.
- Аксенов С. М., Горячев С. Н., Шерман Ф. Б.* и др. Об изолированной воде в высушенных микроорганизмах.— Микробиология, 1978, т. 67, вып. 3, с. 549—553.
- Александров В. Я.* О связи между теплоустойчивостью протоплазмы и температурными условиями существования.— Докл. АН СССР, 1952, т. 83, вып. 1, с. 149—152.
- Александров В. Я.* Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток.— Эксперим. ботаника, 1955, т. 10, с. 308—355.
- Александров В. Я.* Цитофизиологический анализ теплоустойчивости растительных клеток и некоторые задачи цитозкологии.— Ботан. журн. 1956, т. 41, № 7, с. 939.
- Александров В. Я.* Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975.
- Александров В. Я., Фельдман Н. Л.* Исследование реактивного повышения устойчивости клеток при действии нагрева.— Ботан. журн. 1958, т. 43, № 2, с. 194.
- Алексеев А. М.* Физиологические основы влияния засухи на растения.— Учен. зап. Казан. ун-та, 1937, т. 97, кн. 5/6, с. 1—263.
- Алексеев А. М.* Водный режим растения и влияние на него засухи. Казань: Татар. кн. изд-во, 1948.
- Алексеев В. А.* Влияние водного режима на продукцию ауксинов и рост растений.— Докл. АН СССР, 1949, т. 67, № 3, с. 561.
- Алексеев В. А.* Влияние водного режима на продукцию ауксинов и рост растений.— Докл. АН СССР. Нов. сер., 1951, т. 84, № 1, с. 93.
- Али-Заде.* Влияние поливов на содержание нуклеиновых кислот в почках глухих побегов чайного куста в связи с их ростом.— В кн.: Биология нуклеинового обмена у растений. Уфа, 1959, с. 105—106.
- Алпатыев А. М.* О показателях засухи.— Метеорология и гидрология, 1955, № 4, с. 21—24.
- Алпатыев А. М., Иванова В. Н.* Характеристика и географическое распространение засух.— В кн.: Засухи в СССР, их происхождение, повторяемость и влияние на урожай / Под ред. А. И. Руденко. Л.: Гидрометеоиздат, 1958, с. 31—45.
- Альтергоп В. Ф.* Биохимические механизмы гибели, устойчивости и приспособления растений при воздействии высоких температур в природе.— В кн.: Клетка и температура среды. Л.: Наука, 1968, с. 185.
- Альтергоп В. Ф.* Биохимические механизмы гибели, устойчивости и приспособления растений к действию высоких температур в природе.— В кн.: Физиология устойчивости растений континентального климата. Новосибирск: Наука, 1976а, с. 115—123.
- Альтергоп В. Ф.* Принципы физиологических исследований в проблеме рас-

- тениеводства в Сибири.— В кн.: Физиология устойчивости. Новосибирск: Наука, 1976б, с. 4—14.
- Альтергог В. Ф.* Физиология растений в решении проблемы плодородия почв в Сибири.— В кн.: Проблемы сибирского почвоведения. Новосибирск: Наука, 1977, с. 168—175.
- Альтергог В. Ф.* Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе. М.: Наука, 1981. (40-е Тимирязевское чтение.)
- Альтергог В. Ф., Волгина Н. П., Новоселова А. Н., Севрова О. П.*— Регуляторные механизмы формирования жароустойчивости растений.— В кн.: Физиологические механизмы регуляции приспособления и устойчивости у растений. Новосибирск: Наука, 1966, с. 5—15.
- Альтергог В. Ф., Мордкович С. С.* Воздействие повышенных температур на растение в природной среде.— В кн.: Проблема засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 59.
- Альтергог В. Ф., Махоткина Г., Селезнев А.* Сенсизация, что она дает.— Земледелие, 1972, № 7, с. 42—45.
- Аманов Н. А.* Адаптация древесных растений к засухе. Фрунзе: Илим, 1976.
- Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов.* Рига: Зинатне, 1973.
- Андреева И. Н.* Питание растений при обработке почвы по Т. С. Мальцеву.— Физиология растений, 1957, т. 4, вып. 6, с. 533.
- Андреева И. Н.* Особенности питания растений при новой системе обработки почвы по Т. С. Мальцеву: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1958.
- Андреева И. Н.* О состоянии митохондрий растений в связи с репарационными процессами после перенесения высоких температур.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 70—85.
- Андреева И. Н., Гринева Г. М.* Изменение ультраструктуры митохондрий корневых кукурузы при повреждающих воздействиях.— В кн.: Хлоропласты и митохондрии. М.: Наука, 1969, с. 301—309.
- Андреева И. Н., Куркова Е. Б.* Влияние предпосевного закаливания семян к засухе на окислительную и фосфорилирующую активность митохондрий растений кукурузы.— В кн.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1964, с. 236—240.
- Аникиев В. В.* О некоторых патологических особенностях микроспорогенеза у пшеницы при недостатке воды в почве.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959, т. 178, с. 25—35.
- Аникиев В. В.* К биологии критического периода у растений к недостаточному водоснабжению.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1963, т. 249, с. 5—207.
- Аникиев В. В., Горощенко Е. Н.* Действие недостаточного увлажнения почвы в световую стадию на последующее развитие и стерильность пыльцы у ячменя.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1955, т. 109, с. 111—129.
- Антипов Н. И.* Некоторые стороны жизнедеятельности гигрофитов в пересыхающих водоемах.— Учен. зап. Рязан. гос. пед. ин-та. Ботаника, 1968а, т. 68, с. 52—66.
- Антипов Н. И.* Особенности жизнедеятельности некоторых видов верескоцветных.— Там же, 1968б, с. 67—85.
- Антипов Н. И.* Водный режим ксерофитов среднеевропейской территории СССР.— Там же, 1968в., с. 86—101.
- Антипов Н. И.* Особенности водного режима озимых растений.— Там же, 1968 г, с. 131—145.
- Антипов Н. И.* К вопросу об эволюции мезофитов, гигрофитов и ксерофитов.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 247—279.
- Антипов Н. И.* Особенности водообмена различных экологических групп растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань: КГУ, 1973. 39 с.

- Ангилов Н. И.* Интенсивность общей, кутикулярной и устьичной транспирации листьев на солнечной и теневой стороне кроны деревьев.— В кн.: Материалы изучения биологии растений в Рязанской области. Рязань: Пед. ин-т, 1974, вып. 1, с. 7—18.
- Ангилов Н. И.* О проявлении биогенетического закона в водообмене растений.— Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, № 5, с. 688—698.
- Арнольди В. М.* Введение в изучение низших организмов. М., 1925.
- Артемова А. С., Пронина Н. Д.* Диагностирование на засухоустойчивость пшеницы сорта Восток.— Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР, 1967, вып. 64.
- Ахматов К. А.* Адаптация древесных растений к засухе. Фрунзе: Илим, 1976.
- Ахромейко А. И.* Физиологические обоснования степного лесоразведения.— В кн.: Бузулукский бор. М.: Гослесбумиздат, 1950, т. 3.
- Бабушкин Л. Н.* Адаптация аппарата фототаксиса хлоропластов к интенсивности света.— Докл. АН СССР, 1955, т. 102, № 6, с. 1215—1218.
- Бабушкин Л. Н.* О связи фототаксиса хлоропластов с фотосинтезом.— Докл. АН СССР, 1955, т. 103, № 3, с. 507—510.
- Бабушкин Л. Н.* Явление поглощения воды листьями помидоров и картофеля.— Докл. АН СССР, 1960, т. 134, № 6, с. 1484—1485.
- Бадалян В. С.* Засухоустойчивость растений и пути ее повышения.— В кн.: Сб. науч. тр. Армян. с.-х. ин-та. Ереван, 1962, № 12, с. 365—372.
- Баданова К. А.* Изменение устойчивости растений к высоким и низким температурам в зависимости от качества азотного питания.— Физиология растений, 1956, т. 5, вып. 4, с. 353—356.
- Баданова К. А.* Влияние тяжелой воды на растения.— Физиология растений 1957, т. 3, вып. 1, с. 43—48.
- Баданова К. А.* Влияние атмосферной засухи на коллоидно-химические свойства протоплазмы.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 590—596.
- Баданова К. А.* Водный режим растений с точки зрения структурной и гидрофильной вязкости протоплазмы.— Докл. АН СССР. Нов. сер. 1957, т. 116, № 6, с. 1033—1035.
- Баданова К. А.* Влияние почвенной засухи и суховея на обмен веществ закаленных к засухе растений.— В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 270—284.
- Баданова К. А., Варгапетян Б. Б.* О проницаемости для воды протоплазмы покоящихся почек древесных растений.— Докл. АН СССР, 1967, т. 176, № 2, с. 476—477.
- Баданова К. А., Левина В. В.* О влиянии гиббериллина и ретарданта ССС на засухоустойчивость ячменя.— Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 3, с. 568—574.
- Баданова К. А., Левина В. В.* Об изменении вязкости протоплазмы в процессе «гелефикации» у созревающих семян фасоли.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 93.
- Баданова К. А., Томазин Н. А.* О возможности механизации процесса предпосевного закаливания зерновых культур против засухи.— С.-х. биология, 1976, т. XI, № 1, с. 31—33.
- Баканова Л. В.* Изучение сравнительной жароустойчивости листьев и колосковых чешуй у некоторых злаков.— Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 1, с. 133—138.
- Балина Н. В.* Влияние суховея на микроспорогенез растений фасоли, закаленной к засухе.— Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 1, с. 146—151.
- Барабальчук К. А.* Влияние ионов кальция, марганца, магния и калия на устойчивость растительных клеток.— Цитология, 1970, т. 12, № 5, с. 609—621.
- Барская Е. И., Балина Н. В.* Репродуктивный процесс у растений в связи с засухоустойчивостью.— Физиология и биохимия культ. растений, 1970, т. 2, вып. 4, с. 416—419.

- Барская Е. И., Балина Н. В.* О роли каллозы в пыльниках растений.— Физиология растений, 1971а, т. 18, вып. 4, с. 716—721.
- Барская Е. И., Балина Н. В.* Влияние суховея на репродуктивный процесс у растений.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Наука, 1971б, с. 93—114.
- Барская Е. И., Балина Н. В., Канаиш Е. В.* Влияние засухи на динамику каллозы в пыльниках растений.— Докл. АН СССР, 1973, т. 208, № 2, с. 476—478.
- Барсуков Л. Н.* Оборачивание пахотного слоя как основной элемент вспашки.— Химизация соц. земледелия, 1937, № 7, с. 76—89.
- Бауэр Э. С.* Теоретическая биология. М.; Л.: ВИЭМ, 1935.
- Бейдеман И. Н.* Эколого-геоботанический очерк растительности Мильской степи.— В кн.: Эколого-геоботанические и агромелиоративные исследования в Кура-Араксинской низменности Закавказья. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 5—203.
- Бейдеман И. Н.* Эколого-биологические основы смен сообществ в растительном покрове Кура-Араксинской низменности Закавказья: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л.: Ботан. ин-т им. В. Л. Комарова, 1965.
- Бейдеман И. Н.* Основные направления в изучении водного обмена у растений в природе.— В кн.: Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука, 1975, с. 3—23.
- Бекер М. Е.* О взаимосвязи биоза с преданабиозом микроорганизмов.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 13—22.
- Бернал Д.* Возникновение жизни. М.: Мир, 1969.
- Блезман Г. И.* Влияние обезвоживания на механизм действия и субстратную специфичность белка с рибонуклеазной активностью из цитоплазмы листьев пшеницы.— Физиология растений, 1978, т. 25, № 6, с. 1211—1218.
- Блезман Г. И.* Четвертичная структура цитоплазматического белка с рибонуклеазной активностью из листьев проростков пшеницы: Киветические проявления его «нативной», диссоциированной и реассоциированной форм.— Биохимия, 1977а, т. 42, № 5, с. 815—822.
- Блезман Г. И.* Возможный механизм изменения цитоплазматической рибонуклеазной активности в листьях проростков пшеницы при обезвоживании и регидратации.— Физиология растений, 1977б, т. 24, № 3, с. 507—512.
- Блезман Г. И.* Причины изменения и особенности проявления рибонуклеазной активности при обезвоживании растений.— Физиология растений, 1979а, т. 26, № 5, с. 932—942.
- Блезман Г. И.* Количественные изменения в содержании рибонуклеозидмонофосфатов в цитоплазме листьев пшеницы при обезвоживании.— Физиология растений, 1979б, т. 26, № 4, с. 779—787.
- Блезман Г. И.* Качественные изменения в содержании рибонуклеозидмонофосфатов в цитоплазме листьев пшеницы при обезвоживании.— Физиология растений, 1980, т. 27, № 2, с. 235—240.
- Блезман Г. И., Георус Е. К.* Внутриклеточное распределение рибонуклеазной активности в листьях проростков пшеницы и некоторые причины ее повышения в цитоплазматической фракции под влиянием на растения засухи.— Физиология растений, 1974, т. 21, № 6, с. 1161—1167.
- Блезман Г. И., Георус Е. К.* Очистка цитоплазматического белка с рибонуклеазной активностью из листьев проростков пшеницы и изменение его четвертичной структуры под действием на растения засухи.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 1, с. 98—106.
- Блинков Б. Н.* Сохранение жизни микроорганизмов.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 31—40.
- Бобко Е. В., Ощепков Н. П., Белкин Н. М.* К вопросу о нитрификации в почвах солодово-черноземного комплекса.— Тр. Сиб. ин-та с.-х. лесоводства. Омск, 1928, т. 10, вып. 3.
- Бриллиант В. А.* Зависимость энергии фотосинтеза от содержания воды в листьях.— Изв. Гл. Ботан. сада, 1925, т. 24.

