

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
Ордена Трудового Красного Знамени  
Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева

# ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Ответственные редакторы  
академик  
И. А. ТАРЧЕВСКИЙ  
доктор биологических наук  
В. Н. ЖОЛКЕВИЧ



МОСКВА «НАУКА» 1989

УДК 581.11

Авторы:

В. Н. ЖОЛКЕВИЧ, Н. А. ГУСЕВ, А. В. КАПЛЯ, Г. И. ПАХОМОВА,  
Н. В. ПИЛЬЩИКОВА, Ф. Д. САМУИЛОВ, П. С. СЛАВНЫЙ,  
И. Г. ШМАТЬКО

Рецензенты:

доктор биологических наук, профессор М. Д. КУШНИРЕНКО,  
доктор биологических наук, профессор А. Ф. КЛЕШНИН

**Водный обмен растений** / В. Н. Жолкевич, Н. А. Гусев,  
А. В. Капля и др. — М.: Наука, 1989. — 256 с. —  
ISBN 5-02-003977-2

В книге рассматриваются вопросы развития учения о водообмене растений, структуры и физических свойств воды, ее состояния в растительной клетке, термодинамических показателей состояния воды в растении, водообмена клеток и его регуляции, транспорта воды в растении. Изучены экология и эволюция водообмена растений, водообмен и продуктивность растений. Описаны методы изучения водного обмена растений.

Рассчитана на физиологов, биофизиков, биохимиков.  
Табл. 35. Ил. 62. Библиогр.: 626 назв.

В  $\frac{1903010000-225}{055(02)-89}$  438-89, кн. 2

Научное издание

## ВОДНЫЙ ОБМЕН РАСТЕНИЙ

Утверждено к печати Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева

Редактор издательства Г. П. Панова. Художник М. Зельцер. Художественный редактор В. В. Алексеев. Технический редактор Т. А. Калининна. Корректор К. П. Лосева

ИБ № 39769

Сдано в набор 17.02.89. Подписано к печати 04.05.89. Т-07558. Формат 60×90<sup>1/16</sup>. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ л. 16. Усл. кр.-отт. 16,25. Уч.-изд. л. 18,3. Тираж 1550 экз. Тип. зак. № 57. Цена 3 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука» 117864, ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90

Набрано в Московской типографии № 13 ПО «Периодика»

Государственный комитет СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли. 107005, г. Москва, Денисовский пер., 30. Зак. 57

Отпечатано во 2-й типографии издательства «Наука»  
121099, Москва, Г-99, Щубинский пер., 6. Заказ 3660

ISBN 5-02-003977-2

© Издательство «Наука», 1989

## ПРЕДИСЛОВИЕ

В последнее время в представлениях о водном обмене растений произошли кардинальные перемены: выдвинуты новые теоретические положения, разработаны принципиально новые подходы и методы исследований. В то же время многие положения, ранее казавшиеся незыблемыми (например, о роли свободной и связанной воды в различных физиологических процессах), пересмотрены. Впрочем, ничего из ряда вон выходящего в этом нет. Периодический пересмотр существующих взглядов, представлений, методов является неременным атрибутом развития любой научной дисциплины. Однако новые представления, сильно поколебав старые, еще окончательно не устоялись (в той мере, в какой в науке вообще можно говорить об устоявшихся представлениях). Часто эти представления, разработанные преимущественно не физиологами, а биофизиками или даже просто физиками, в должной мере не учитывают специфику биологических явлений, стремясь свести всю сложность и многогранность этих явлений к упрощенным схемам. В мировой литературе много противоречивых данных и гипотез.

Имея все это в виду, на состоявшемся в Ташкенте в 1984 г. VIII Всесоюзном симпозиуме по водному режиму растений было выражено пожелание об издании в нашей стране коллективной монографии, в которой в должной мере нашли бы отражение последние достижения науки и все происшедшие изменения во взглядах, которая помогла бы внести ясность в ныне существующие представления о водообмене растений и тем самым облегчила бы работу физиологов, изучающих водный обмен растений.

Предлагаемая вниманию читателя книга подготовлена коллективом авторов из Москвы, Казани и Киева. В ней освещено современное состояние наших знаний о физико-химических свойствах и структуре воды как аномальной жидкости, состоянии воды в растении и его термодинамических показателях, водообмене клеток и его регуляции, транспорте воды в растениях, влиянии водного режима на метаболизм и продуктивность растений, экологии водообмена растений, почве как среде водоснабжения растений,

эволюции водообмена растений. Описаны наиболее перспективные новые методы исследований. Автор первой главы — *Н. А. Гусев*; вторую главу написали *Н. А. Гусев*, *Ф. Д. Самуилов*, *Г. И. Пахомова*, *В. Н. Жолкевич*, третью — *Н. А. Гусев*, *Ф. Д. Самуилов*, *Н. В. Пильщикова*, *В. Н. Жолкевич*, четвертую — *А. В. Капля*, пятую — *В. Н. Жолкевич*, *Н. В. Пильщикова*, шестую — *И. Г. Шматько*, *В. Н. Жолкевич*, седьмую — *П. С. Славный*, восьмую — *Г. И. Пахомова*. Введение и заключение написал *В. Н. Жолкевич*. Им же проведено «сквозное» редактирование всей рукописи при окончательной подготовке ее к печати.

Излагая материал, авторы стремились избегать односторонних и упрощенных толкований, неизменно пытались вскрыть физиологическую сущность изучаемых явлений. При этом свою задачу авторы видели не в том, чтобы досконально описать решительно все факты и представления, имеющие то или иное отношение к водообмену растений (данная книга ведь не является учебником), а в том, чтобы привлечь внимание читателя к наиболее актуальным, узловым вопросам, к «горячим точкам» в изучении водообмена на современном этапе и тем самым помочь разрешению существующих проблем в обозримом будущем.

Доктор биологических наук  
*В. Н. Жолкевич*



## ВВЕДЕНИЕ

Среди химических соединений, содержащихся в живых организмах, в количественном отношении вода занимает доминирующее положение. Ее содержание в листьях мезофитов доходит до 85 % и более, а в корнях — до 99 % от сырой массы. Активное проявление жизнедеятельности без воды вообще невозможно; что же касается семян, спор, высушенных пойкилоксерофитов, то они пребывают в состоянии, называемом анабиозом, или криптобиозом, когда метаболические процессы сведены к минимуму и практически не улавливаются доступными для измерения методами. Но это особое состояние, природа которого пока еще не раскрыта; оно качественно отличается от состояния активной жизнедеятельности.

Высокая оводненность свойственна не только растениям, но также животным, человеку и вообще всем организмам, причем не только наземным, но и водным.