- Бриллиант В. А.* Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Бурдасов В. М.* Этапы эмбрионального развития яблони в связи с зимостойкостью сорта.— Физиология растений, 1969, т. 16, № 2, с. 241—249.
- Бугенко Р. Г., Строгонов Б. П., Бабаева Ж. А.* Соматический эмбриогенез в культуре ткани моркови в условиях высоких концентраций солей в среде.— Докл. АН СССР, 1967, т. 175, № 4, с. 1179—1181.
- Бутылин Е. И.* О процессе нитрификации в осолодевающих почвах.— Микробиология, 1936, т. 5, вып. 1, с. 112—115.
- Бухарин П. Д.* Термический режим и жароустойчивость некоторых культурных растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МОПИ, 1958а. 16 с.
- Бухарин П. Д.* Припочвенные ожоги листьев пшеницы.— Физиология растений, 1958б, т. 5, № 4, с. 361—363.
- Бухарин П. Д.* О температуре листьев и жароустойчивости некоторых культурных растений.— Физиология растений, 1958в, т. 5, № 2, с. 123—131.
- Бучинский И. Е.* Засухи, суховеи, пыльные бури на Украине и борьба с ними. Киев: Урожай, 1970. 236 с.
- Бучинский И. Е.* Засухи и суховеи. Л.: Гидрометеиздат, 1976. 214 с.
- Василевская В. К.* Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1954. 183 с.
- Васильев И. М.* Водное хозяйство растений песчаной пустыни Каракум — Тр. по приклад. ботанике, генетике и селекции, 1931, с. 125—272.
- Вартапетян Б. Б., Курсанов А. Л.,* Изучение водного обмена растений с помощью тяжелоокислородной воды H_2O_{18} — Физиология растений, 1959, т. 6, № 2, с. 144—150.
- Вартапетян Б. Б., Баданова К. А.* О скорости водообмена у покоящихся органов растений.— Физиология растений, 1963, т. 10, № 1, с. 106—108.
- Веселова Т. В., Веселовский В. А., Гриненко В. В.* и др. Влияние обезвоживания на длительное послесвечение листьев винограда.— Физиология растений, 1973, т. 20, вып. 1, с. 47—53.
- Викторов Д. И.* Краткий словарь ботанических терминов. М.; Л.: Наука, 1964.
- Вихулина А. А.* К изучению физиологии сахарной и кормовой свеклы на почвах солонцового ряда.— Тр. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те, 1938, т. 8, вып. 1/2, с. 1—39.
- Вилькенс А. А., Дмитренко В. П.* О динамике влагозапасов почвы при засухах.— В кн.: Засухи и урожай. М.: Гидрометеиздат, 1978, с. 23—39.
- Волкова Е. Н.* Особенности развития пустынных эфемеров в условиях Москвы.— Тр. Ин-та ботаники ТССР, 1958, т. 4, с. 97—126.
- Волкова Е. Н.* К анатомии листа пустынных эфемеров. М.: МОПИ, 1969, т. 29, вып. 2, с. 59—71.
- Володин А. П.* Прибор для определения температуры листа.— Докл. АН СССР, 1940, т. 27, № 5, с. 487—489.
- Володин А. П.* Жаростойкость некоторых ксерофитов в природной обстановке.— Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951, т. 1, с. 72—80.
- Востров И. С.* Изменение микробиологических показателей и биологической активности почвы при обработке ее по методу Т. С. Мальцева.— Тр. Ин-та микробиологии АН СССР, 1960, вып. 7, с. 205—213.
- Востров И. С.* Микробиологическая разнокачественность горизонтов пахотного слоя почвы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т микробиологии АН СССР, 1965.
- Вульф Е. В.* Историческая география растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944.
- Гасанов Р. А., Мамедов Т. Г., Гарусов Б. Н.* О взаимосвязи сверхслабой хемилюминесценции и жароустойчивости растительных организмов.— Докл. АН СССР, 1963, т. 153, № 4, с. 947—949.
- Гейройц И. К.* Солонцы, их происхождение, свойства и мелiorация. Изд. Носов. с.-х. опыт. станции, 1962а, вып. 46.
- Гейройц К. К.* Почва как культурная среда для сельскохозяйственных растений. Киев, 1926б.

- Гедройц К. А.* Почвенный поглощающий комплекс и почвенные поглощенные катионы как основа генетической классификации.— Изд. Носов. с.-х. опыт. станции, 1927.
- Генерозова И. П.* Закаливание растений как способ повышения мембран хлоропластов к обезвоживанию на примере проростков пшеницы.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 5, с. 921—927.
- Генерозова И. П.* Структурно-функциональная характеристика хлоропластов в условиях засухи.— В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 183—205.
- Генкель А. Г.* Результат затоплений корней деревьев.— Лесн. журн., 1906, вып. 7, с. 738—742.
- Генкель А. Г.* К анатомии *Peltvetia canaliculata* и других бурых водорослей черты прилива в связи с новой (ямбибиционной) тканью у них.— Ботан. зап., 1912, т. 28, с. 28—84.
- Генкель П. А.* Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения.— Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1946, т. 5, вып. 1, с. 1—237.
- Генкель П. А.* О причинах засухоустойчивости некоторых ксерофитов и галофитов.— Ботан. журн., 1949, т. 34, № 5, с. 461—473.
- Генкель П. А.* Крахмальная проба как один из методов диагностики засухоустойчивости.— Докл. АН СССР, 1952, т. 86, № 5, с. 1049—1052.
- Генкель П. А.* Солеустойчивость растений и пути ее направленного повышения: М.: Изд-во АН СССР, 1954. (12-е Тимирязевское чтение.)
- Генкель П. А.* Научные основы системы обработки почвы по Т. С. Мальцеву.— Вестн. АН СССР, 1954, т. 10, с. 43—47.
- Генкель П. А.* Диагностика засухоустойчивости культурных растений и способы ее повышения: (Методические указания). М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Генкель П. А.* О повышении солеустойчивости растений при засолении почвы сульфатами.— Изв. АН СССР. Сер. биол. 1960, № 4, с. 550—562.
- Генкель П. А.* Физиология устойчивости растительных организмов.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1967, т. 3, с. 87—265.
- Генкель П. А.* О некоторых причинах ритмических движений листьев кислицы *Oxalis acetosella*.— В кн.: Физиология и биохимия здорового и больного растения. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 130—143.
- Генкель П. А.* Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 5—27.
- Генкель П. А.* Физиология растений. М.: Просвещение, 1975.
- Генкель П. А.* Христофор Яковлевич Гоби. М.: Наука, 1976.
- Генкель П. А.* О симбиозе в растительном мире.— Успехи соврем. биологии, 1977, т. 84, вып. 4, с. 138—151.
- Генкель П. А.* Криптобиоз (анабиоз) у пойкилоксерофитов и семян и их устойчивость к обезвоживанию.— В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 76—100.
- Генкель П. А.* Адаптация растений к экстремальным условиям окружающей среды.— Физиология растений, 1978, т. 25, № 5, с. 889—902.
- Генкель П. А.* О сопряженной и конвергентной устойчивости растений.— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 5, с. 921—924.
- Генкель П. А.* Дмитрий Анатольевич Сабинин. М.: Наука, 1980.
- Генкель П. А., Абдиева Р. Р.* О жароустойчивости гемиксерофитов.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 228—246.
- Генкель П. А., Азибекова З. С.* Результаты широкого производственного опыта по внедрению метода направленного повышения солеустойчивости хлопчатника.— Физиология растений, 1955, т. 2, вып. 1, с. 90—92.
- Генкель П. А., Андреева И. Н., Куркова Е. Б.* Действие температуры на

- ультраструктуру и окислительное фосфорилирование митохондрий корневой кукурузы.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1968, № 1, с. 53—58.
- Генкель П. А., Ангилов Н. И. Водный режим эвгалофитов в природной обстановке.— Физиология растений, 1956, т. 3, № 1, с. 337—342.
- Генкель П. А., Баданова К. А. Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам.— Физиология растений, 1956, т. 3, № 5, с. 456—462.
- Генкель П. А., Баданова К. А., Андреева И. Н. Значение дыхания для оводненных клеток растений в условиях засухи.— Физиология растений, 1967, т. 14, № 3, с. 494—499.
- Генкель П. А., Баданова К. А., Балина Н. В., Томахин Н. А. Предпосевное закаливание растений против засухи и их продуктивность.— Биол. науки, 1979, № 6, с. 5—12.
- Генкель П. А., Баданова К. А., Левина В. В. О новом лабораторном способе диагностики жаро- и засухоустойчивости для селекции.— Физиология растений, 1970, т. 17, № 2, с. 431—435.
- Генкель П. А., Баданова К. А., Прусакова Л. Д., Бокарев К. С. Повышение жаро- и засухоустойчивости яровой пшеницы комплексным способом.— Физиология растений, 1979, т. 26, № 3, с. 641—647.
- Генкель П. А., Баканова Л. В. О плазмодесмах и хетовских нитях у некоторых водорослей.— Физиология растений, 1966, т. 13, № 5, с. 867—870.
- Генкель П. А., Балина Н. В., Барская Е. И., Кашлан А. Влияние предпосевого закаливания семян к засухе на репродуктивные процессы у растений.— Докл. АН СССР, 1966, т. 169, № 3, с. 709—712.
- Генкель П. А., Барская Е. И. Изменение вязкости протоплазмы в онтогенезе некоторых травянистых растений в связи с засухоустойчивостью.— Ботан. журн., 1962, т. 47, № 6, с. 802—807.
- Генкель П. А., Влехман Г. И. Влияние предпосевого закаливания к засухе на изменение РНКазной активности листьев пшеницы при обезвоживании и регидратации.— Физиология растений, 1982, т. 29, № 1.
- Генкель П. А., Бобрицкая М. А., Цветкова И. В. Влияние обработки почвы по системе Т. С. Мальцева на некоторые физиологические особенности яровой пшеницы.— Физиология растений, 1955, т. 2, № 1, с. 42—51.
- Генкель П. А., Ивануцкая Е. Ф. Некоторые особенности растений предпосевно закаленных к условиям карбонатного засоления.— Агрохимия, 1967, № 12, с. 62—73.
- Генкель П. А., Кологова С. С. Предпосевное закаливание и морозоустойчивость.— В кн.: Сборник памяти В. Н. Любименко. М.: Изд-во АН СССР, 1938, с. 195—197.
- Генкель П. А., Крапивина А. Т. О кутикулярной транспирации растений.— В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 32—41.
- Генкель П. А., Куркова Е. Б., Пронина Н. Д. О влиянии обезвоживания на ход фотосинтеза у гомеогидровых и пойкилогидровых растений.— Физиология растений, 1970, т. 17, № 6, с. 1140—1146.
- Генкель П. А., Кушниренко С. В. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения. М.: Наука, 1966.
- Генкель П. А., Левина В. В. Защитные реакции некоторых водорослей на действие неблагоприятных условий окружающей среды.— Журн. общ. биологии, 1975, т. 36, вып. 1, с. 82—89.
- Генкель П. А., Левина В. В. Потеря способности к криптобиозу (анабиозу) у пойкилоксерофитного мха.— Физиология растений, 1976, т. 23, № 6, с. 1280—1284.
- Генкель П. А., Любимова В. Ф. О применении видоизмененного метода предпосевого закаливания пшеницы против засухи.— Учен. зап. МОПИ, 1947, т. 10, вып. 3, с. 131—136.
- Генкель П. А., Мартьянова К. Л., Зубова Л. С. Производственные опыты по

- предпосевному закаливанию растений против засухи.— Физиология растений, 1964, т. 11, вып. 3, с. 538—543.
- Генкель П. А., Оборин А. И., Глузов Г. А., Данини Е. М., Колотова С. С. Материалы к комплексному изучению и мелиорации солонцов.— Тр. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те, 1935, т. 7, вып. 1/2, с. 1—141.
- Генкель П. А., Окнина Е. З. Состояние покоя и морозоустойчивость плодовых растений. М.: Изд-во АН СССР, 1964.
- Генкель П. А., Окнина Е. З., Баканова Л. В. Физиология состояния покоя у растений.— Ботан. журн. 1968, т. 23, № 8, с. 1063—1068.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. Выделение протоплазмы из клеток эпидермиса лука в состоянии покоя.— Физиология растений, 1963, т. 10, № 2, с. 124—130.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. О причинах, обуславливающих способность пойкилоксерофитов выносить обезвоживание.— Физиология растений, 1968, т. 15, вып. 1, с. 84—92.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. Анабиоз при высыхании у цветкового пойкилоксерофитного растения *Murothamnus flabellifolia*.— Физиология растений, 1969а, т. 16, вып. 5, с. 896—901.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. О физиологических причинах, обуславливающих способность созревающих семян выносить обезвоживание.— Физиология и биохимия культур растений, 1969б, т. 1, вып. 1, с. 73—77.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. О механизме питорриза у мха *Mnium affine* Blandow.— Докл. АН СССР, 1973, т. 211, вып. 2, с. 497—500.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. К экологии *Zygnema stellinum* Vauch. при высыхании мелкого водоема.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1979, т. 4, с. 618—620.
- Генкель П. А., Пустовойтова Т. Н. Изменение эндогенных ростовых веществ в листьях абрикоса при действии почвенной засухи.— Acta Horticulturae, Technicae communication of SSHS, 1968, N 11, vol. 3, p. 511—521.
- Генкель П. А., Пустовойтова Т. Н. Рец. на кн.: «Физиологические аспекты неорошаемого земледелия» / Под ред. Ю. С. Гупта.— Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 5, с. 1088—1090.
- Генкель П. А., Сагарова Н. А., Блехман Г. И., Творус Е. К. Влияние водного дефицита на функциональную активность цитоплазматических рибосом листьев пшеницы и изоферментный спектр цитоплазматической рибонуклеазы.— Физиология растений, 1974, т. 21, № 1, с. 113—120.
- Генкель П. А., Сагарова Н. А., Творус Е. К. Влияние засухи на синтез белка и состояние рибосом в растениях.— Физиология растений, 1967, т. 14, № 5, с. 898—907.
- Генкель П. А., Сагарова Н. А., Творус Е. К. Функциональная активность рибосом, адаптированных к засухе растений.— Физиология растений, 1972, т. 19, № 5, с. 1041—1046.
- Генкель П. А., Сагарова Н. А., Шапошникова С. В. Функциональная активность хроматина у закаленных к засухе растений.— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 2, с. 422—427.
- Генкель П. А., Творус Е. К. Различия в седиментации рибосом из зародышей незакаленных и закаленных семян пшеницы.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 2, с. 236—241.
- Генкель П. А., Фролова Л. А. Рец. на кн.: Голдовский А. М. Основы учения о состоянии организмов.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 3, с. 632—634.
- Генкель П. А., Цветкова И. В. Повышение жароустойчивости растений.— Докл. АН СССР, 1955, т. 102, № 2, с. 383—386.
- Генкель П. А., Цветкова И. В. Водный режим и продуктивность яровой пшеницы, возделываемой по системе Т. С. Мальцева.— В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Генкель П. А., Цветкова И. В. Применение гравийных культур при изучении

- почвенной и атмосферной засухи.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 5, с. 610—614.
- Генкель П. А., Мяжкова А. Н., Цветкова И. В. О стимулирующем действии растворов хлористого кальция на растения.— В кн.: В память на Методий Попов. София: Акад. на науките, 1958, с. 137—148.
- Генкель П. А., Шеламова Н. А. Диагностика жаро- и засухоустойчивости некоторых двудольных растений методом гидролиза статолитного крахмала.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 1, с. 185—190.
- Генкель П. А., Шеламова Н. А. К физиологии и экологии криптобиоза (анабиоза) у аэрофитной водоросли *Trentepohlia imbricata* (Kütz. Bor.).— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 3, с. 627—629.
- Генкель П. А., Шеламова Н. Д. Диагностика жаро- и засухоустойчивости растений методом фотометрии.— С.-х. биология, 1980, т. 15, № 3, с. 448—451.
- Генкель П. А., Шеламова Н. А. Диагностика жаро- и засухоустойчивости растений методом фотометрического определения статолитного крахмала.— Биология с.-х. растений, 1980, т. 19, вып. 3, с. 448—452.
- Генкель П. А., Шеламова Н. А. О способности пойкилоксерофитов переносить отрицательные зимние температуры.— Физиология растений, 1981, т. 28, вып. 1, с. 14—17.
- Германов Ф. Н. Биология и биодинамика солончаков, солонцов и осолодевших почв.— Почвоведение, 1933, № 3.
- Главацкая Т. П. Особенности развития мужского гаметофита пшенично-пырейных гибридов.— Реф. докл. Всесоюз. межвуз. конф. по морфологии растений, 1968, с. 73.
- Гладышева О. М., Полимбетова Ф. А. Повышение засухоустойчивости и продуктивности яровых пшениц в условиях освоения новых земель Акмолинской области.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 478—481.
- Гоби Х. Я. О влиянии неорганических солей на развитие водоросли *Chrooclepus Ag.*— Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей, 1873, т. IV, вып. 1, с. 122—138.
- Гоби Х. Я. Отчет об альгологических изысканиях, проведенных летом 1877 г. в Финском заливе.— Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей, 1877, т. X, с. 83—93.
- Голдовский А. М. Промежуточное состояние между анабиозом и жизнедеятельностью — мезабиоз.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 23—30.
- Голдовский А. М. Анабиоз и проблема возникновения жизни.— Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1978, т. 14, № 6, с. 517—519.
- Голдовский А. М. Основы учения о состоянии организмов. Л.: Наука, 1977.
- Голдовский А. М. Анабиоз. Л.: Наука, 1981.
- Голлербах М. М., Шгина Э. А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969.
- Гончарова Э. А. Водный режим и засухоустойчивость персика в условиях Молдавии: Автореф. дис. ... канд. наук. Кишинев: АН МССР, 1965.
- Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М.: Наука, 1966.
- Горшкова А. А., Копылова Л. Д. Биологические особенности степных криоксерофитов Забайкалья.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 280—286.
- Гранин А. В., Пронина Н. Д., Веселовский В. А. Влияние обезвоживания и перегрева на послесвечение фотосинтетического аппарата пойкилогидровых и гомеогидровых растений.— Физиология растений, 1977, т. 24, вып. 6, с. 1261—1267.
- Григорьев Ю. С. Сравнительно-экологическое исследование ксерофилизации высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955.
- Гринева Г. М. Влияние лесных полос на развитие и продуктивность многолетних трав.— Биол. науки, 1959, № 4, с. 131—135.
- Гринева Г. М. Засухоустойчивость и водный режим многолетних трав в усло-

- виях степи и лесных полос.— Сообщ. Моск. Всесоюз. ботан. о-ва, 1960, вып. 1, с. 13—20.
- Гриненко В. В.* Значение авторегуляции водного режима растений в адаптации его к природным факторам.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 115—131.
- Гринфельд Э. Г.* Некоторые физиологические особенности твердой пшеницы в зависимости от способов основной обработки залежей.— Физиология растений, 1958, т. 5, вып. 2, с. 132—139.
- Гроссгейм А. А.* Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры.— В кн.: Проблемы ботаники. М.: Изд-во АН СССР, 1950, с. 163—183.
- Группе Л. Р.* Анабиоз рамондии Балканского полуострова.— В кн.: Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л.: Наука, 1975, с. 183.
- Гуладова И. В., Афанасьева Е. А.* Влияние влажности почвы на интенсивность транспирации древесных и кустарниковых пород.— Почвоведение, 1957, № 8, с. 46—57.
- Гусев Н. А.* Влияние суховея на водный режим яровой пшеницы.— Физиология растений, 1957, т. 4, вып. 4, с. 305—311.
- Гусев Н. А.* Некоторые закономерности водного режима растений. М.: Изд-во АН СССР, 1959.
- Гусев М. В.* Синезеленые водоросли.— Микробиология, 1961, т. 30, вып. 6, с. 1108—1125.
- Гусев Н. А.* О характеристике состояния воды в растениях.— Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 4, с. 432—437.
- Гусейнов В. З.* Физиология засухоустойчивости древесных пород Апшерона: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1952.
- Гуцин Ю. М.* Характер роста корней плодовых деревьев в различное время года в зависимости от условий почвенной среды.— Тр. Укр. НИИ плодородства. Киев; Харьков: Сельхозгиз УССР, 1941, вып. 32.
- Дадыкин В. П., Поганова А. Д.* О регулировании транспирационного расхода влаги растениями с помощью антитранспирантов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1975, № 2, с. 282—274.
- Давва О. В.* Ритм развития некоторых среднеазиатских растений в условиях Москвы.— Тр. Гл. Ботан. сада АН СССР, 1981, т. 2, с. 59—72.
- Дворецкая Е. И.* Некоторые особенности водного режима углеводного обмена древесной и кустарниковой растительности в условиях темно-каштановой зоны почвы.— Тр. ИФРа, 1951, т. 7, вып. 2, с. 291—303.
- Деборин Г. А.* Белковые комплексы как биохимически активные системы.— В кн.: Возникновение жизни на Земле. Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 287.
- Демина О. К.* Направленное повышение засухоустойчивости кукурузы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ИФР АН СССР, 1955.
- Демина О. К., Погосов Э. К.* Предпосевная обработка семян томатов как метод повышения их засухоустойчивости.— Физиология растений, 1955, т. 2, вып. 5, с. 459—464.
- Дзердзеевский Б. Л.* Предварительные данные о циркуляции атмосферы в дни с суховеями в Прикаспии: Микроклиматические исследования в Прикаспийской низменности. М.: Изд-во АН СССР, 1953.
- Дмитренко В. П.* О комплексном агрометеорологическом показателе засухливости.— В кн.: Засуха и урожай. М.: Гидрометеоиздат, 1978, с. 3—22.
- Добрунов Л. Г., Гладышева О. М., Старкова А. В., Полибетова Ф. А., Таранов О. Н.* Повышение засухоустойчивости и урожайности яровых пшениц в зоне освоения новых земель Северного Казахстана.— Физиология растений, 1957, т. 4, вып. 2, с. 205—208.
- Доманский Р.* К вопросу исследований, относящихся к реагированию ярового ячменя на засуху.— Физиология растений, 1959, т. 6, вып. 3, с. 247—248.
- Дроздов О. А.* Засуха и динамика увлажнения. Л.: Гидрометиздат, 1980, с. 95.

- Дубинский Г. П. Орошение как метод направленных климатических мелиораций.— В кн.: Суховеи, их происхождение и борьба с ними. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 342—350.
- Думанский А. В. Учение о коллоидах. М.: Госхимиздат, 1948.
- Евгеньев М. Б. Тепловой шок и работа генов.— Химия и жизнь, 1981, № 6, с. 14—19.
- Енилеев Х. Х. Холодостойкость хлопчатника и пути ее повышения. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1955.
- Еремеев Г. Н. Физиологические показатели диагностики на засухоустойчивость плодовых растений.— Докл. ВАСХНИЛ, 1948, вып. 10, с. 19—23.
- Еремеев Г. Н. Рост поглощающих корней древесных растений в зависимости от почвенных условий.— Докл. АН СССР, 1960, т. 130, № 3, с. 678—681.
- Еремеев Г. Н. Определение засухоустойчивости плодовых и других древесных растений.— Физиология растений, 1963, т. 10, № 6, с. 722—727.
- Еремеев Г. Н. Лабораторно-полевой метод оценки засухоустойчивости плодовых и других растений и краткие результаты его применения.— Тр. Никит. ботан. сада, 1964, т. 37, с. 472—488.
- Еремеев Г. Н. Стойкость плодовых растений к завяданию и перегревам.— В кн.: Тез. докл. конф. по физиологии устойчивости растений. Киев: Наук. думка, 1968, с. 176—177.
- Еремин Г. В., Кошелев И. К. Биология летнего развития и засухоустойчивость сортов и видов сливы.— Тр. Крым. опыт.-селекцион. станции, 1968, т. 4, с. 175—194.
- Еремин Г. В., Кошелев И. К. Водный режим и жаростойкость листьев сливы и алычи на Кубани.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 132—150.
- Ерофеев Н. С., Востров И. С. Использование соломы в качестве удобрения.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1964, № 5, с. 668—676.
- Жданкина Е. М., Ангилов Н. И. Водобмен пойкилоксерофитов.— Учен. зап. Рязан. гос. пед. ин-та, 1968, т. 68, с. 102—121.
- Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968.
- Жолкевич В. Н., Рогачева А. Я. Изменения содержания кислоторастворимых фосфорорганических соединений в растительных тканях при водном дефиците.— Докл. АН СССР, 1963, т. 151, № 2, с. 456—459.
- Жуков А. М., Миловидова Л. С. Грибы — друзья и враги леса. Новосибирск: Наука, 1980. 191 с.
- Завадская И. Г. Влияние азотного питания при недостатке воды в почве в период формирования репродуктивных органов на некоторые физиологические процессы и урожай ячменя.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им А. И. Герцена, 1959, т. 192, с. 117—138.
- Завадская И. Г., Сказкин Ф. Д. К вопросу о микроспорогенезе у ячменя при недостатке воды в почве и внесении азота в различные периоды его развития.— Докл. АН СССР, 1960, т. 131, № 3, с. 692—694.
- Задонцев А. И., Пикуш Г. Р., Гринченко А. Л. Хлорохлинхлорид в растениеводстве. М.: Колос, 1973.
- Заев П. А. К вопросу о безотвальной обработке почвы.— Почвоведение, 1957, № 1, с. 15—25.
- Заленский В. Р. О физиологическом действии мглы на растения.— Тр. Саратов. обл. с.-х. опыт. станции, 1921, т. 3, вып. 1, с. 7—21.
- Запрометов М. Н. Количественное определение катехинов при их разделении хроматографией на бумаге.— Физиология растений, 1958, т. 5, вып. 3, с. 296—300.
- Засухи и урожай / Под ред. д-ра геогр. наук К. Т. Логвинова и канд. геогр. наук Н. И. Гойсы. М.: Гидрометеоздат, 1978, вып. 169.
- Згуровская Л. Н. Анатомио-физиологическое исследование всасывающих, рос-

- товых и проводящих корней древесных пород.— В кн.: Физиология древесных растений, 1958, с. 5—32. (Тр. ин-та леса, т. 41).
- Згуровская Л. Н., Цельникер Ю. Л.* О влиянии поливов после длительной засухи на транспирацию и состояние сосудов корней у древесных пород Деркульской степи.— Физиология растений, 1955, т. 8, вып. 4, с. 346—358.
- Злобина Э. С.* Изучение фаз покоя древесных и кустарниковых пород в связи с их морозоустойчивостью.— Физиология растений, 1975, т. 22, вып. 1, с. 193—196.
- Зубенко В. X.* Влияние предпосевного закаливания семян к засухе на урожай кукурузы пожнивных посевов.— Физиология растений, 1959, т. 6, вып. 3, с. 333—336.
- Ивакин А. П.* Определение жаростойкости овощных культур по ростовой реакции проростков после прогревания.— Физиология растений, 1981, т. 28, вып. 2, с. 444—447.
- Иванов Л. А.* Свет и влага в жизни наших древесных пород. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. (7-е Тимирязевское чтение.)
- Иванов Н. Н.* Зоны увлажнения земного шара.— Изв. АН СССР. Сер. геогр. и геофиз., 1941, № 3.
- Иванов П. К.* Некоторые данные о предпосевной подготовке семян.— Докл. ВАСХНИЛ, 1939, № 21/22, с. 10—16.
- Иванов П. К.* Приемы создания мощного пахотного слоя на черноземах М.: Сельхозгиз, 1953.
- Иванов П. К.* Система основной обработки черноземных и каштановых почв. Саратов: Кн. изд-во, 1958.
- Иванов С. М.* Причины усыхания деревьев косточковых плодовых пород. Кичинев: Штинца, 1961.
- Иванченко В. М., Лесенченко Б. И., Гончарик М. Н.* О «феномене Бриллиант».— Физиология растений, 1968, т. 15, вып. 6, с. 1070—1073.
- Иващенко А.* Шадринский мыслитель.— Наука и жизнь, 1979, № 7, с. 48—60.
- Игнатьев Л. А.* Тепловые режимы обработки семян пшеницы в решении задач семеноводства в Сибири.— В кн.: Физиология устойчивости растений в континентальном климате. Новосибирск: Наука, 1976, с. 135—143.
- Измальский А. А.* Влияние глубокой обработки почвы на первоначальное развитие озимой ржи и пшеницы.— Земледельческая газета, 1881, № 8.
- Ипекджиян В. М.* Изучение засухоустойчивости многолетних трав и пути ее повышения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1951, с. 23.
- Исип И. Н.* Предпосевная обработка семян сахарной свеклы и зерновых культур.— Докл. ВАСХНИЛ, 1939, № 9, с. 11—16.
- История и современное состояние физиологии растений в Академии наук СССР / Под ред. А. Л. Курсанова. М.: Наука, 1967.
- Калинин Ф. Л.* Эмбриональное развитие растений. Киев: Изд-во Укр. акад. с.-х. наук, 1959.
- Калмыков К. Ф.* Осмотическое давление клеточного сока у предпосевно-закаленных и яровизированных растений.— Учен. зап. Перм. гос. ун-та им. А. М. Горького, 1936, т. 2, вып. 4, с. 145—197.
- Каминский А. А.* Три типа засухи и суховеев.— Тр. Глав. геофиз. обсерватории, 1934, т. 1, № 2.
- Канах Е. В.* Изучение водного обмена хлоропластов растений, отличающихся по устойчивости к засухе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т физиологии растений АН СССР, 1978.
- Канивец А. И.* Минеральное питание плодовых культур.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1968, т. 10, с. 129—184.
- Карпилов Ю. С.* Об одной группе ксерорезистентных растений, сходных по анатомии листа, фотосинтезу и водному режиму: Кооперативный фотосинтез у ксерофитов.— Тр. Молд. НИИ орошаемого земледелия и овощеводства, 1970, т. 11, вып. 3, с. 13—17.
- Кашлан А. А.* Влияние предпосевного закаливания к засухе, минеральных