Сделана попытка определить то минимальное (пороговое) содержание в клетках воды, ниже которого растение уже не в состоянии поддерживать основные физиологические функции, повреждается и погибает. Эта вода получила название гомеостатической [1]. Оказалось, что содержание гомеостатической воды (в % от сырой массы) неодинаково у растений различных экологических групп [1]: у гигрофитов — 65—70; мезофитов — 45—60; ксерофитов — 25—27. Однако независимо от колебаний, связанных с принадлежностью растения к определенной экологической группе и тесно коррелирующих с его устойчивостью к обезвоживанию, содержание гомеостатической воды следует признать высоким, особенно имея в виду, что это пороговое содержание.

Возникает вполне закономерный вопрос — зачем вода нужна растению (как, впрочем, и любому другому организму) в таком обильном количестве? Может быть, вся эта вода расходуется в ходе биохимических реакций? Отнюдь нет. В биохимических превращениях, приводящих к прекращению существования воды как таковой (фотосинтез, гидролитические и другие реакции), участвует не более 1 % того количества воды, которое проходит через растение в процессе водообмена. Следовательно, подавляющая часть мощного водного потока, непрерывно проходящего через растение, потока, пронизывающего все его клетки, ткани и органы, непосредственно в биохимических пре-

вращениях не участвует. В чем же тогда заключается значение основной массы содержащейся в растении воды?

Значение воды, непосредственно не расходуемой в биохимических превращениях, прежде всего заключается в том, что именно она в силу своих уникальных физико-химических свойств (о которых речь пойдет в главе I) составляет ту внутреннюю среду, только в которой и разыгрываются все жизненные процессы, она является, по образному выражению А. Сент-Дьердьи [2], «матрицей» жизни. Только в водной среде возможно возникновение и поддержание специфических для биологии протоплазматических структурных образований (эти образования не имеют аналогии в неживой природе), только в водной среде возможно их функционирование, причем сама вода является неотъемлемым компонентом этих структур [3—7]. Но все эти взаимодействия носят характер не биохимических, а биофизических, в каком-то отношении, может быть, даже физико-химических, поэтому вода как таковая при этом не исчезает.

А. Л. Курсанов [4] проводит аналогию между структурой живой клетки и железобетонной конструкцией, в которой макромолекулы биополимеров играют роль арматуры, а вода — бетонирующей массы, формирующей опорную основу железобетонной конструкции. Разумеется, эта аналогия — весьма отдаленная, ибо железобетонная конструкция — образование сугубо статическое, тогда как структура живой клетки исключительно динамична: она возникает и поддерживается только за счет безостановочного притока энергии и непрерывно обновляется. Несмотря на столь принципиальное различие между структурой живой клетки и железобетонной конструкцией, в приведенной выше аналогии заложен глубокий смысл: без воды никакой функционирующей биологической структуры вообще не будет. Говоря о структурообразующей роли воды в растении, уместно, вероятно, упомянуть и о том, что именно за счет воды создается внутреннее гидростатическое (тургорное) давление, от которого зависит характерная форма растительных клеток, тканей, органов и характерный внешний вид растения в целом. При падении тургора растение завядает и эта форма утрачивается.

Тот факт, что вода составляет внутреннюю среду организма, как будто удовлетворительно объясняет столь высокий уровень оводненности клеток и тканей. Вместе с тем остается неясным, почему не участвующая в биохимических превращениях вода все-таки непрерывно куда-то расходуется и должна возобновляться, причем перебои в водоснабжении недопустимы. Это касается не только растений с их специфическими условиями существования, но и всех других организмов. Например, человек способен оставаться без пищи больше месяца, но без воды — всего лишь несколько дней. Таким образом, живой организм подобен не изолированному водоему со стоячей водой, а точному водоему, в котором вода непрерывно обменивается.

Объясняется все это тем, что, согласно одному из основных

положений общей биологии, активное проявление жизнедеятельности возможно лишь в такой внутренней водной среде, которая является проточной, т. е. постоянно возобновляется. Непрерывно циркулируя по организму, вода доставляет клеткам субстраты и метаболиты, необходимые для их нормального функционирования, и одновременно удаляет продукты их жизнедеятельности, в том числе токсические отбросы. Именно благодаря такой циркуляции внутренней водной среды осуществляются взаимосвязи между отдельными частями клеток, между отдельными клетками в пределах ткани, между различными тканями в пределах органа, наконец, между различными органами; тем самым обеспечивается общая взаимосвязь физиологических процессов, поддержание гомеостаза и функционирование организма как единого целого. Совершенно очевидно, что эта объединяющая, транспортная функция воды имеет первостепенное значение для жизнедеятельности растения, равно как и любого другого организма.

У животных и человека подобная циркуляция жидкостей осуществляется с участием кровеносной и лимфатической систем и подчинена эндогенной регуляции [8], в чем, кажется, никто не сомневается. Когда же речь заходит о растениях, положение почему-то коренным образом меняется. И хотя у растений тоже имеются специализированные проводящие системы, предназначенные для передвижения воды и водных растворов — ксилема и флоэма, которые между собой структурно и функционально взаимосвязаны [9] и отдаленно даже напоминают систему кровообращения у животных, до сих пор транспорт воды в растениях (прежде всего восходящий водный ток) сплошь и рядом рассматривают чуть ли ни как простое физическое явление, обусловленное и регулируемое главным образом действием внешних факторов. Полагают, что весь восходящий водный ток возникает лишь благодаря условиям существования наземных растений, вынужденных непрерывно отдавать воду в окружающую атмосферу, а для восполнения своего водного запаса поглощать воду из почвы. Механизм же транспорта воды сводится при этом к простой ультрафильтрации и массовому току под давлением, создаваемым градиентом водного потенциала в системе почва—растение—атмосфера. Исходя из такой точки зрения (нашедшей отражение в ряде учебников и обзоров [10—13]), наземное растение выполняет всего-навсего роль канала между почвой и атмосферой, по которому вода движется в силу того, что между почвой и атмосферой постоянно существует градиент водного потенциала. Живые же клетки, для функционирования которых, собственно говоря, и транспортируется вода, не только не способствуют водному току, но, напротив, лишь оказывают ему сопротивление; поэтому водный ток направляется в основном в обход живых клеток, по апопласту. Договариваются даже до аналогии между восходящим водным током в растении и движением воды по полоске фильт-

ровальной бумаги, опущенной нижним концом в воду. Распространено представление о транспирации не как о физиологическом процессе (который не только является верхним конечным двигателем восходящего водного тока, но и устраняет вредный перегрев растений), а как о неизбежном зле.