- удобрений и засоления на засухоустойчивость растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1966.
- Кедровский Б. В.* Белковая структура клеточного тела. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1935.
- Келлер Б. А.* Явление крайней солеустойчивости высших растений в дикой природе и проблема приспособления.— Тр. Лаборатории эволюц. морфологии и экологии АН СССР, 1940, т. 1.
- Кенесарина Н. А.* Устойчивость и завядание в связи с динамикой связанной воды у древесно-кустарниковых пород.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 455—457.
- Кефели В. И.* Природные ингибиторы роста и фитогормоны. М.: Наука, 1974.
- Кефели В. И., Турецкая Р. Х.* Методы определения свободных ауксинов и ингибиторов роста в растительном материале.— В кн.: Методы определения регуляторов роста и гербицидов. М.: Наука, 1966, с. 20—44.
- Кириченко Ф. Г.* Влияние отбора растений по мощности корневой системы на повышение урожая и улучшение его качества в потомстве.— Вестн. с.-х. науки, 1963, № 4, с. 3—20.
- Клешин А. Ф.* К вопросу о жароустойчивости листьев хлопчатника при засолении.— Докл. АН СССР, 1945, т. 46, № 8, с. 610—611.
- Клешин А. Ф.* К вопросу о температуре листьев растений при искусственном освещении.— Докл. АН СССР, 1951, т. 79, № 6, с. 1029—1032.
- Клешин А. Ф., Шульгин И. А.* О транспирации и температуре листьев растений в условиях солнечного освещения.— В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 111—130.
- Коблова М. Н.* Факторы, определяющие продолжительность покоя семян сорных растений.— Учен. зап. Ульян. пед. ин-та, 1965.
- Ковда В. А.* Солончаки и солонцы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937.
- Козловский Т. Т.* Водный режим и рост деревьев.— Сел. хоз-во за рубежом, 1958, № 12, с. 27—35.
- Козловский Т. Т.* Водный обмен растений. М.: Колос, 1969.
- Колесников В. А.* Особенности роста корневой системы плодовых культур. М.: М-во сел. хоз-ва СССР, 1969.
- Колосов И. И.* Поглощительная деятельность корневых систем растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Кологова С. С.* Осмотическое давление и фотосинтез у предпосевно-закаленной и яровизированной пшеницы на корковостолбчатом солонце.— Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те, 1936, т. 11, вып. 8, с. 305—312.
- Кологова С. С., Володин А. П.* Предпосевное повышение засухоустойчивости картофеля.— Изв. Биол. НИИ при Молот. гос. ун-те, 1941, т. 12, вып. 1.
- Колликов Д. И.* Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов.— В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 57—68.
- Колликов Д. И.* О некоторых особенностях реагирования на засуху растений в условиях фитоценозов засушливой степи.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 482—487.
- Колликов Д. И.* Экспериментально-геоботаническое изучение формирования засухоустойчивых степных фитоценозов и агроценозов.— Тр. Краснодар. пед. ин-та, 1966, вып. 64, с. 145—204.
- Колликов Д. И.* Опыт эколого-физиологической оценки особенностей приспособлений к засухе телаксерофитоидов и гигроксерофитов.— В кн. Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 287—299.
- Колясов Ф. Е.* Результаты исследований по движению воды в почве при различной влажности.— Сб. тр. по агроном. физике, 1948а, вып. 2, с. 141—165.
- Колясов Ф. Е.* Дифференциальная влажность почвы, ее теория и применение в земледелии.— Сб. тр. по агроном. физике, 1948б, с. 177—192.
- Комизерко Е. И., Хрегонова Т. И.* Действие NaCl на процесс соматического

- эмбриогенеза и регенерацию растения в культуре ткани моркови.— Физиология растений, 1973, т. 20, вып. 2, с. 268—276.
- Конарев В. Г. Цитохимия и гистохимия растений. М.: Высш. школа, 1966.
- Конарев В. Г., Тюгерева С. Л. Методы биохимии и цитохимии нуклеиновых кислот растений. Л.: Колос, 1970.
- Константинов Л. К. Состояние протоплазмы в клетках паренхимы коры древесных растений в период зимовки в зависимости от условий.— Физиология растений, 1976, т. 23, вып. 5, с. 1039—1046.
- Константинов Л. К. Исследование периодов годового цикла жизнедеятельности плодовых и ягодных растений и их биометеорологическая характеристика.— Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 6, с. 1296—1303.
- Костычев П. А. Общедоступное руководство к земледелию. СПб., 1884.
- Кошанин Н. Трага за биолог. у Ramonidia Nathaliae, R. serbica, Ceterach officinarum.— Сноменик, Српска краљевска академија, Београд, 1939, т. LXXXIX, с. 1—66.
- Крамер П. И., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М.: Гослесбумиздат, 1963.
- Красовская И. В. Влияние условий заложения и созревания зерна на засухоустойчивость пшеницы.— Изв. АН СССР. Сер. биол. 1940, № 4, с. 495—503.
- Крафтс А., Карриер Х., Стокинг К. Вода и ее значение в жизни растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1951.
- Крокер В. Рост растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1950.
- Крокер В., Баргон Л. Физиология семян. М.: Изд-во иностр. лит., 1955.
- Кружилин А. С., Шведская Э. М. Устойчивость капусты к неблагоприятным условиям.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1970, с. 501—516.
- Кулагин Ю. З. Эколого-физиологический анализ засухоустойчивости березы различных типов леса Южного Урала.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 458—461.
- Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция. М.: Наука, 1973.
- Кулик М. С. Об оценке засушливых явлений.— Метеорология и гидрология, 1952, № 1, с. 35—40.
- Кулик М. С. Погода и минеральные удобрения. Л.: Гидрометеоиздат, 1966.
- Культиасова Г. М. Засухоустойчивость и экологический режим многолетних трав в кормовых севооборотах в Каменной степи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1951. 49 с.
- Культиасов М. В. Эколого-исторический метод в интродукции растительности.— Бюл. Гл. Ботан. сада, 1953, т. 15, с. 25—39.
- Куперман Ф. М. Физиология устойчивости пшеницы.— В кн.: Физиология сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во МГУ, 1969, т. 4, с. 401—499.
- Куркова Е. Б. Структурные изменения хлоропластов в связи с изменениями интенсивности фотосинтеза как результат обезвоживания листа.— Физиология растений, 1975, т. 22, вып. 6, с. 1121—1126.
- Куркова Е. Б., Могорина М. В. Ультраструктура хлоропластов и фотосинтез при различной скорости обезвоживания.— Физиология растений, 1974, т. 21, вып. 1, с. 40—44.
- Курсанов А. Л. О физиологической роли воздушных корней.— Физиология растений, 1955, т. 2, с. 271—276.
- Курсанов А. Л. Корневая система растений как орган обмена веществ.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1957, № 6, с. 689—705.
- Курсанов А. Л. Взаимосвязь физиологических процессов в растении. М.: Изд-во АН СССР. 1960. (20-е Тимирязевское чтение.)
- Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А. Курс низших растений. М.; Л.: Сов. наука, 1945.
- Кушниренко М. Д. Физиологические процессы некоторых галофитов при раз-

- личном засолении субстрата.— Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева, 1950, т. 7, вып. 1, с. 187—201.
- Кушниренко М. Д.* Физиологические особенности возрастной изменчивости кроны плодового дерева. Кишинев: Штинца, 1962.
- Кушниренко М. Д.* Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев: АН МССР, 1966.
- Кушниренко М. Д.* Водный режим и засухоустойчивость плодовых растений. Кишинев: Карта молдовеняскэ, 1967.
- Кушниренко М. Д.* Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штинца, 1975.
- Кушниренко М. Д.* Реакция хлоропластов растений различной устойчивости к засухе на водный стресс.— В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 165—182.
- Кушниренко М. Д.* Способы определения сроков полива и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штинца, 1979, с. 39.
- Кушниренко М. Д., Батыр Р. А., Печерская С. П.* Влияние завядания на водный режим и содержание углеводов, азота и фосфоросодержащих веществ у плодовых растений различной устойчивости к засухе.— В кн.: Водный режим плодовых культур. Кишинев, 1970, с. 3—33.
- Кушниренко М. Д., Медведева Т. Н., Крюкова Е. В., Семенченко П. П.* Изменение пигментной системы листьев растений в зависимости от их водного режима.— Изв. АН СССР. Сер. биол. и хим. наук. 1967, № 9, с. 69—80.
- Кушниренко С. В., Усанова Т. А.* Последствие атмосферной засухи на сопряженность процессов окисления и фосфорилирования в листьях различных по засухоустойчивости растений.— Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 4, с. 795—799.
- Кыдрев Т. Г.* Влияние предпосевного закаливания зерновок пшеницы к засухе на вынужденный покой и всхожесть.— Физиология растений, 1959, т. 6, вып. 2, с. 171—175.
- Кыдрев Т. Г., Тяжкова Л. А.* О связи между изменениями, вызванными засухой, и заражением растений бурой ржавчиной (*Puccinia fruticarpa Erikss.*).— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 6, с. 709.
- Лебедев Г. В.* Чайный куст в условиях орошения. М.: Изд-во АН СССР, 1961.
- Лебедев Г. В.* Регистрирующая пресцентрифуга для фракционного выделения воды и водорастворимых веществ из растительных и животных тканей.— Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 3, с. 555—558.
- Лебедев Г. В.* Импульсное дождевание и водный обмен растений. М.: Наука, 1969.
- Липаева Л. И.* О некоторых особенностях строения водопроводящей системы растений в связи с условиями их местообитания.— Изв. АН КазССР, 1951, № 112, вып. 2.
- Липаева Л. И.* О строении листьев пустынных растений Прибалхашья.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1952, т. 57, вып. 5, с. 67—73.
- Липаева Л. И.* О некоторых внутренних и внешних соотношениях в строении водопроводящей системы и транспирационного аппарата растений.— Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР им. К. А. Тимирязева, 1954, т. 8, вып. 2, с. 270—298.
- Липаева Л. И.* О некоторых соотношениях в строении листьев растений в связи с температурой и влажностью воздуха их местообитаний.— Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР им. К. А. Тимирязева, 1955, т. 9, с. 254—269.
- Литвинов Л. С.* О протекании явлений почвенной засухи: Результаты работ отд. агрохимии Перм. с.-х. опыт. станции, 1928, вып. 2, с. 55—76.
- Литвинов Л. С.* К вопросу об объективных признаках засухоустойчивости сельскохозяйственных злаков.— Ботан. журн. СССР, 1932, т. 27, № 2, с. 131—153.
- Литвинов Л. С.* Методы оценки засухоустойчивости.— Семеноводство, 1933, № 6, 16 с.

- Литвинов Л. С.* О почвенной засухе и устойчивости к ней растений. Львов: Гос. ун-т, 1951.
- Литвинов Л. С., Гебгардт А. Г.* О плаче степных растений.— Изв. Перм. биол. НИИ, 1928, т. 6, вып. 9, с. 91—112.
- Лозина-Лозинский Л. К.* Анабиоз как явление жизни.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 5.
- Любимова В. Ф.* Влияние температуры и влажности воздуха на образование фертильной пыльцы, растрескивания пыльников и озеренность колосьев у гибридов, обладающих пониженной плодовитостью.— В кн.: Отдаленная гибридизация в семействе злаковых. М.: Изд-во АН СССР, 1958, с. 155—180.
- Ляпунов А. А.* Об управляющих системах живой природы.— В кн.: О сущности жизни. М.: Наука, 1964, с. 66—80.
- Ляшчина З. Ф.* Метод комплексной оценки среды произрастания растений.— Вестн. Каракалпак. фил. АН УзССР, 1978, № 4, с. 43—49.
- Маковски Е.* Природа и структура живой материи. Бухарест, 1976. 210 с.
- Максимов Н. А.* О дыхании растений при температурах ниже нуля.— Востан. журн., 1908, т. 37, вып. 1, с. 23—41.
- Максимов Н. А.* Физиологические основы засухоустойчивости растений.— Приложение к Тр. по прикл. ботанике и селекции, 1926, с. 436.
- Максимов Н. А.* О повышении проницаемости протоплазмы при завядании растений.— Докл. АН СССР, 1938, т. 21, № 4, с. 182—185.
- Максимов Н. А.* Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе.— Успехи соврем. биологии, 1939, т. 11, № 1, с. 124—136.
- Максимов Н. А.* Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. М.: Изд-во АН СССР, 1944. (4-е Тимирязевское чтение.)
- Максимов Н. А.* От чего бывают засухи и можно ли с ними бороться. М.: Воен. издат., 1947.
- Максимов Н. А.* Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. I. Водный режим и засухоустойчивость. М.: Изд-во АН СССР, 1952.
- Максимов Н. А., Васильева Н. Г.* Влияние повторного завядания на коллоидно-химические свойства протоплазмы.— Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1948, т. 6, № 2, с. 150—161.
- Максимов Н. А., Можалева Л. В.* Возрастные изменения коллоидно-химических свойств протоплазмы растительных клеток: — Докл. АН СССР, 1944, т. 42, № 5, с. 236—240; № 6, с. 291—294.
- Максимов Н. А., Сойкина Г. М.* О влиянии засухи на проницаемость протоплазмы растительных клеток.— В кн.: Президенту Академии наук СССР академику В. Л. Комарову к 70-летию со дня рождения и 45-летию научной деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1939, с. 567—587.
- Мальцев Т. С.* О методах обработки почвы и посева, способствующих получению высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур.— В кн.: Всесоюз. совещ. в колхозе «Заветы Ленина» 7—10 августа 1954 г. М.: Сельхозгиз, 1954, с. 9—50.
- Мальцев Т. С.* Вопросы земледелия. М.: Сельхозгиз, 1955.
- Маринчик А. Ф.* Особенности физиологических процессов в связи с состоянием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы.— В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 584—594.
- Мартьянова К. Л.* Результаты производственных опытов по внедрению метода предпосевого закаливания ячменя к засухе.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 3, с. 363—365.
- Мартьянова К. Л., Губанова Э. П., Журихин В. К.* Предпосевное закаливание томатов к засухе в условиях производственного опыта.— Физиология растений, 1961, т. 8, вып. 5, с. 638—640.

- Мартьянова К. Л., Журихин В. К.* О возможности использования предпосевного закаливания томатов к засухе.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 169—178.
- Мацков Ф. Ф.* К вопросу о физиологической характеристике сортов яровой пшеницы.— Сов. ботаника, 1936, № 1, с. 98—105.
- Медведева Т. Н.* Физиолого-анатомические особенности различных по засухоустойчивости сортов плодовых растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кишинев: Ин-т физиологии растений АН МССР, 1969.
- Менделеев Д. И.* Первый отчет о сельскохозяйственных опытах.— Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1951, т. XVI.
- Менделеев Д. И.* Лекции по земледельческой химии.— Собр. соч. М.: Изд-во АН СССР, 1951, т. XIV.
- Менинджер Э.* Причудливые деревья. М.: Мир, 1970.
- Мичурин И. В.* О борьбе с засухой в плодоводстве.— Избр. соч. М.: ОГИЗ, 1948, с. 449—451.
- Мишустин Е. Н., Востров И. С.* Микробиологические основы использования соломы как удобрения.— Земледелие, 1969, № 10, с. 40—42.
- Мишустин Е. Н., Мирзоева В. А., Востров И. С.* Влияние обработки черноземной почвы по методу Т. С. Мальцева на ее микрофлору и биодинамику.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1957, № 4, с. 466—479.
- Модилевский Я. С.* Стадийное развитие покрытосеменных растений.— Успехи соврем. биологии, 1943, т. 16, № 3, с. 335—346.
- Молиш Г.* Мнимая смерть растения.— В кн.: Биологические очерки, М.; Л.: Госиздат, 1923.
- Мордкович С. С., Попков Г. Г.* Элементы водообмена корней пшеницы при действии засухи различных типов.— В кн.: Физиология устойчивости растений в континентальном климате. Новосибирск: Наука, 1976, с. 59—66.
- Моткалюк О. Б.* Влияние недостатка воды в почве в критический период на формирование женского гаметофита ячменя.— Ботан. журн., 1965, т. 50, № 6, с. 874—879.
- Моткалюк О. Б.* Период наибольшего повреждения репродуктивных органов ячменя при недостатке влаги в почве.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена 1968, т. 333, с. 87—92.
- Муромцев И. А.* Температура и рост корней.— Физиология растений, 1962, т. 9, вып. 4, с. 419—424.
- Муромцев И. А.* Активная часть корневой системы плодовых растений. М.: Колос, 1969.
- Мяжкова А. Н.* Водный режим и засухоустойчивость проса и пшеницы на засоленной почве: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МОПИ, 1954, с. 16.
- Найберг Б.* Ученые совершенствуют растения.— Америка, 1980, № 2, с. 21—22.
- Насонов Д. И., Александров В. Я.* Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Незговоров Л. А., Соловьев А. К., Родина Л. Н.* Определение изменений в холодостойкости растений по количеству сока, отжимаемого из листьев.— Физиология растений, 1969, т. 16, № 4, с. 650—657.
- Нестерова Е. Н.* Устойчивость к почвенной засухе нескольких сортов яровой пшеницы.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1932, № 8.
- Никанорова Н. Н.* Сводный доклад к докладу Т. С. Мальцева.— В кн.: Всесоюз. совещ. в колхозе «Заветы Ленина» 7—10 августа 1954 г. М.: Сельхозгиз, 1954, с. 51—60.
- Николаева М. Г.* Физиология глубокого покоя семян. М.: Наука, 1967.
- Ничипорович А. А.* Энергетическая эффективность и продуктивность фотосинтезирующих систем как интегральная проблема.— Физиология растений, 1978, т. 25, вып. 5, с. 922—937.
- Новицкая Ю. Е.* Значение предпосевного закаливания растений к засухе

- в растворе некоторых микроэлементов.—Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 4, 1958, вып. 12, с. 74—95.
- Новоселова А. Н.* Изучение способности некоторых сортов яровой пшеницы переносить обезвоживание и перегрев для диагностики их засухоустойчивости: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений АН СССР им. К. А. Тимирязева, 1954.
- Ногтев В. П.* Комплексные физиологические механизмы засухоустойчивости растений.— В кн.: Тез. докл. конф. по физиологии устойчивости растений (3—7 марта 1959). М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 129—131.
- Носов А. К.* О засухоустойчивости плодовых деревьев.—Изв. Туркм. фил. АН СССР, 1959, т. 6, с. 8—14.
- Оборин А. И.* О роли мульчирования при освоении солонцов в неорошаемом земледелии.—Сов. агрономия, 1939, № 2/3, с. 63—73.
- Оборин А. И.* Опыт химической мелиорации и окультуривание солонцов в лесостепном Зауралье в условиях неорошаемого земледелия.— В кн.: Материалы совещ. по освоению и окультуриванию солонцов. М.: 1959, с. 3—19.
- Образцова В. И.* О жароустойчивости древесных и кустарниковых пород.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 586—589.
- Образцова В. И.* Об азотном обмене засухо- и незасухоустойчивых древесных растений в степной зоне Украины.— В кн.: Второе совещ. по экологии и физиологии древесных растений. Уфа, 1965, с. 112—113.
- Обузов В. М.* Урожайность и метеорологические факторы. М.: Госпланиздат, 1949, 318 с.
- Овсинский И. И.* Новая система земледелия. М., 1911, с. 375.
- Овчаров К. Е.* Физиологические основы всхожести семян. М.: Наука, 1969.
- Овчаров К. Е.* Физиология формирования и прорастания семян. М.: Колос, 1976.
- Овчаров К. Е., Кизилова Е. Г.* Разнокачественность семян и продуктивность растений. М.: Колос, 1966.
- Окнина Е. З.* Процесс стратификации семян косточковых и семечковых плодовых растений при прорастании.—Тр. Ин-та физиологии растений АН СССР им. К. А. Тимирязева, 1953, т. 8, № 1, с. 289—298.
- Окнина Е. З., Барская Е. И.* Практическое руководство по определению готовности семян основных плодовых культур к посеву при стратификации. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Окнина Е. З., Барская Е. И.* Изучение физиологии состояния покоя и морозоустойчивости плодовых культур.— В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 10—25.
- Окнина Е. З., Пустовойтова Т. Н.* Содержание нуклеиновых кислот в семенах абрикоса и яблони при закаливании к засухе.— В кн.: Биология нуклеинового обмена у растений. М.: Наука, 1964.
- Олейникова Т. В., Кожушко Н. Н., Осипов Ю. В.* Методические указания по определению засухоустойчивости сортов образцов пшеницы и ячменя по прорастанию семян на растворах сахарозы с высоким осмотическим давлением. Л.: ВИР, 1970.
- Олейникова Т. В., Углов П. Д.* Теплоустойчивость протоплазмы клеток у ряда сортов яровой пшеницы.—Ботан. журн., 1962, т. 47, № 3, с. 337—343.
- Опарин А. И.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Наука, 1960.
- Опарин А. И., Евреинова Т. Н.* Влияние нуклеиновой кислоты на термоустойчивость белков.—Докл. АН СССР, 1947, т. 58, № 2, с. 253—256.
- Павлов М. Г.* Курс сельского хозяйства. СПб., 1887.
- Петинов Н. С.* Физиология орошаемой пшеницы. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 554.
- Петинов Н. С., Аскоченская Н. А.* Состояние воды в растительной ткани на базе современных физико-химических данных.— В кн.: Водобмен растений при неблагоприятных условиях среды. Кишинев: Штиинца, 1975, с. 4—13.

- Петинов Н. С., Мологковский Ю. Г.* К вопросу о физиологической сущности жароустойчивости некоторых культурных растений.— Физиология растений, 1956, т. 3, вып. 6, с. 516—526.
- Петинов Н. С., Мологковский Ю. Г.* Защитные реакции жароустойчивых растений при действии высоких температур.— Физиология растений, 1957, т. 4, вып. 3, с. 225—233.
- Петров М. П.* К вопросу о происхождении растительности песчаной пустыни Каракум.— В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии и Казахстана. Москва; Ташкент: Объед. гос. изд-во, 1934.
- Петров Е. Г., Минина Е. Г.* Вопросы физиологии сельскохозяйственных культур при дождевании.— Сов. агрономия, 1939, № 4, с. 37—47.
- Петровская А. В.* Влияние почвенной засухи на развитие цветочных почек роста белой горчицы.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1955, т. 109, с. 69—86.
- Погосов Эд. К.* Предпосевная закалка семян томатов к засухе в степной и сухостепной зонах Дагестана: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Краснодар: Кубан. с.-х. ин-т, 1963.
- Покровская Е. И.* Некоторые данные об окислительно-восстановительных процессах у галофитов.— В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 268—274.
- Поликар А.* Поверхность клетки и ее микросреда. М.: Мир, 1975.
- Полиметова Ф. А., Мамонов П. К.* Физиология яровой пшеницы в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1980.
- Полонская Л. С.* Корневые системы древесных пород и кустарников на предгорной богаре Самаркандской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1954.
- Полунина Н. Н.* Среднеазиатские эфемеры в условиях Москвы.— Бюл. Гл. Ботан. сада АН СССР, 1950, № 7, с. 37—46.
- Почвозащитное земледелие / Под ред. А. И. Бараева. М.: Колос, 1975.
- Прокофьев А. А., Холодова В. П.* Закономерности содержания воды в созревающих семенах.— Физиология растений, 1968, т. 15, вып. 6, с. 1022—1031.
- Пронина Н. Д.* Засухоустойчивость яровой пшеницы Восток.— Бюл. Гл. Ботан. сада АН СССР, 1963, вып. 51, с. 77—81.
- Пронина Н. Д.* Сравнительная засухоустойчивость некоторых сортов яровых пшениц.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 179—189.
- Пронина Н. Д.* Влияние обезвоживания на АТФазную активность у пойкилогидровых и гомеогидровых растений.— Физиология растений, 1972, т. 19, вып. 4, с. 863—865.
- Пронина Н. Д.* Засухоустойчивость некоторых гомеогидровых и пойкилогидровых растений: Дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР, 1977.
- Пронина Н. Д.* Оценка засухоустойчивости новых сортов пшенично-пырейных гибридов с помощью физиологических методов.— В кн.: Проблема засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 223—228.
- Проценко Д. Ф.* Морозоустойчивость плодовых культур СССР. Киев: Изд-во гос. ун-та им. Т. Г. Шевченко, 1958.
- Проценко Д. Ф., Кириченко Ф. Г., Мусиенко Н. Н., Славный П. С.* Засухоустойчивость озимой пшеницы. М.: Колос, 1975. 240 с.
- Проценко Д. Ф., Лукина Л. Ф., Мусиенко Н. Н.* Влияние повышенных температур и дефицита влаги на физиологические особенности растений озимой пшеницы.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 189—195.
- Проценко Д. Ф., Мишустина П. С., Белецкая Е. К., Шматько И. Г.* Физиолого-биохимические особенности семян холодостойких гибридов кукурузы и засухоустойчивых сортов озимой пшеницы.— В кн.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1964, с. 198—204.

- Прусакова Л. Д.* Влияние водного режима на синтез триптофана и рост листьев пшениц.— Физиология растений, 1960, т. 7, вып. 2, с. 170—180.
- Прянишников Д. Н.* Травополье и агрохимия.— Химизация соц. земледелия, 1937, № 9, с. 10—18.
- Пустовойт В. С.* Избранные труды. М.: Колос, 1966.
- Пустовойтова Т. Н.* Образование ингибиторов роста в листьях абрикоса при завядании.— Физиология растений, 1967, т. 14, вып. 1, с. 90—97.
- Пустовойтова Т. Н.* Изучение засухоустойчивости плодовых растений предпосевно-закаленных к засухе.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 196—204.
- Пустовойтова Т. Н.* Действие обезвоживания на изменение природных ростовых веществ в тканях листостебельного мха *Neskega crispata* L.— Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 3, с. 575—579.
- Пустовойтова Т. Н.* Влияние завядания и почвенной засухи на эндогенные регуляторы роста растений мезофитов.— Физиология растений, 1972, т. 19, вып. 3, с. 622—628.
- Пустовойтова Т. Н.* Стартовые изменения физиологического состояния наклюнувшихся семян при обезвоживании.— В кн.: Тр. Всесоюз. симпозиум по физиол.-биохим. пробл. семеноведения и семеноводства. II. Иркутск, 1973, с. 74—79.
- Пустовойтова Т. Н.* Направленность изменений природных регуляторов роста и засухоустойчивость плодовых растений при адаптации к засухе.— В кн.: Водобмен растений при неблагоприятных условиях среды. Кишинев: Штиинца, 1974, с. 79—85.
- Пустовойтова Т. Н.* Направленность изменений природных регуляторов роста и засухоустойчивости плодовых растений при адаптации к засухе.— В кн.: Водобмен растений при неблагоприятных условиях среды. Кишинев: Штиинца, 1975, с. 79—86.
- Пустовойтова Т. Н.* Участие фенольных соединений в адаптационной модификации растений при действии засухи.— Тез. докл. III Всесоюз. симпозиум по фенольным соединениям. Тбилиси, 1976, с. 44—45.
- Пустовойтова Т. Н.* Рост растений в период засухи и его регуляция.— В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 129—165.
- Пустовойтова Т. Н., Бородина Н. А.* Особенности адаптационных реакций полиплоидных растений в условиях почвенной и атмосферной засух.— Физиология растений, 1981, т. 28, № 2, с. 587—593.
- Радкевич О. Н.* Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Каракум.— В кн.: Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии. Ташкент, 1934.
- Ризтер А. А.* К вопросу засухоустойчивости подвоев плодовых деревьев.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Сер. 3, 1933, № 8, с. 170—190.
- Романова Л. В.* Водный режим косточковых плодовых пород в условиях степного Крыма.— Учен. зап. МГУ, 1955, № 186, с. 172—184.
- Ротмистров В. Г.* Одесское опытное поле общества сельского хозяйства Южной России в г. Одессе. Одесса, 1913.
- Рогов Р. А.* Биолого-морфологические особенности многолетних пустынных растений. М.: Наука, 1969, с. 101.
- Рубенчик Л. И., Хаит С. З.* Выживаемость микробов лиманной грязи.— Микробиология, 1935, т. 4, вып. 4, с. 660—668.
- Руденко А. И.* Типы засух вегетационного периода и их характеристика.— В кн.: Засухи в СССР, их происхождение, повторяемость и влияние на урожай. Л.: Гидрометеоздат, 1958, с. 46—70.
- Руднев Г. В.* Метеорология на службе урожая. Л.: Гидрометеоздат, 1978.
- Румянцев В. И.* Система обработки почв в засушливых районах Юго-Востока. М.: Колос, 1964. 199 с.
- Сабинин Д. А.* Принцип и методика изучения минерального состава пасоки.— Бюл. Отд. земледелия ГИОА, 1928, № 15.
- Сабинин Д. А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1949. (9-е Тимирязевское чтение).