Говоря так, забывают, что в растениях, помимо восходящего, имеется и нисходящий водный ток — по флоэме, никак не связанный с испарением воды за счет солнечной энергии, т. е. что существует циркуляция водных растворов, что такая циркуляция имеется и у погруженных водных растений, ничего вообще не испаряющих. С другой стороны, у животных и человека нет транспирации, условия их существования имеют мало общего с таковыми у наземных растений, однако кровь и лимфа у них непрерывно циркулируют по организму, а прекращение подобной циркуляции связывают со смертью. Поэтому едва ли можно согласиться с тем, что циркуляция воды и водных растворов в растении представляет собой простое физическое явление, порождаемое и регулируемое лишь действием внешних факторов. Ее нужно, очевидно, рассматривать как важнейшую физиологическую функцию, в регулировании которой принимают самое непосредственное участие не только внешние, но и, главным образом, эндогенные факторы. К числу последних нужно отнести активное участие живых (паренхимных) клеток. Действительно, имеется уже немало фактов, не укладывающихся в схему транспорта воды в растении как простого физического явления и даже попросту противоречащих ей. Эти факты будут подробно рассмотрены в главе V.

Резюмируя вышесказанное относительно значения воды в жизнедеятельности растений, отметим, что вода является: 1) специфической внутренней средой, только в которой и могут активно протекать процессы жизнедеятельности, 2) связующим транспортным звеном между различными клетками, тканями, органами, осуществляющим между ними взаимообмен и обеспечивающим общую взаимосвязь физиологических процессов в растении, поддержание гомеостаза и функционирование растения как единого целого, 3) неотъемлемым компонентом протоплазматических структур, 4) непременным участником ряда биохимических реакций (в том числе фотосинтеза), 5) фактором, создающим гидростатическое давление, от которого зависит характерная форма растительных клеток, тканей, органов и растения в целом, 6) фактором, препятствующим перегреву растения и стабилизирующим его температуру за счет транспирации.

---

# ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И СТРУКТУРА ВОДЫ

Уникальные физико-химические свойства воды, благодаря которым она играет столь исключительную роль в биологических системах, определяются строением ее молекулы и обусловленной этим строением особой структурой.

## ВОДА — АНОМАЛЬНАЯ ЖИДКОСТЬ

Состоящая всего из трех атомов молекула воды —  $\text{H}_2\text{O}$  — представляет собой диполь, поскольку центры отрицательных и положительных электрических зарядов в ней не совпадают. Подобная асимметрия объясняется следующими обстоятельствами. В молекуле воды имеется десять электронов: одна пара располагается на внутренней круговой орбите вблизи ядра кислорода, остальные 8 внешних электронов разделены попарно и движутся по четырем эллиптическим орбитам. Из них две пары обобщены между каждым из протонов водорода и ядром кислорода; они движутся по более вытянутым орбитам. Две другие пары остаются неподеленными; они движутся по менее вытянутым орбитам, направленным в противоположную сторону. Таким образом, в молекуле воды имеются четыре полюса заряда: два отрицательных, обусловленных избытком электронной плотности в местах расположения неподеленных пар электронов, и два положительных, создаваемых ее недостатком в местах нахождения протонов водорода (рис. 1). Электрическая поляризация молекулы усиливается тем, что Н и О расположены не в одну линию  $\text{H}=\text{O}=\text{H}$ , а под углом  $105^\circ$ . При этом расстояние  $\text{O}=\text{H}$  равно 0,099 нм,  $\text{H}=\text{H}$  — 0,152 нм, радиус молекулы — 0,138 нм, энергия связи  $\text{O}=\text{H}$  — 110 ккал·моль<sup>-1</sup>.

Подобное строение молекул воды делает неизбежным их активное электростатическое взаимодействие, во-первых, между собой, а во-вторых, с другими полярными молекулами и ионами и обуславливает возможность образования межмолекулярных водородных связей. Последние, как известно, чаще всего образуются теми молекулами, где атомы Н связаны с О, N или галогенами. Высокая электроотрицательность этих элементов и малый объем атома Н, образующего положительный конец ди-

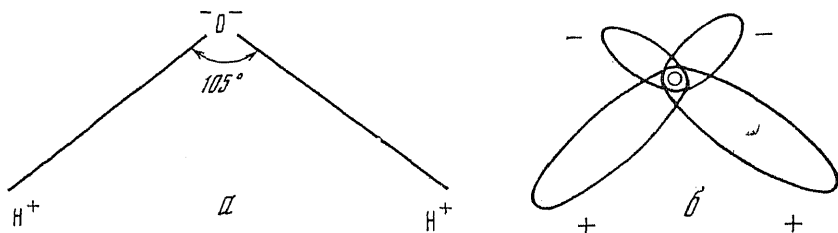
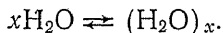


РИС. 1. Строение молекулы воды

*a* — пространственная схема расположения атомов и полюсов зарядов; *b* — структура электронного облака молекулы

поля, приводит к исключительно высокой полярности такой связи. При этом водород в форме  $H^+$  сильно притягивается заряженной группой другой полярной молекулы [14]. Наличие четырех полюсов позволяет молекуле воды образовывать до четырех водородных связей. Такие связи могут возникать, в частности, с электроотрицательными атомами (O, N), в составе биополимеров, что оказывает существенное влияние на конформацию и функцию последних.

Энергия водородной связи занимает промежуточное положение между энергией ковалентных связей и ван-дер-ваальсовых взаимодействий. Вследствие взаимодействия молекул воды между собой за счет  $H$ -связей возникают ассоциации, и поэтому формула воды может быть не  $H_2O$ , а  $(H_2O)_x$ :



Влияние водородных связей видно на примере сопоставления свойств двух изомерных жидкостей — этилового спирта и диметилового эфира [15]:

	Наличие $H$ -связей	Температура кипения, °C	Теплота испарения, ккал·моль <sup>-1</sup>
Этиловый спирт $C_2H_5OH$	Есть	78	10,19
Диметиловый эфир $(CH_3)_2O$	Нет	24	4,45

Наличие  $H$ -связей ведет к повышению температуры кипения и теплоты испарения за счет дополнительной энергии, требующейся для разрыва (или искажения) этих связей.

Результатом взаимодействия молекул воды между собой и образования  $H$ -связей являются такие аномалии воды в сравнении с другими жидкостями и главным образом в сравнении с гидридами других элементов VI группы таблицы Менделеева (табл. 1), как непомерно высокая для небольшой молекулярной массы воды температура кипения ( $100^\circ$  вместо  $-60\dots-70^\circ$ ) и непомерно высокая температура плавления ( $0^\circ$  вместо  $-90\dots-100^\circ$ ), наибольшая в сравнении со всеми другими жидкостями.

ми, а также и твердыми телами удельная теплоемкость, сжатие при охлаждении лишь до  $4^{\circ}$ , а при дальнейшем охлаждении вплоть до замерзания при  $0^{\circ}$  — расширение; наибольшую плотность и наименьший объем вода, стало быть, имеет при  $4^{\circ}$  (рис. 2).