- Сабинин Д. А., Вяловский А. Е.* Гуза-пая как удобрение в хлопководстве.— За хлопковую независимость, 1931, № 2, с. 55.
- Сабинин Д. А., Генкель П. А.* О распределении азотобактера в почвах Троицкого округа Уральской области.— Природа и сельское хозяйство засушливо-пустынных областей СССР, 1927, № 1/2, с. 65.
- Сабинин Д. А., Минина Е. Г., Трубецкова О. М.* Изучение пасоки как способ исследования минерального питания.— Бюл. Отд. земледелия ГИОА, 1928, № 16, с. 21.
- Сажулов Ф. Д.* Водный обмен и состояние воды в растениях. Казань: Изд-во КГУ, 1972.
- Сарычева А. П.* Морфолого-анатомические и физиологические особенности подсолнечника предпосевно-закаленного к засухе.— Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской, 1960, т. 59, вып. 1, с. 73—80.
- Сатарова Н. А.* Некоторые регуляторные механизмы адаптации растений к засухе и высоким температурам.— В кн.: Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971, с. 28—69.
- Сатарова Н. А.* Регуляция некоторых физиологических и метаболических процессов у растений в связи с адаптацией к засухе.— В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978, с. 20—59.
- Сатарова Н. А., Творус Е. К.* Влияние высоких температур и засухи на нуклеиновый обмен растений.— В кн.: Биология нуклеинового обмена у растений. М.: Наука, 1964, с. 115—121.
- Сатарова Н. А., Творус Е. К.* Влияние высоких температур и засухи на содержание РНК и синтез белка в растениях.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1965, т. 1, с. 66—70.
- Сатарова Н. А., Творус Е. К.* Зависимость адаптации к водному стрессу от состояния белоксинтезирующей системы.— В кн.: Водообмен растений при неблагоприятных условиях среды. Кишинев: Штиинца, 1975, с. 61—65.
- Сатарова Н. А., Улыбина Г. И.* Устойчивость клеток к высоким и низким температурам в зависимости от условий прохождения покоя.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 579—585.
- Сатарова Н. А., Чернявская Е. К.* Применение химических средств для повышения засухо- и жароустойчивости растений.— Агрехимия, 1966, № 5, с. 107—115.
- Сафонов П. А.* По поводу мглы.— Вестн. сел. хоз-ва. 1908, т. IX, № 28, с. 6—7.
- Селье Ганс.* Очерки об адаптационном синдроме. М.: Медгиз, 1960. 254 с.
- Селье Ганс.* На уровне целого организма. М.: Наука, 1972.
- Селье Ганс.* Стресс без дистресса. М.: Прогресс, 1979.
- Селянинов Г. Т.* О сельскохозяйственной оценке климата.— Тр. по с.-х. метеорологии, 1928, вып. 20, с. 165—177.
- Селянинов Г. Т.* Агрономическое понимание засухи и суховея и их распространение на Европейской территории СССР.— В кн.: Суховеи, их происхождение и борьба с ними. М.: Изд-во АН СССР, 1957.
- Селянинов Г. Т.* Происхождение и динамика засух.— В кн.: Засухи в СССР, их происхождение, повторяемость и влияние на урожай. Л.: Гидрометеодат, 1958, с. 5—30.
- Сежин В. С., Мадис В. И.* К вопросу о состоянии покоя растений.— Физиология растений, 1964, т. 2, вып. 2, с. 287—292.
- Сергеев Л. И., Сергеева Н. А.* О глубоком (органическом) покое древесных растений.— В кн.: Симпоз. по физиологии глубокого покоя древесных растений. Уфа, 1969, с. 5—8.
- Семко В. А.* Физиология биотипа как основа отбора селекции.— В кн.: Тез. докл. совещ. по физиологии растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 150—152.
- Сент-Дьердьи.* Биоэнергетика. М.: Физматгиз, 1960.
- Сеньчук Е. З.* Влияние водного режима на физиологические процессы у не-

- которых сортов яблонь: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: Гос. ун-т, 1955.
- Сергеев Л. И.* Выносливость растений. М.: Сов. наука, 1953.
- Сергеев Л. И., Сергеева К. А., Филиппова Е. Ю.* О физиологии и зимостойкости абрикосов.— *Acta Horticulturae (technical communications of International society for horticultural science)*, 1968, vol. 11, N 2, p. 233—234.
- Сидорин М. И.* О выпцветании хлорофилла в отмерших органах и тканях растений.— *Тр. Ин-та физиологии растений им. К. А. Тимирязева АН СССР*, 1950, т. 7, вып. 1, с. 115—132.
- Сидорин М. И.* Поглощение прямой солнечной радиации листьями.— *Ботан. журн.*, 1953, № 35, с. 29—39.
- Силина А. А.* Температура листьев древесных пород в Деркульской степи в связи с их жаростойкостью.— *Тр. Ин-та леса АН СССР*, 1955, т. 27, с. 93—110.
- Сиренко Л. А.* Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев: Наук. думка, 1972.
- Сисакян Н. М.* Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1940.
- Ситникова О. А.* О причинах быстрой потери всхожести семян тополя и ивы.— *Докл. АН СССР*, 1950, т. 70, № 4, с. 719—722.
- Ситникова О. А.* Влияние регуляторов роста на водный обмен кормовых бобов.— *Физиология растений*, 1966, т. 13, вып. 2, с. 296—306.
- Ситникова О. А.* О зимнем состоянии протопластов у бузины и некоторых других кустарниковых пород.— В кн.: *Физиология состояния покоя у растений*. М.: Наука, 1968, с. 233—252.
- Сказкин Ф. Д.* К вопросу о сроках полива яровых пшениц.— *Соц. растениеводство*, 1933, № 9, с. 25—32.
- Сказкин Ф. Д.* К вопросу о физиологических особенностях периода колошения и цветения злаков.— *Докл. АН СССР*, 1940, т. 27, № 9, с. 1042—1044.
- Сказкин Ф. Д.* Недостаток воды в почве и устойчивость к нему хлебных злаков в различные периоды их развития.— *Изв. естеств. НИИ им. П. Ф. Лесгафта*, 1955, т. 27, с. 121—134.
- Сказкин Ф. Д.* Критический период у растений к недостаточному водоснабжению. М.: Наука, 1961. (21-е Тимирязевское чтение).
- Сказкин Ф. Д., Завадская И. Г.* К вопросу о влиянии недостаточного увлажнения почвы и азотного питания на микроспорогенез у ячменя.— *Докл. АН СССР*, 1957, т. 117, № 1, с. 150—152.
- Скрипчинский В. В., Косикова П. Г., Микулина М. С.* Влияние закалывания семян многолетней ржи на засухоустойчивость растений.— В кн.: *Памяти академика Н. А. Максимова*. М.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 118—129.
- Служай С. И., Ткачук Е. С.* Оптимизация водного режима и минерального питания озимой пшеницы. Киев: Наук. думка, 1978. 234 с.
- Смирнов В. А.* К вопросу выявления степени засушливости территории.— В кн.: *Засухи в СССР, их происхождение, повторяемость и влияние на урожай*. Л.: Гидрометеоиздат, 1958, с. 135—144.
- Соловьев В. А.* Влияние высоких концентраций NaCl на поступление и распределение калия и натрия в растениях тыквы при изолированном питании.— *Физиология растений*, 1966, т. 13, вып. 2, с. 320—326.
- Соловьев В. А.* Рост растений и обеспеченность их водой и элементами минерального питания в условиях засоления NaCl.— *Физиология растений*, 1969, т. 16, вып. 5, с. 870—876.
- Соловьева М. А.* Влияние водного режима на физиологические процессы и зимостойкость яблонь.— *Сб. науч. работ Укр. НИИ садоводства*, 1959, вып. 34, с. 295—380.
- Соловьева М. А.* Зимостойкость плодовых культур при разных условиях выращивания. М.: Колос, 1967.
- Соловьева М. А., Окаенко А. С., Починок Х. Н.* Водный режим, фотосинтез

- и морозоустойчивость яблонь.— В кн.: Физиология древесных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 160—170.
- Старцева А. В.* О передаче потомству изменений некоторых физиолого-биохимических признаков у яровой пшеницы.— Физиология растений, 1964, т. 2, вып. 4, с. 729—734.
- Стебут И. А.* Статьи о русском сельском хозяйстве, его недостатках и мерах по усовершенствованию (1857—1882 гг.). М.: Изд. книготорговца А. Л. Васильева, 1883.
- Стефановский Н. А.* Засухоустойчивость яровых пшениц. М.: Сельхозгиз, 1930.
- Строгонов Б. П.* Физиологические основы солеустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962.
- Строгонов Б. П., Бабаева Ж. А., Бугенко Р. Г.* Влияние засоления питательной среды на рост изолированных тканей моркови.— Физиология растений, 1968, т. 15, вып. 1, с. 93—102.
- Сургучева М. Р., Смирнова Г. Г., Запрометов М. Н.* О физиологической активности фенольных соединений, выделенных из плодов яблони.— Физиология растений, 1970, т. 17, вып. 1, с. 49—53.
- Сушкина Н. Н.* Эколого-географическое распространение азотобактера в почвах СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Таирбеков М.* Стресс-устойчивость — приспособление.— Наука и жизнь, 1977, № 6, с. 63—67.
- Тарусов Б. Н.* Биофизический метод оценки температурной устойчивости растений.— С.-х. биология, 1966, т. 1, № 2, с. 238—242.
- Тарчевский И. А.* Фотосинтез и засуха. Казань: Изд-во КГУ, 1964.
- Тазгаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954.
- Теорус Е. К.* Влияние засухи и повышенной температуры на активность рибонуклеазы в растениях.— Физиология растений, 1970, т. 17, № 4, с. 787—794.
- Темп Г. А.* Влияние недостаточного водоснабжения почвы в критический период на содержание отдельных фракций растворимого небелкового азота в верхнем колосе у ячменя: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: Пед. ин-т им. А. И. Герцена, 1976.
- Терешин Ю. А.* Факторы, среда и транспирация древесных растений в молодых насаждениях Ильменского заповедника.— В кн.: Реф. докл. и сообщ. II Урал. совещ. по экологии и физиологии древесных растений. Уфа: Башк. кн. изд-во, 1965, с. 108—109.
- Терешкова Г. М., Кузьмина Р. И.* Жизнеспособность некоторых зеленых и синезеленых водорослей при обезжизнении.— В кн.: Анабиоз и преданабиоз микроорганизмов. Рига: Зинатне, 1973, с. 71—75.
- Тимирязев К. А.* Борьба растений с засухой. М.: Сельхозгиз, 1937. Т. 3.
- Тихомирова Е. В.* Сравнение изменений активности глутаминсинтаз, содержания белка, аммиачного и амидного азота при действии суховея на овес и просо.— Физиология растений, 1980, т. 27, вып. 1, с. 127—131.
- Туманов И. И.* Физиология закаливания и морозостойкости растений. М.: Наука, 1979, с. 350.
- Тювин М. Г.* Термическая обработка семенного материала как фактор урожайности.— Докл. ВАСХНИЛ, 1938, вып. 2.
- Тювин М. Г.* Термическая обработка семян как фактор урожайности.— Сов. ботаника, 1939, № 1.
- Тюрин И. В.* Из результатов работ бригады АН СССР по изучению системы обработки почв по способу Т. С. Мальцева на Шадринской опытной станции.— Почвоведение, 1957, № 8, с. 1—11.
- Углов П. Д.* Влияние азотного минерального питания на жизнеспособность пыльцы и некоторые физиологические процессы при различной влажности почвы у растений огурца.— Учен. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та им. А. И. Герцена, 1959, т. 192, с. 165—184.

- Удовенко Г. В.* Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям.— Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, 1979, т. 64, вып. 3, с. 5—22.
- Удовенко Г. В., Олейникова Т. В., Кожушко Н. Н.* и др. Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле- и морозостойчивости). М.: ВАСХНИЛ, 1970.
- Урманцев Ю. А.* Системный подход к проблеме устойчивости растений: (Адекватность и интерпретация регрессионных уравнений зависимости соединений пигментов в листьях фасоли от одновременного действия на нее засухи и NaCl).— Физиология растений, 1979, т. 26, вып. 6, с. 1233—1243.
- Углов П. Д.* Влияние предпосевного закалывания семян яровой пшеницы к засухе в условиях Целинного края.— Физиология растений, 1963, т. 10, вып. 4, с. 477—479.
- Федоров Е. Е.* Климат как совокупность погод.— Метеорол. вест., 1925, № 7.
- Федоров Б. В.* Коренная мелиорация засоленных и заболоченных земель.— Тр. шестой сессии АН ТССР, 1954.
- Фельдман Я. И., Чубуков Л. А.* Климат засушливых районов СССР и пути его улучшения. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 93 с.
- Фельдман Н. Л., Шугина Г. Г., Щербакова А. М.* Изменение теплоустойчивости некоторых белков при тепловой закалке листьев пшеницы разного возраста.— Цитология, 1974, т. 15, № 4, с. 391—398.
- Филатов П. А., Фролова Р. И.* Использование предпосевного закалывания семян подсолнечника в семеноводстве.— Физиология растений, 1974, т. 21, вып. 1, с. 187—191.
- Филиппов Л. А., Смыков В. К.* Оценка сортов яблони по их устойчивости к летнему листопаду в условиях засухи.— Бюл. НТИ Молд. НИИ садоводства, виноградарства и виноделия, 1960, № 2 (9), с. 5—8.
- Фолкнер Э.* Безумие пахаря. М.: Сельхозгиз, 1959, с. 3—276.
- Фрей-Виссминг А.* Сравнительная органеллография цитоплазмы. М.: Мир, 1976.
- Фролова Л. А.* История проблемы криптобиоза (анабиоза) при высыхании у некоторых животных и растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: Ин-т истории естествознания и техники АН СССР, 1977.
- Хараян Н. Н., Буркина Э. С., Гусейнова Г. М.* Влияние хлорхалинхлорида на распределение $H_2^{18}O$ в растениях фасоли.— Физиология растений, 1971, т. 18, вып. 2, с. 415—419.
- Холл Е. Д.* Задачи подъема производительности земледелия. М.: Изд-во Денница, 1919.
- Хромов С. П., Мамонтов Л. И.* Метеорологический словарь. Л.: Гидрометеоздат, 1955.
- Цветкова И. В., Андреева И. Н.* Влияние суховея на поглотительную и синтетическую деятельность корневых систем.— В кн.: Водный режим растений в связи с обменом и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 235—241.
- Цветкова И. В., Воронина И. Н.* Влияние суховея на синтетическую деятельность корневой системы.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 593—596.
- Цельникер Ю. Л.* Пути приспособления древесных пород к перенесению засухи в условиях степи.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 450—454.
- Цицин Н. В.* Отдаленная гибридизация растений. М.: Наука, 1978.
- Дубербиллер Е. А.* Агроклиматическая характеристика суховеев. Л.: Гидрометеоздат, 1959.
- Чекина Т. А.* Оценка засушливости территории Украины по водному дефициту листьев растений применительно к кукурузе.— В кн.: Засуха и урожай. М.: Гидрометеоздат, 1958, с. 44—51.
- Чернавина М. В., Зауралов О. А., Жидкин В. И., Демидова Т. П.* Влияние за-