Особенность воды, в силу которой наибольшей плотностью она обладает при  $4^{\circ}$  и по мере дальнейшего охлаждения уже не сжимается, а расширяется,

имеет решающее значение для жизни в реках, прудах и озерах, так как в противном случае вся вода в них остыла бы до  $0^{\circ}$  и превратилась бы в сплошной лед; водоемы стали бы безжизненными. Но в силу упомянутой аномалии воды при охлаждении водоема ее плотность на поверхности повышается (так как первыми охлаждаются поверхностные слои). Охлажденные слои, как более тяжелые, опускаются вниз до тех пор, пока температура воды на всей глубине не достигнет предела плотности, т. е.  $4^{\circ}$ . При дальнейшем охлаждении вода становится легче и уже не опускается на дно. Она всплывает на поверхность, не перемешиваясь с глубинной водой и защищая ее от остывания до более низкой температуры. При  $0^{\circ}$  водоем начинает покрываться легкой и надежной шубой из льда.

Далее, вода обладает исключительно высоким поверхностным натяжением за счет колоссальных сил сцепления между молекулами; выше поверхностное натяжение только у ртути. Благодаря колоссальному поверхностному натяжению воды по поверхности водоемов, как по укатанной дороге, носятся «на полной скорости» различные водяные жуки. В тропиках это же самое осмеливаются делать большие ящерицы — василиски, достигающие длины до 50 см. Такие ящерицы с разгону прыгают

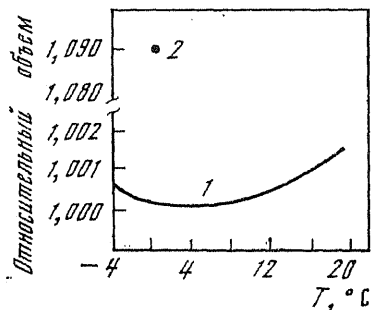


РИС. 2. Изменения объема воды в зависимости от температуры [13]

1 — жидкая вода; 2 — лед

ТАБЛИЦА 1. Температуры плавления и кипения гидридов элементов VI группы периодической системы

Соединение	Молекулярная масса, Да	Температура плавления, $^{\circ}\text{C}$	Температура кипения, $^{\circ}\text{C}$
$\text{H}_2\text{Te}$	129,60	-51	-4
$\text{H}_2\text{Se}$	80,96	-64	-42
$\text{H}_2\text{S}$	34,06	-82	-61
$\text{H}_2\text{O}$	18,01	0	100

на воду, пробегая на задних лапах 10—12 м, прежде чем начать плыть. Детеныши же их (длиною до 10 см) вообще свободно прогуливаются по водной поверхности, оставаясь сухими [16].

Максимальная среди всех жидкостей диэлектрическая проницаемость делает воду особенно подходящим растворителем для ионов. Вообще вода обладает чрезвычайно высокой растворяющей способностью. Именно поэтому она растворяет, хотя и слабо, золото, платину, серебро, стекло.

Вода проявляет исключительную способность к адгезии (смачиванию, прилипанию). Силы адгезии и сцепления имеют решающее значение при поднятии воды на большую высоту (например, у деревьев). Резко выраженная способность к адгезии имеет немаловажное значение для взаимодействий воды с прочими компонентами клетки (например, для гидратации).

Перечисленные уникальные физико-химические свойства воды, благодаря которым ее даже называют аномальной жидкостью, обуславливают универсальность воды как растворителя и ее исключительную реакционную способность. Именно благодаря этим особенностям вода и оказалась наиболее подходящей внутренней средой для всех живых организмов, в том числе и для растений.

## СТРУКТУРА ВОДЫ

Тетраэдрическая координация молекул воды служит основой для гексагональной структуры льда (рис. 3).

При плавлении льда резко возрастает тепловое движение молекул. Коэффициент самодиффузии молекул воды при 0° составляет около  $2 \cdot 10^{-11}$ — $10 \cdot 10^{-11}$  см<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>, жидкой воды при 25° —  $2,1 \cdot 10^{-5}$ — $2,66 \cdot 10^{-5}$  см<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>. Следовательно, интенсивность трансляционного движения молекул при плавлении льда возрастает на 5—6 порядков. Время релаксации молекул льда при 0° около  $2 \cdot 10^{-5}$  с, жидкой воды при той же температуре —  $17,8 \cdot 10^{-12}$  с [17]. Следовательно, вращательно-колебательное движение молекул увеличивается на 7—8 порядков. Такое усиление теплового движения молекул способствует разрыву (или искажению) части водородных связей. Размеры этой части разными авторами определяются в пределах от 50 до 0 % (в последнем случае предполагается лишь искажение Н-связей). Естественно, что разрыв (или искажение) части водородных связей должен вызвать частичные нарушения кристаллической решетки льда. «Выпавшие» из решетки молекулы более уплотненно располагаются в полостях решетки (каркаса). Вследствие этого при плавлении увеличивается плотность и уменьшается объем воды (см. рис. 2). Таким образом, кристаллическая решетка льда при плавлении не разрушается полностью. В ней лишь появляются «дефекты», вызванные частичным разрывом



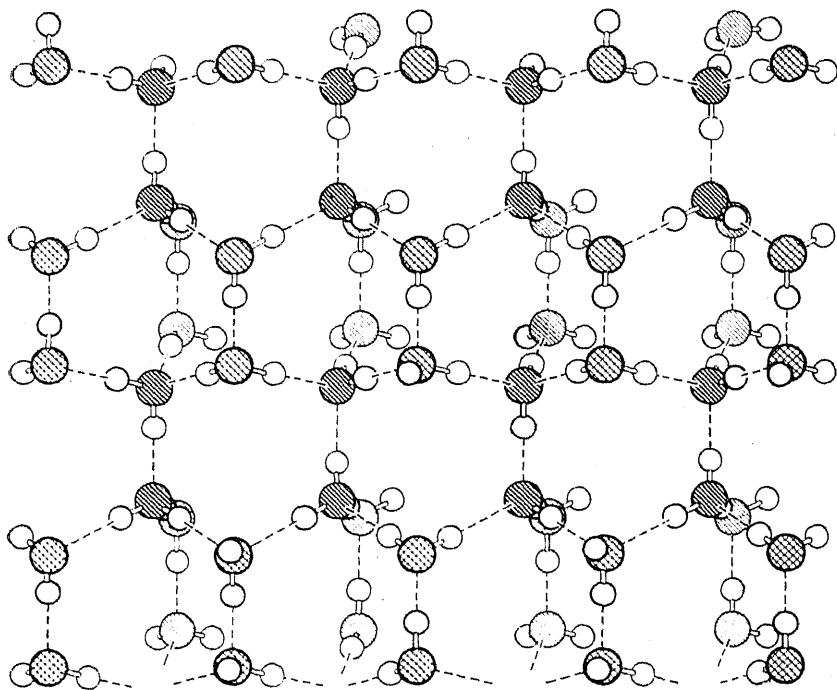


РИС. 3. Гексагональная структура льда

(или искажением) Н-связей. Благодаря этому жидкая вода, несмотря на свою подвижность и текучесть, является одной из немногих жидкостей, имеющих определенную структуру. Но время жизни этой структуры очень мало. В зависимости от времени жизни различают три типа структуры жидкой воды [17]:

- 1) *I* — структура, существующая в течение времени, меньшего, чем период осцилляций молекул ( $< 2 \cdot 10^{-13}$  с);
- 2) *V* — структура, существующая в течение времени, большего, чем период осцилляций, но меньшего, чем период диффузионных движений молекул ( $> 2 \cdot 10^{-13}$  с,  $< 10^{-11}$  с);
- 3) *D* — структура, существующая в течение времени, большего, чем период осцилляций, но меньшего, чем период диффузионных движений молекул ( $> 10^{-11}$  с).

Разрешающая способность большинства методов (рентгенография, ЯМР, термодинамический анализ) позволяет получать информацию лишь о *D*-структуре. Инфракрасная и рамановская спектроскопия, неупругое рассеяние нейтронов способны давать информацию о *V*-структуре.

Обычно время жизни водной структуры (в жидкой воде) принимается за  $10^{-11}$  с (т. е. равным периоду диффузионных движений молекул). Через каждые  $10^{-11}$  с данная структура нарушается диффузионным движением хотя бы малой части

молекул и сразу возникает вновь, но с возможными отличиями от предыдущей в пространственном расположении, координационном числе молекул, количестве и энергии Н-связей. Благодаря высокой лабильности структуры воды до сих пор нет единого представления о ней. Существует ряд моделей, в той или иной степени объясняющих наблюдаемые свойства воды. Кратко остановимся лишь на трех из них, получивших наиболее широкую известность.

1. Двухструктурная модель, основывающаяся на представлениях О. Я. Самойлова [18], предполагает существование в жидкой воде льдоподобной структуры (образующей решетку или каркас), молекулы которой соединены Н-связями, и плотноупакованной структуры, состоящей из молекул, расположенных в полостях каркаса и образующих меньшее число Н-связей (или не образующих их). Трансляционное движение молекул происходит в основном по полостям каркаса. Согласно некоторым представлениям, мономерных (не образующих Н-связей) молекул в плотноупакованной структуре почти (или совсем) нет [19]. Наличие в воде молекул, объединенных Н-связями, важно для биологических процессов, так как, по мнению многих авторов, цепочки таких молекул способствуют быстрому переносу электронов и протонов в системе.

2. Модель кластеров [20—22] также предполагает наличие двух водных структур, но неоднородно распределенных по объему: скопления молекул, объединенных Н-связями (кластеры), и окружающие их мономерные молекулы. Возникновение Н-связей при образовании кластера рассматривается как кооперативный процесс. При образовании Н-связи происходит смещение электронов, взаимодействующих с протоном другой молекулы. Это усиливает поляризацию молекул и тем самым увеличивает возможность образования следующих Н-связей. При усилении поляризации возрастает прочность Н-связей. Поэтому между тремя молекулами воды возникает некоторая дополнительная сила притяжения, отсутствующая между двумя молекулами [17].

Время жизни кластера составляет  $10^{-10}$ — $10^{-11}$  с, после чего структура его разрушается (вследствие флуктуации тепловой энергии) и возникает новая, которая может отличаться как в пространственном расположении, так и в количественном отношении (числом молекул в кластере). Кластеры окружены мономерными (не образующими Н-связей) молекулами воды.

3. Модель искаженных водородных связей [23], согласно которой водородные связи при плавлении льда не разрываются, а лишь искажаются, т. е. меняется изгиб их, что сопровождается изменением угла между линией, соединяющей центры соседних молекул, и направлением Н-связи между этими молекулами. Д. Попл показал возможность вычисления среднего искажения этого угла и величину необходимой для этого энергии, которую назвал «константой силы изгиба водородной связи».

Д. Эйзенберг и В. Кауцман [17] отмечают, что эта модель находится в согласии с большинством экспериментальных данных о структуре воды. Подтверждением только искажения, а не разрыва Н-связей при плавлении льда может служить то обстоятельство, что даже при современных усовершенствованных способах получения инфракрасных спектров и спектров комбинационного рассеяния в воде не удается обнаружить мономерных молекул, тогда как, например, в метиловом спирте они обнаружены [19].

Однако наиболее распространенными пока остаются две первые модели.

Структура воды претерпевает существенные изменения в зависимости от внешних условий.

**Температура.** При повышении температуры усиливается тепловое движение молекул, вследствие чего сокращается доля льдоподобной структуры (или доля молекул, входящих в кластеры) и возрастает доля плотноупакованной структуры (или мономерных молекул) (табл. 2 и 3). При повышении темпера-

ТАБЛИЦА 2. Количество молекул воды (молярные проценты) в льдоподобных структурах и их пустотах и доля заполнения пустот в зависимости от температуры [24]

Температура, °С	Пустоты	Каркас	Доля заполнения пустот, %	Температура, °С	Пустоты	Каркас	Доля заполнения пустот, %
0	0,137	0,863	31,7	40	0,238	0,762	62,5
10	0,162	0,838	38,7	50	0,263	0,737	71,0
20	0,187	0,813	46,0	60	0,288	0,712	80,9
30	0,213	0,787	54,1	80	0,33(3)	0,66(6)	100,0

ТАБЛИЦА 3. Температурная зависимость структурных параметров жидкой воды [25]

Температура °С	Среднее количество молекул H <sub>2</sub> O в кластере	Концентрация кластеров (молярная доля)	Молярная доля мономерной воды	Доля неразорванных Н-связей
0	64,96	0,0084	0,2485	0,528
20	38,37	0,0124	0,2948	0,462
40	24,29	0,0172	0,3394	0,409
60	16,64	0,0198	0,3773	0,370
80	13,14	0,0257	0,4095	0,344
100	11,70	0,0268	0,4375	0,325

туры возрастает доля мономерных молекул и концентрация кластеров (табл. 3). Это как-будто противоречит сказанному раньше. Но значительно сильнее уменьшается среднее количество молекул, входящих в кластер. Оно снижается в 5,5 раз,

тогда как концентрация кластеров возрастает лишь в 3,2 раза. Следовательно, общее количество молекул, входящих в кластер, уменьшается.

Данные разных авторов о количественном соотношении льдоподобной (кластеров) и плотноупакованной (мономерных молекул) структур при различных температурах различаются, что еще раз показывает недостаточную изученность структуры воды.

Табл. 2 и 3 создают впечатление монотонности изменений свойств воды при повышении температуры. Однако есть ряд данных, указывающих на то, что в определенных температурных точках свойства воды изменяются достаточно резко. Так, обнаружены микрофазовые переходы воды при температурах 15°, 30°, 45°, 60° и сопутствующие им изменения некоторых биологических процессов; установлены резкие изменения поляризуемости воды при 36° и 60° (первая из этих точек соответствует температуре тела человека) [26]. Я. В. Фрейдин и В. Г. Бочков [27] считают не случайным совпадение температуры тела человека с минимумом теплоемкости воды (36, 79°), так как при минимуме теплоемкости экономится энергия терморегуляции. Касаясь упомянутых выше точек микрофазовых переходов воды, Я. В. Фрейдин и В. Г. Бочков констатируют, что в середине интервала 30—45° (что опять соответствует температуре тела человека) структура воды наиболее благоприятна для гидратации органических молекул (в частности, белков).

**Давление.** С повышением давления возрастает химический потенциал и активность воды (о термодинамических показателях речь пойдет в главе II). Следовательно, должна увеличиться подвижность ее молекул (фактор, разрушающий структуру). Основным видом давления, действующего на воду клеток растений, является тургорное давление, увеличение которого повышает активность внутриклеточной воды [28].

## ИЗМЕНЕНИЯ СТРУКТУРЫ И СВОЙСТВ ВОДЫ В РАСТВОРАХ

Этот вопрос представляет особый интерес для биологов, которым преимущественно приходится иметь дело с водой в сложных системах при тесном взаимодействии компонентов.

Первым этапом действия растворенных в воде веществ является нарушение типичной для чистой воды структуры. Возможны две причины этого: 1) различие размеров растворяемых ионов и молекул с размерами молекул воды и полостей каркаса (геометрический фактор); 2) переориентация молекул воды в электрическом поле иона (электростатический фактор). Вторым этапом является образование новой структуры в окружающей части растворенного вещества, характер которой в сильной степени определяется свойствами данного вещества. От со-

отношения этих двух этапов зависит окончательный эффект, т. е. преобладание стабилизации или разупорядочения структуры воды.

**Растворы электролитов.** В них действуют оба фактора нарушения водной структуры (геометрический и электростатический): возникает взаимодействие растворенных ионов с окружающими молекулами воды, получившее название гидратации (как известно, вода в клетках гидратирует не только ионы, но и определенные группы в составе макромолекул (биополимеров)).

Гидратация ионов зависит от их свойств: знака заряда (катионы гидратируются сильнее анионов), величины заряда (двухвалентные ионы гидратируются сильнее одновалентных), кристаллического радиуса (при одинаковых зарядах чем меньше радиус, тем сильнее гидратация). В настоящее время признается лишь мономолекулярная гидратация (изменение свойств и структуры лишь одного, ближайшего к иону слоя воды). Изменения свойств следующих слоев воды, по-видимому, не настолько велики, чтобы их могли уловить существующие методы исследования.

Гидратацию характеризуют величинами энергии активации обмена молекул ( $E_i$ ) и временем жизни ( $\tau_i$ ) структуры гидратной воды [29]. Энергия активации обмена гидратной воды выражается уравнением  $E_i = E + \Delta E$ , где  $E$  — энергия активации чистой воды,  $\Delta E$  — изменение энергии активации гидратной воды по сравнению с чистой. Время жизни структуры гидратной воды определяется соотношением  $\frac{\tau_i}{\tau}$ , где  $\tau$  — время жизни структуры чистой воды. Возможны два случая.

1.  $\Delta E_i > 0, \frac{\tau_i}{\tau} > 1$ , тогда  $E_i > E$  и  $\tau_i > \tau$ . В этом случае обмен молекул гидратной воды происходит реже, чем объемной (чистой) воды. Следовательно, можно говорить о некотором связывании ионом ближайших молекул воды (положительная гидратация).

2.  $\Delta E_i < 0, \frac{\tau_i}{\tau} < 1$ , тогда  $E_i < E$  и  $\tau_i < \tau$ , т. е. обмен молекул гидратной воды учащается. В этом случае можно говорить о некотором разупорядочении структуры воды под влиянием иона (отрицательная гидратация).

Такая характеристика гидратации согласуется с изменением энтропии при растворении электролитов. Любое изменение подвижности молекул воды при гидратации ионов неизменно сказывается на энтропийной характеристике раствора [24]: при положительной гидратации (т. е. при упорядочении системы) энтропия уменьшается, при отрицательной (разупорядочении системы) — увеличивается. В табл. 4 приведены изменения энергии активации ( $\Delta E_i$ ) и энтропии ( $\Delta S$ ) при растворении в воде некоторых ионов.

ТАБЛИЦА 4. Изменение значений энергии активации обмена ( $\Delta E_i$ ) и энтропии ( $\Delta S$ ) при растворении некоторых ионов [24, 29]

Катион	$\Delta E_i$	$\Delta S$	Кристаллический радиус, нм	Анион	$\Delta E_i$	$\Delta S$	Кристаллический радиус, нм
Mg <sup>2+</sup>	+0,80	-46,1	7,4	SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	+0,15	-30,2	23,0
Ca <sup>2+</sup>	+0,28	-31,6	10,4	Cl <sup>-</sup>	-0,10	+ 1,5	18,1
Li <sup>+</sup>	+0,39	-13,3	6,8	Br <sup>-</sup>	-0,14	+ 6,6	19,6
Na <sup>+</sup>	+0,17	-1,3	9,8	I <sup>-</sup>	-0,15	+13,1	22,0
K <sup>+</sup>	-0,20	+8,2	13,3				
Pb <sup>+</sup>	-0,30	+12,5	14,9				
Cs <sup>+</sup>	-0,34	+14,1	16,5				

На конечный эффект взаимодействия иона с водой влияет также структура воды. Образование Н-связей между ее молекулами (стабилизация структуры) ведет к уменьшению гидратации, разрушение связей — к усилению [29]. Таким образом, успех гидратации определяется конкурентным соотношением двух взаимодействий: ион — вода и вода — вода. В литературе есть указания на то, что ослабление взаимодействия вода — вода (при повышении температуры) может вести не только к усилению гидратации, но даже к превращению отрицательной гидратации (иона K<sup>+</sup>) в положительную.

**Растворы неэлектролитов.** В этом случае действует лишь геометрический фактор нарушения структуры чистой воды. В образовании новой структуры до сих пор много неясного. Между неполярными молекулами и водой не могут возникать электростатические взаимодействия и водородные связи, но большой экспериментальный материал указывает на упорядочение структуры и снижение энтропии воды при растворении неэлектролитов (табл. 5 и 6).