- каливания семян на рост и динамику фосфорных соединений растений ячменя.— В кн.: Обменные процессы и их регуляция у растений и животных. Саранск: Мордов. гос. ун-т, 1980, с. 123—131.
- Чернявский П.* Анабиоз *Ramondia nathalia*.— Журн. Рус. ботан. о-ва, 1928, т. 13, № 1, с. 27.
- Чиной Д. Д., Шарма Ш. К.* Развитие зерна у хлебных злаков: Сортовые различия в росте зерна пшеницы в трех направлениях и влияние окружающих условий.— Агробиология, 1957, № 3.
- Чирков Ю. И.* Агрометеорология. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 320 с.
- Чуваев П. П.* Методы предпосевной обработки семян эфиромасличных растений.— Тр. Всесоюз. НИИ эфиромасличной пром-сти, 1938, вып. 3, с. 131—148.
- Шагилов Ф. В., Федорова Н. И.* Влияние внешней среды на жизнеспособность семян и качество посадочного материала древесных пород.— Тр. Саратов. с.-х. ин-та, 1959, № 11, с. 338—353.
- Шахбазов В. Г., Шестопалова Н. Г., Попель А. Т.* Теплоустойчивость проростков некоторых растений в связи с явлениями гетерозиса и полиплоидии.— Учен. зап. Харьков. ун-та, 1963, вып. 140.
- Шахов А. А.* Солеустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1956.
- Шишкану Т. В.* Фотосинтез яблони. Кишинев: Штиинца, 1973.
- Шишкин А.* К вопросу об уменьшении вредного действия засухи на растительность. СПб., 1876.
- Школьник М. Я.* Современное состояние вопроса о значении микроэлементов в повышении засухоустойчивости растений.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, с. 409—415.
- Школьник М. Я., Боженко В. П., Маевская А. Н.* Влияние алюминия, кобальта, молибдена на физико-биохимические процессы, определяющие засухоустойчивость растений.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 522—527.
- Шмагько И. Г.* Оценка засухоустойчивости сортов пшеницы по некоторым физиологическим признакам.— В кн.: Физиология растений в помощь селекции. М.: Наука, 1974а, с. 19—29.
- Шмагько И. Г.* Посухоустойчивость и вражай озимой пшеницы. Киев, Урожай, 1974б.
- Шмидт П. Ю.* Анабиоз. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955.
- Штруггер З.* Практикум по физиологии растительных клеток и тканей. М.: Изд-во иностр. лит., 1953.
- Шульгин И. А.* Растение и солнце. Л.: Гидрометеиздат, 1973.
- Шульгин А. М.* Агрометеорология и агроклиматология. Л.: Гидрометеиздат, 1978. 200 с.
- Щенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950.
- Щербаков Б. И.* Пути приспособления растений к засухе: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Алма-Ата: Таджик. гос. ун-т им. В. И. Ленина, 1970.
- Щербакова А. М.* Влияние тепловой и холодной закалки на теплоустойчивость белков озимой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1974.
- Юрина Е. Е.* Фотосинтез древесных пород в условиях достаточного и недостаточного увлажнения.— Физиология растений, 1957, т. 4, вып. 5, с. 60—71.
- Якушкина Н. И., Чурикова В. В.* Влияние внешних условий на образование ауксинов и гиббереллинов в растениях.— Учен. зап. МОПИ им. Н. К. Крупской, 1967, т. 169, вып. 3, с. 137.
- Янишевский Д. Е.* К характеристике осок засушливых областей Союза ССР.— Сов. ботаника, 1937, 4 с.
- Яттенфельд П. А.* Новое и старое в развитии взглядов на обработку почвы: (Предисловие) — В кн.: Безумие пахаря. М.: Сельхозгиз, 1959.
- Abdel Hafeez A. P., Hudson L. P.* Effect of «hardening» radish seeds.— Nature, 1967, vol. 216, N 18 p. 688—699.
- Achenbach F.* Der Ackerbau ohne Bodenwendnug zur Sicherstellung der Ervateertrage. В., 1921.

- Acta Horticulturae* Technical communication of International Society for Horticultural.— Science, 1920, t. 3, N 11, p. 511—521.
- Adamowic*. Die Vegetationserhaltnisse der Balkanländer. Leipzig, 1909.
- Albertson F. W., Weaver J. E.* Injure and death or recovery of trees in prairie climate.— *Ecol. Mons.*, 1945, 15, p. 393—433.
- Almedinger D. F. et al.* The carbon dioxide intake of apple leaves as affected by reducing the available soil water to different levels.— *Proc. Ann. Soc. Hort. Sci.*, 1943, vol. 42, N 1, p. 133—140.
- Anderson J. M.* The molecular organization of chloroplast thylakoids.— *Biochim. et biophys. acta*, 1975, vol. 416, p. 191.
- Arnold W., Azoi I. R.* Chlorophyll energy levels and electron flow in photosynthesis.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*.
- Austin R. B., Longden P. S., Hutchinson J.* Some effects of «hardening carrot» seed.— *Ann. Bot.*, 1969, vol. 33, N 133, p. 883—895.
- Basu R. N.* Physico-chemical control of seed deterioration.— *Seed Res.*, 1976, vol. 4(1), p. 15—23.
- Batalin A. F.* Wirkung des Chlornatriums auf die Entwicklung von *Salicornia herbacea* L.— *Bull. congr. intern. bot. et hort. reuni a St-Petersbourg*, 1885, 219.
- Becquerel P.* Recherche sur la vie latent des grains.— *Ann. Sci. Natur. Bot. A*, 1907, vol. 2, N 5, p. 193.
- Berthold G.* Über die Verteilung der Algen in Golf von Neapl.— *Mitt. Zool. Stat.*, 1882, N 3.
- Bewley J. D.* Physiological aspects of desiccation tolerance.— *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1979, vol. 30, p. 195—238.
- Biebl R.* Protoplasmatische Ökologie der Pflanzen, Wasser und Temperatur. Wien: Springer-Verl., 1962.
- Bleier H.* Experimentell-cytologische Untersuchungen. 1. Einfluss abnormaler temperatur auf die Reduktionsteilung.— *Ztschr. Zellsforsch.*, 1930, Bd. 11, H. 1, S. 218.
- Blekhman G. J.* Quaternary structure and activity changes of soluble ribonuclease in desiccated and rehydrated wheat leaves.— *Biochem. und Physiol. Pflanz.*, 1978, Bd. 172, S. 379—384.
- Boyer J. S.* Leaf enlargement and metabolic rate in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials.— *Plant Physiol.*, 1970, vol. 46, N 3, p. 233.
- Brix H.* The effect on water stress on the rates of photosynthesis and respiration in tomato plants and loblolly pine seedling.— *Phys. plant.*, 1962, vol. 15, N 1, p. 10—20.
- Bristol B. M.* On the relation of vitability by algae from old store soils, 1919, vol. 18, N 3/4.
- Buchinger A.* Saugkraftmessungen verschiedenen Gerstensorten.— *Fortschr. Landwirtsch.*, 1927, 2, 3.
- Cannon W. B.* The wisdom of the Body. L., 1972.
- Capote S., Casal L.* Resistancia a la segnia en cuatro variendadas de *Cenchrus ciliaris*.— *Ciencias biologicas. Academia de ciencias de Cuba*, 1978, N 2, p. 130—134.
- Carceller M. S., Soriano A.* Effect of treatments given to the grain on the growth of wheat roots under drought conditions.— *Canad. J. Botany*, 1972, vol. 50, N 1, p. 105—108.
- Chapman D., Williams R. H., Ladbroke B. D.* Physical studies on phospholipids. VI. Thermotropic and lyotropic mesomorphism of some 1,2-diacyl-phosphatidylcholines (lecithins).— *Chem. Phys. Lipids*, 1967, vol. 1, p. 445.
- Chen D., Kessler B., Monselise S. P.* Studies on water regime and nitrogen metabolism of citrus seedlings grown under water stress.— *Plant Physiol.*, 1964, vol. 39, N 3, p. 379—386.

- Chi P., Cheung R. J., Suhadolnik.* Regulation of RNA synthesis in early germination of isolated wheat (*Triticum aestivum*) embryo.— *Nature*, 1978, vol. 271, N 5643, p. 367—358.
- Chinoy J. J.* Physiology of drought resistance in wheat.— IV Effect of wilting at different growth and developmental stages on plant characters determining yield of grain in eight varieties of wheat.— *Fyton*, 1962, vol. 9, N 1, p. 5—20.
- Chispeels M. J., Varher J. E.* Hormonal control of enzyme synthesis. On the mode of action of gibberellic and abscisic acid in aleurone layers of barley.— *Plant Physiol.*, 1967, vol. 42, N 7, p. 1008—1016.
- Cholodny N.* Zur Frage über die Beeinflussung des Protoplasmas durch mono- und bivalente Metallionen.— *Bot. Zbl.*, 1923, Bd. 39, S. 231.
- Darbyshire B.* Changes in indoleacetic acid oxidase activity associated with plant water potential.— *Physiol. plant.*, 1971, vol. 25, N 1, p. 80.
- Davis J. S.* Survival records in the algae, and the survival role of certain algal pigments, fat and mucilginous substances.— *Biologist*, 1972, p. 54—93.
- Engraber A.* Ueber den Einfluss der Austrocknung auf die Assimilation and Atmung von Moosen und Flechten.— *Flora*, 1954, Bd. 141, S. 432—475.
- Evenari M., Konis E., Ullman S.* The inhibition of Germination.— *Chronica bot.*, 1942, N 7.
- Farar J. F.* The lichen as an ecosystem: observation and experiment.— In: *Lichenology progress* / Ed. D. H. Brown et al. L.: Acad. Press, 1976, p. 385—406.
- Farrar J. F.* Ecological physiology of the lichen *Hypogimnia physodes*. II. Effect of wetting and drying cycles and the concept of «physiological buffering».— *New Phytol.*, 1976, vol. 77, N 105, p. 113.
- Fott B.* Algenkunde. Jena: Gustav Fischer Verl., 1971.
- Garman H. R., Barton L. O.* Germination of seeds of *Panicum anceps* Michx.— *Contribs Boyce Thompson Inst.*, 1946, vol. 14, p. 117—122.
- Geitler L.* Furchungsteilung, simultane Mehrfachteilung, Lokomotion, Plasmo-lyse und Ökologie der Bangiaceae *Porphyridium cruentum*.— *Flora*, 1944, Bd. 37, S. 30—333.
- Giles K. L., Beardsell M. F., Cohen D. C.* Cellular and ultrastructural changes in mesophyll and bundle sheath cells of maize in response to water stress.— *Plant Physiol.*, 1974, vol. 54, N 2, p. 208.
- Grisebach R. A., Voth R. A.* On dormancy and seed germination of seeds of Vesten range plants.— *Bot. Gaz.*, 1957, vol. 98, N 2, p. 243—269.
- Grundell R.* Zur Anatomie von *Myrothamnus flabellifolia* Wele.— *Symbol. bot. upsäl.*, 1933, bd. 2.
- Gundy S. D. van.* Factors in survival of nematodes.— *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1965, vol. 3, N 43.
- Gypta U. S.* Physiological aspects of dryland farming / Ed. by U. S. Gypta. Oxford: I.B.H. Publ. Co., 1975.
- Hanson A. D.* The effects of imbibition drying treatments on wheat seeds.— *New Phytol.*, 1973, vol. 72, N 5, p. 1063—1073.
- Hartung V. W., Witt.* Über den Einfluß der Bodenfeuchtigkeit auf den Wuchsstoffgehalt von *Anastatica hierochuntica* und *Helianthus annuus*.— *Flora*, Abt. B, 1968, Bd. 157, N 45, S. 603.
- Hayward H. E., Long E.* The anatomy of the seedling and roots of the Valencia orange.— *US Dept Agr. Tech. Bull.*, 1942, p. 786.
- Heilbron O.* Zytologische Studien über Pollensterilität von Apfelsorten.— *Sven. bot. tidskr.*, 1928, bd. 22, N 1/2, S. 185.
- Heilbron O.* Temperatur und Chromosomenkonjugation.— *Sven. bot. tidskr.*, 1930, bd. 24, N 1, S. 12.
- Heinicke A. J., Childers N. F.* The influence of water deficiency in photosynthesis and transpiration of apple leaves.— *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1939, vol. 33, p. 155—159.

- Henckel P. A.* On the ecology of the mangrove vegetation.— In: Mitteilungen der floristisch-soziologischen Arbeitsgemeinschaft. Stolzen an Weser, 1963, S. 201—206.
- Henckel P. A.* Physiology of plants under drought.— *Annu. Rev. Plant. Physiol.*, 1964, vol. 15, p. 363—386.
- Henckel P. A.* Role of protein synthesis in drought resistance.— *Canad. J. Bot.*, 1970, vol. 48, N 1, p. 35.
- Hoelper O.* Untersuchungen zur Physik der Sonnenstrahlung.— *Naturwissenschaften*, 1926, Bd. 14, S. 497.
- Höfler K.* Über Trockenhärtung des Protoplasmas.— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1950, Bd. 63, S. 1.
- Huber B.* Einige Grundfragen des Wärmehaushaltes der Pflanze. Die Ursachen der hohen Sukkulententemperaturen.— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1932, Bd. 50.
- Huber B.* Die Wärmehaushalt der Pflanzen.— In: *Natur und Landwirtschaft*, 1935.
- Husain I., May L. H., Aspinall.* Effect of soil moisture stress on growth of barley.— *Agr. Res.*, 1968, vol. 19, p. 213—220.
- Hüser W.* Untersuchungen über die Anatomie und Wasserökologie einiger Ostseestrandpflanzen.— *Planta*, 1930, Bd. 11, H. 3.
- Ilijin W. S.* Austrocknungsresistenz des Farnes *Notochleana maranta* R.— *Br.—Protoplasma*, 1931, Bd. 13, S. 322.
- Ilijin W.* Die Ursachen der Resistenz Pflanzenzellen gegen Austrocknung.— *Protoplasma*, 1930, Bd. 10, S. 379.
- Irmischer E.* Ueber die Resistenz der Laubmoose gegen Austrocknen und Kälte.— *Jahrb. wiss. Bot.*, 1912, B. 50, H. 4, S. 387—444.
- Itai C., Vaadia V.* Kinetin-like activity in root exudate of water-stressed sunflower plants.— *Physiol. plant.*, 1965, vol. 18, N 4, p. 941.
- Itai C., Vaadia Y.* Cytokinin activity in water stressed shoots.— *Plant Physiol.*, 1971, vol. 47, N 1, p. 87.
- Itai C., Ben-Zioni A., Ordán L.* Correlative changes in endogenous hormone levels and shoot growth induced by short heat treatments to the root.— *Physiol. plant.*, 1973, vol. 29, N 3, p. 355.
- Jordan W. R., Morgan P., Devenport T. J.* Water stress enchanges ethylene mediated leaf abscission in cotton.— *Plant Physiol.*, 1972, vol. 50, p. 756.
- Kaldewey H., Ginkel O., Waweryniak G.* Auxin transport and water stress in pea (*Pisum sativum* L.).— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1974, Bd. 87, N 3, S. 563.
- Kearney T. H., Schantz H. L.* The water economy of dryland crops. *Yearb. U. S. Dept. Agr.*, 1911, vol. 10.
- Keck R. W., Boyer J.* Chloroplast response to low leaf water potential. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation.— *Plant Physiol.*, 1974, vol. 53, N 3, p. 474.
- Keilin D.* The problem of anabiosis or latent life: History and current concepts.— *Proc. Roy. Soc. London*, 1959, vol. 150, p. 194.
- Kessler B.* Nucleic acids as factors in drought resistance of higher plants.— In: *Recent advances in botany: 1st Intern. Bot. Congr. Montreal*, 1961, vol. VII, p. 1153—1159.
- Kimenov G. P., Iordanov L. P.* On the drought resistance of *Haberlea rhodopensis* Friv.— *Докл. Болг. Акад. наук*, 1974, т. 27, № 5, с. 707—709.
- Kursanov A. L.* Recent advances in plant physiology in the USSR.— *Annu. Rev. Plant Physiol.*, 1956, vol. 7, p. 401—436.
- Lange O. L.* Hitze und Trockenresistenz der Flechten in Beziehung zu ihrer Verbreitung.— *Flora*, 1953, Bd. 140, S. 39—97.
- Lange O. L.* Untersuchungen über die Hitzeresistenz mauritanischer Wüsten und Savanenpflanzen.— *Flora*, 1959, Bd. 147.
- Lange O. L.* Versuche zum Hitzeresistenz bei höheren Pflanzen.— *Die Naturwissenschaften*, 1962, H. 1, S. 20—21.
- Lange O. L.* Die Photosynthese der Flechten bei tiefen Temperaturen und nach Frostperioden.— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1963, Bd. 75, H. 9, S. 351—352.