Из табл. 5 видно, что при растворении углеводорода увеличивается среднее число существующих при данной температуре Н-связей. Следовательно, можно говорить об упорядочении

ТАБЛИЦА 5. Влияние растворения алифатического углеводорода на количество Н-связей в воде [22]

Температура, °С	Количество Н-связей, %		Температура, °С	Количество Н-связей, %	
	раствор углеводорода	вода		раствор углеводорода	вода
0	67	52	40	52	41
10	63	49	50	49	39
20	59	46	60	46	37
30	56	43	70	43	35

ТАБЛИЦА 6. Энтропия перехода углеводорода из неполярного окружения в воду при 25° [30]

Вещество	$\Delta S$	Вещество	$\Delta S$
$\text{CH}_4$	-18	$\text{C}_4\text{H}_{10}$	-23
$\text{C}_2\text{H}_6$	-19	$\text{C}_6\text{H}_6$	-14
$\text{C}_3\text{H}_8$	-23	$\text{C}_6\text{H}_5-\text{CH}_3$	-16

структуры воды. Данные изменения энтропии (табл. 6) подтверждают это.

Относительно характера и механизмов образования новой структуры при взаимодействии воды с неэлектролитами высказываются различные мнения. Можно выделить следующие, наиболее общепризнанные положения. Неполярные молекулы не встраиваются в льдоподобную структуру, а располагаются в ее полостях. Поэтому взаимодействие вода — вода не нарушается. Если размер неполярных молекул невелик, они не затрагивают гексагонального каркаса, если велик, то вокруг них образуется иная структура воды (пентагональная, додекаэдрическая и др.), с большими пустотами, способная существовать лишь при заполнении этих пустот неполярными молекулами. В любом случае возможны две причины упорядочения структуры воды: 1) заполнение полостей каркаса неполярными молекулами затрудняет трансляционное движение молекул воды, т. е. ослабляется фактор «размыва» структуры; 2) возникают дополнительные ван-дер-ваальсовы взаимодействия между неполярными молекулами и водой.

С позиций модели кластеров стабилизация структуры воды при взаимодействии с неэлектролитами объясняется тем, что структура кластеров благодаря ее изменчивости идеально приспособляется к структуре неполярного соединения. При этом происходит увеличение координационного числа и энергии Н-связей для молекул воды, контактирующих с неполярными молекулами [31].

Возможен и другой механизм взаимодействия воды с неполярными молекулами. Основываясь на том, что на границе воды с воздухом (неполярной средой) самопроизвольно возникает отрицательная поляризация поверхности воды (ориентация молекул отрицательными полюсами к неполярной среде), можно допустить такую же поляризацию воды по отношению к другим неполярным средам. Тогда на границе с неполярной средой (молекулой) образуется максимально уплотненный мономолекулярный слой, на котором могут строиться за счет Н-связей следующие слои.

Стабилизацию структуры воды под влиянием неполярных

молекул и радикалов Р. Хорн [25] предлагает называть «гидрофобной гидратацией».

**Растворы белков.** Первым этапом является сильное действие геометрического фактора нарушения структуры чистой воды (из-за большого размера макромолекул). Образование новой структуры осуществляется путем гидратации (ионной и электронейтральной), «гидрофобной гидратации» и иммобилизации (механического захвата) воды.

Ионная гидратация осуществляется по ионизированным группам макромолекулы ( $\text{NH}_3^+$ ,  $\text{COO}^-$ ). Действующей силой является электростатическое притяжение. Поэтому ионная гидратация минимальна при изоэлектрической точке и усиливается по мере удаления от нее.

Электронейтральная гидратация осуществляется по полярным группам ( $\text{COOH}$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{CHO}$ ,  $\text{NH}$ ,  $\text{NH}_2$ ,  $\text{CONH}_2$ ). Главным механизмом взаимодействия являются Н-связи системы вода — белок.

Из сказанного ясно, что чем больше на поверхности макромолекулы ионизированных и полярных групп, тем сильнее ее гидратация. Отсюда связь гидратации с конформационными изменениями макромолекул. Т. Ю. Щеголева [32] методом СВЧ-диэлектрики показала, что структура гидратных оболочек макромолекул представляет собой несколько ассоциатов молекул воды около гидратных центров, которыми служат атомы указанных выше групп, свободные от внутримолекулярных и межмолекулярных контактов.

«Гидрофобная гидратация» неполярных групп макромолекулы осуществляется так же, как и неполярных молекул (см. выше).

Иммобилизация, или структурное связывание воды, представляет собой механический захват ее при конформационных изменениях макромолекул или их комплексов. Физические свойства такой воды не изменяются. Поэтому с физической точки зрения эту воду нельзя считать связанной. Но в физиологическом отношении она является фактически связанной, так как не может выйти из занимаемого ею компартмента и участвовать в физиологических процессах за его пределами.



## СОСТОЯНИЕ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

Для функционирования живых организмов важны не только и даже не столько их общая оводненность, сколько то состояние, в котором находится содержащаяся в них вода — ее концентрация (ведь, как всякое другое вещество, вода в гетерогенной среде обладает той или иной концентрацией), энергетический уровень, реакционноспособность, подвижность и т. д. Иными словами, важен не только фактор емкости (т. е. общее содержание воды в процентах от сырой или сухой массы), но и фактор напряжения, который характеризуется термодинамическими параметрами, постепенно входящими в обиход физиологов. Вместе с тем состояние воды характеризуется также ее структурой, соотношением «свободной» (с неизменными физико-химическими свойствами) и «связанной» (с измененными физико-химическими свойствами вследствие взаимодействия с неводными компонентами) воды.

Итак, состояние воды характеризуется ее термодинамическими, структурными и физико-химическими параметрами. Эти параметры между собой теснейшим образом взаимосвязаны. Однако для удобства изложения мы их рассмотрим по отдельности, несмотря на некоторую искусственность такого разделения. Начнем с термодинамических показателей.

### ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ

Первые шаги в направлении разработки термодинамических понятий и введения соответствующей терминологии были сделаны Г. Вальтером, А. М. Алексеевым, В. С. Шардаковым [28, 33—35].

В качестве объективного показателя степени насыщенности растений водой в 1931 г. Г. Вальтер предложил гидратуру (по аналогии с температурой). Мерилом ее должно быть отношение упругости водяного пара над поверхностью данного тела к упругости водяного пара над водной поверхностью. Это отношение выражается в процентах от последней величины и представляет собою ту относительную влажность воздуха, при которой тело не отдает воду в окружающее пространство и не получает из него, т. е. когда его водоудерживающие силы находятся в равновесии с испаряющей силой атмосферы [33]. Вве-

денное Г. Вальтером понятие гидратуры растений очень близко подходит к современному понятию об активности воды.