- Lange O. L., Schulze E. D., Koch W.* Experimentellökologische Untersuchungen am Flechten der Negev-Wüste. II. CO₂-Gaswechsel und Wasserhaushalt von *Ramalina maciformis* (Del) Bory, am natürlichen Standort während der sommerlichen Trockenzeit.— *Flora*, 1972, 159—38—62.
- Lepeschkin W. W.* Kolloidchemie des Protoplasmas. 2. Aufl. B., 1938.
- Levitt J., Sullivan C. J., Krull E.* Some problem in drought resistance.— *Res. Con. Isr.*, 1960, N 3/4.
- Levitt J.* Responses of plants to environmental stress. N. Y.; L.; Toronto; Sydney; San Francisco: Acad. Press, 1980, vol. 1.
- Libby W. F.* Radiocarbon dates. II.— *Science*, 1951, vol. 114, p. 291.
- May L. H., Miltorpe E. J., Miltorpe F. L.* Presowing hardening of plants to drought: An appraisal of the contributions of P. A. Henkel.— *Field Crop. Abstr.*, 1962, vol. 15, p. 93—98.
- May F. L., Milthorpe.* Drought resistance of crop plants.— *Field Crop. Abstr.*, 1962, vol. 15, p. 171—179.
- Mellichael B. L., Jordan W. R., Po R. D.* An effect of water stress on ethylene production by intact cotton petioles.— *Plant Physiol.*, 1972, vol. 49, p. 658.
- Marinos N. G., Fife D.* Ultrastructural changes in wheat embryos during a presowing drought hardening treatment.— *Protoplasma*, 1972, vol. 74, N 4, p. 381.
- Middendorf F. G.* Cytology of dormancy in *Phaseolus* and *Zea*.— *Bot. Gaz.*, 1939, vol. 100, N 3, p. 485.
- Miedzyrzeki C.* Etudes cytologiques et sterilité du pollen chez le pommier et le poirier.— *C. r. seances Soc. biol.*, 1933, vol. 114, p. 1267.
- Migahid A. M.* The desert screeb of Egypt.— In: *Mitteilungen der floristisch soziologischen Arbeitsgemeinschaft/Hrsg. von Reinhold Tüxen. N.F.H. 10. Stolzenau — Weser*, 1963, S. 82—86.
- Molisch H.* Über den Einfluss der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern.— *Ber. Deutsch. bot. Ges.*, 1921, Bd. 39, S. 339—344.
- Mothes K.* Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen.— *Planta*, 1931, Bd. 2, S. 686.
- Mothes K.* Ammonia Entgiftung und Aminogruppen.— *Biochem. Kulturpflanz.*, 1955, Bd. 1, Gatersleben, S. 103—115.
- Mothes K.* Über das Altern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjungung.— *Naturwissenschaften*, 1960, Bd. 45, S. 337.
- Muhold O.* On the molecular nature of chloroplast thylakoid membranes.— *Biochim. et biophys. acta*, 1975, vol. 382, N 4, p. 494.
- Negesi K., Satoo T.* The effect of drying of soil on apparent photosynthesis, transpiration, carbohydrate reserves and growth seedling of *Anumatu* (*Pinus densiflora* Sied. et Lucc).— *J. Jap. Forest Soc.*, 1954, vol. 36, N 1, p. 66—71.
- Nir J., Klein S., Polyakoff A.* Effect of moisture stress on submicroscopic structure of mais root.— *Austral. J. Biol. Sci.*, 1969, vol. 22, p. 17.
- Nir J., Polyakoff-Mayber A., Klein S.* The effect of water stress on mitochondria at root cells.— *Plant Physiol.*, 1970, vol. 45, p. 173.
- Nügel.* Untersuchungen über die Maximaltemperatur von Keimlingen der Kiefer und der Fichte: Diplomarbeit. Tarandt, 1929.
- Oltmanns Fr.* Morphologie und Biologie der Algen. 2. Aufl. Jena: Verl. G. Fischer, 1923, 3.
- Oppenheimer H. R.* Zur Kenntnis der Hochsommerlichen Wasserbilanz Mediteraner Gehölzer.— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1932, Bd. 50A, S. 185—245.
- Oppenheimer H. R.* Summer drought and water balance of plants in the Near East.— *Ecology*, 1951, vol. 39, N 2, p. 356—362.
- Opitz O., Tamm.* Bodenbearbeitungsversuche auf dem Versushsfelde in Dahlem.— *Mitt. Dtsch. landw. Ges.*, 1926.
- Overbeek J. van.* Growth hormone and mesocotyl growth.— *Rec. trav. bot. neerl.*, 1936, vol. 33, p. 333.

- Oxley T. A., Jones J. P.* Apparent respiration of wheat grains and its relation to a fungal mycelium beneath the epidermis. Reprint.— *Nature*, 1944, vol. 154, p. 882.
- Parker J.* Protoplasmic resistance to water deficits.— In: *Water deficits and plant growth*/Ed. T. P. Kozlowski. N. Y.; L., 1972, N III.
- Parker J.* Dessication in conifer leaves: Anatomical changes and determination of the lethal level.— *Bot. Gaz.*, 1952, vol. 114, N 2, p. 189—198.
- Parker J.* Drought resistance in woody plants.— *Bot. Rev.*, 1956, vol. 22, N 4, p. 241—268.
- Parker, Johnson.* Water deficits and plant growth. Plant responses and control of water balance. N. Y.; L.: Acad. Press, 1972, vol. 111, p. 125—176.
- Parker J.* Further studies of drought resistance in woody plants.— *Bot. Rev.*, 1969, vol. 35, N 4, p. 318—371.
- Pessin L.* A physiological and anatomical study of the leaves of *Polypodium polypodioides*.— *Amer. J. Bot.*, 1924, vol. 11, p. 370.
- Preyer W.* *Die Erforschung des Lebens*. Jena, 1873.
- Pustovoitova T.* The relationship between drought resistance of fruit plants and changes in some endogenous growth regulators under water stress.— *Fruit sci. repts*, 1975, vol. II, N 4, p. 23—31.
- Renner O.* Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Kleinepiphyten. Mit einem Anhang: Zur den osmotischen Zustandgrößen.— *Planta*, 1932, Bd. 18, N 245, S. 287.
- Ried A.* Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen von Flechten. I. Flechtenfermerungen an Bachufern und ihre Beziehungen zur jährlichen Ueberflutungsdauer und zum Mikroklima.— *Flora*, 1960a, Bd. 148, S. 612—638.
- Ried A.* Stoffwechsel und Verbreitungsgrenzen der Flechten. II. Wasser und Assimilationshaushalt, Entquellungs- und Submersionsresistenz von Krustenflechten benachbarter Standorte.— *Flora*, 1960b, Bd. 149, S. 345—385.
- Rieth A.* Ein mariner Porphyridium von der Mittelmeerküste bei Neapel und die Berechtigung der art *Porphyridium marinum* Kylin.— *Biol. Zbl.*, 1961, vol. 80, S. 429—438.
- Rieth A., Sagromsky H.* Zur Kenntnis der Lebensbedingungen von *Porphyridium cruentum* (Ag) Näg.— *Biol. Zbl.*, 1964, Bd. 83, S. 489—500.
- Rouschal E.* Eine physiologische Studie an *Ceterach officinarum* Willd.— *Flora*, 1938, Bd. 12, S. 305.
- Sakamura T., Stow J.* Über die experimentell veranlagte Entstehung von keimfähigen Pollenkörnern mit abweichenden Chromosomenzahlen.— *Jap. J. Bot.*, 1926, vol. 3, N 2, p. III.
- Sapper I.* Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen.— *Planta*, 1935, Bd. 23, H. 4.
- Schimper A. F. W.* *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*. Jena, 1898.
- Schmied G.* Zur Ökologie der Luftalgen.— *Ber. Dtsch. bot. Ges.*, 1927, Bd. 45, S. 518—533.
- Schneider G. W., Childers N. F.* Influence of soil moisture on photosynthesis, respiration and transpiration of apple leaves.— *Plant Physiol.*, 1941, vol. 16, N 5, p. 563—683.
- Schnepf E.* Über Veränderungen der plasmatischen Feinstruktur während des Welkens.— *Planta*, 1961, Bd. 57, N 2, S. 156.
- Schröder O.* Über die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen.— *Untersuch. bot. Inst. Tübingen*, 1886, Bd. II, S. 1.
- Stolfelt M. G.* The stomata as a hydrophotic regulator of the water deficit of the plant.— *Physiol. plant.*, 1955, vol. 8, N 3, p. 572—593.
- Stocker O.* Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub und Strauchflechten.— *Flora*, 1927, Bd. 21 (121), S. 334—415.
- Stocker O.* *Der Wasserhaushalt ägyptischer Wüsten und Salzpflanzen*. Jena: Bot. Abh. hrsg. von Goebel, 1928, H. 12.
- Stocker O.* Die Durreresistenz.— In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. B.: Springer-Verl., 1956, Bd. 3, S. 696.

- Stocker O.* Morphologische und physiologische Bedingungen der Dürresistenz. Bern: Kali-Inst., 1958, S. 79—93.
- Stout M., Tollman B.* Interference of ammonia released from sugar beet seed balls with laboratory germination tests.— J. Amer. Soc. Agr., 1941, vol. 33.
- Stow J.* A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum* L.— Jap. J. Bot., 1927, vol. 3, N 3, p. 217.
- Sussman A. S., Halvorson H. O.* Spores: Their dormancy and germination. N. Y.; L.: Harper Row, 1966.
- Thoday D.* On the behaviour during drought of leaves on two cape species of *Passerina*.— Ann. Bot., 1924, vol. 35, p. 585—601.
- Todd B. W.* Water deficits and enzymatic activity.— In: Water deficits and plant growth / Ed. T. T. Koslowski. N. Y.: Acad. Press, 1972, vol. 3, p. 177—202.
- Tornau O.* Versuche zur Wirkung der Pflugarbeit.— Ztschr. Pflanzenbau, 1949, Bd. 91.
- Vegis A.* Dormancy of higher plants.— Annu. Rev. Plant Physiol., 1964, vol. 15, p. 185.
- Vieira-da-Silva B.* Contribution a la secheresse dans le genre *Gossypium*. La variation de quelques activites enzymatiques.— Physiol. veget., 1970, t. 8, N 3, p. 413—429.
- Volkens G.* Zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Standort und anatomischen Bau der Vegetationsorgane.— Jahrb. Rgl. bot. Gart. Berlin, 1884.
- Volkens G.* Die Flora der Agyptisch-arabischen Wüste als Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen dargestellt. 1887.
- Walter H.* Die Hydratur der Pflanze und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung. Jena: Verl. Gustav Fischer, 1931.
- Walter P.* Die Abhängigkeit Kohlensäureassimilation junger Lärchen, Fichten und Eichen von der Luft und Bodenfeuchte: Versuche in einem klimatisierten Windkanal.— Planta, 1963, Bd. 60, N 1, S. 70—94.
- Walter H.* Die physiologischen Voraussetzungen, für den Übergang der autotrophen Pflanzen von Leben im Wasser zu Landleben.— Ztschr. Pflanzenphysiol., 1967, Bd. 56, N 2, S. 170.
- Weeks D. P., Marcus A.* Performed messenger of quiescent wheat embryos.— Biochim. et biophys. acta, 1974, vol. 232, p. 76.
- Went F. W.* The plants. N. Y., Time, Inc., 1963.
- Willams I. V., Snell R. S., Ellis J. T.* Methods of measuring drought tolerance in corn.— Crop. Sci., 1967, vol. 7, N 3.
- Wright S. T.* An increase in the inhibitor in content of detached wheat leaves following a period of wilting.— Planta, 1969, vol. 86, N 1, p. 10.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ОТ АВТОРА

3

ВВЕДЕНИЕ

5

Глава первая

ЗАСУХА И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА РАСТЕНИЯ

10

Глава вторая

ФИЗИОЛОГИЯ ПОЙКИЛОКСЕРОФИТОВ

27

Глава третья

КРИПТОБИОЗ СЕМЯН И ПЛОДОВ
ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

56

Глава четвертая

ЕДИНАЯ СОПРЯЖЕННАЯ И КОНВЕРГЕНТНАЯ
УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

69

Глава пятая

ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ КСЕРОФИТОВ

82

Глава шестая

ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ
ДИКОРАСТУЩИХ И КУЛЬТУРНЫХ МЕЗОФИТОВ

105

Глава седьмая

ПРЕДПОСЕВНОЕ ПОВЫШЕНИЕ
ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

140

279

Глава восьмая

**ДИАГНОСТИКА ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ**

174

Глава девятая

**ВОДНЫЙ РЕЖИМ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ
ДРЕВЕСНЫХ И КУСТАРНИКОВЫХ ПОРОД**

197

Глава десятая

АГРОТЕХНИКА, ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

219

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

239

ЛИТЕРАТУРА

248

Павел Александрович Генкель

**ФИЗИОЛОГИЯ
ЖАРО- И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ**

Утверждено к печати

Ордена Трудового Красного Знамени Институтом физиологии растений
им. К. А. Тимирязева

Редактор издательства Г. П. Панова. Художник Н. В. Пьяных
Художественный редактор М. Версокая. Технический редактор И. Н. Жмуркина
Корректоры Д. Ф. Арапова, Е. З. Осипова

ИБ № 24063

Сдано в набор 16.02.82. Подписано к печати 21.05.82. Т-07447. Формат 60×90^{1/16}.
Бумага книжно-журнальная. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.
Усл. печ. л. 17,5. Усл. кр.-отт. 17,5. Уч.-изд. л. 20,6. Тираж 1850 экз. Тип. зак. 1493
Цена 3 р. 40 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90.
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10