Идеи о применении термодинамического подхода к изучению водного режима растений наиболее полно и серьезно развивал в 1930—1940-е годы А. М. Алексеев [28, 34], который ввел понятие не только активности воды, но и парциального химического потенциала. Показатели напряжения должны, по его мнению, характеризовать, во-первых, процессы перехода воды из одной фазы в другую, осмос, парообразование; во-вторых, процессы на поверхности раздела; в-третьих, участие воды в химических реакциях и, в-четвертых, в механических перемещениях. К сожалению, классические работы А. М. Алексеева не получили должного развития и остались неизвестными за рубежом.

В 1959 г. Беннет-Кларк [36] признал, что передвижение воды путем диффузии из одной зоны в другую зависит от разницы в свободной энергии. Физики-почвоведы в течение ряда лет пытались ввести термодинамическую терминологию для описания взаимоотношений почвы с водой. В 1960 г. был введен термин «водный потенциал» [37] с целью выработки твердой, единой и объединяющей терминологии, в равной степени применимой ко всем аспектам водного режима в системе почва — растение — атмосфера. В значительной степени это было достигнуто, и понятие водного потенциала широко используется физиологами растений, несмотря на критику ряда авторитетных ученых [38—41]. Был предложен еще один термодинамический показатель — дефицит давления диффузии [42], численно равный водному потенциалу, но противоположный ему по знаку. Однако этот показатель долго не продержался, уступив место водному потенциалу.

Итак, водный потенциал — это термодинамический показатель состояния воды в системе. Он является величиной, производной от двух других термодинамических показателей — активности воды и химического потенциала воды.

Активность воды ( $a_w$ ) характеризует ту эффективную (реальную) концентрацию, соответственно которой вода участвует в различных процессах. Всякие межмолекулярные и иные взаимодействия, ведущие к уменьшению подвижности и рассеиваемости молекул (прежде всего гидратация), снижают активность воды. Активность чистой воды равна единице. В растворе, клетке активность воды меньше единицы. Вычисляется активность воды по уравнению  $a_w = \frac{P}{P_0}$ , где  $P$  — давление пара над системой,  $P_0$  — давление насыщенного пара над чистой водой при тех же условиях.

Химический потенциал воды ( $\mu_w$ ) — величина, производная от активности. Он выражает максимальное количество внутренней энергии молекул воды, которое может быть превращено в работу, иными словами, количество свободной энергии; имеет

размерность кал·моль<sup>-1</sup> или Дж·моль<sup>-1</sup>. Рассчитывается по следующему уравнению:

$$\mu_w = \mu_w^0 + RT \ln a_w,$$

где  $\mu_w^0$  — химический потенциал чистой воды;  $R$  — газовая постоянная;  $T$  — абсолютная температура;  $a_w$  — активность воды в системе.

В растворах и в клетке  $a_w$  меньше единицы; поэтому  $\ln a_w$  — величина отрицательная; следовательно, химический потенциал воды в растворах и в клетке меньше, чем у чистой воды.

И, наконец, водный потенциал ( $\Psi$ ) выражает способность воды в данной системе совершить работу в сравнении с той работой, которую при тех же условиях совершила бы чистая вода. Рассчитывается по уравнению

$$\Psi = \frac{\mu_w - \mu_w^0}{\bar{V}_w},$$

где  $\mu_w$  — химический потенциал воды в системе;  $\mu_w^0$  — химический потенциал чистой воды;  $\bar{V}_w$  — парциальный мольный объем воды (для чистой воды и для разбавленных растворов  $\bar{V}_w \approx \approx 18,0 \text{ см}^3 \cdot \text{моль}^{-1}$ ).

$\Psi$  имеет размерность энергии, деленной на объем, что позволяет выражать его в атмосферах, барах или паскалях (1 атм = = 1,013 бар = 0,1 МПа).

Водный потенциал является алгебраической суммой следующих четырех составляющих:  $\Psi_s$  — осмотического потенциала, отражающего влияние на активность воды частиц растворенных веществ,  $\Psi_p$  — потенциала давления, отражающего влияние на активность воды механического (гидростатического или тургорного) давления,  $\Psi_m$  — матричного потенциала, отражающего влияние на активность воды макромолекул полимеров,  $\Psi_g$  — гравитационного потенциала, отражающего влияние на активность воды силы тяжести и заметно сказывающегося только при поднятии воды на относительно большую высоту (например, у высоких деревьев), т. е.  $\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$ . Величины  $\Psi_s$ ,  $\Psi_m$ ,  $\Psi_g$  всегда отрицательны, так как присутствие растворенных веществ или же наличие твердого скелета, а также действие силы тяжести снижают активность воды.  $\Psi_p$ , напротив, положителен, так как при действии на воду механического давления активность ее молекул увеличивается. Когда система находится в равновесии с чистой водой,  $\Psi = 0$ . В почве, растении, атмосфере  $\Psi$  обычно отрицателен.

Градиент водного потенциала определяет направление диффузии молекул воды и массового водного тока.

Упомянутые термодинамические показатели стали широко входить в отечественную литературу сравнительно недавно. До тех пор в работах по водному режиму использовали такие показатели, как соосущая сила, осмотическое давление, тургорное давление, матричное давление. Они применяются еще и поныне,

особенно термин «осмотическое давление». Как же они соотносятся с новыми терминами? Ничего особенно сложного, оказывается, здесь нет. В самом деле, уравнение сосущей силы имеет следующий вид:

$$S = (\Pi + m) - P,$$

где  $\Pi$  — осмотическое давление клеточного сока, величина, равная, но обратная по знаку осмотическому потенциалу;  
 $m$  — матричное давление — величина, равная, но обратная по знаку матричному потенциалу;  
 $P$  — тургорное противодействие клеточной оболочки или пограничной мембраны — это и есть потенциал давления и по величине, и по знаку.

Сохраняя те же буквенные обозначения и лишь поменяв местами члены уравнения сосущей силы, мы как раз и получим уравнение водного потенциала:

$$\Psi = P - \Pi - m = -S,$$

т. е. сосущая сила по абсолютной величине равна водному потенциалу, но противоположна ему по знаку:

$$S = -\Psi.$$

Указанное соотношение, однако, еще не означает, что численное значение сосущей силы, установленное компенсационным методом [43], всегда в точности соответствует водному потенциалу того же самого объекта. Дело в том, что экспериментально показана важная роль пограничных мембран (в частности, плазмалеммы) в регуляции водообмена клеток [44]. Установлено также различие в проницаемости протопласта для входа и выхода воды [45]. Следовательно, наступление стационарного состояния при определении сосущей силы клеток компенсационным методом (т. е. момента, когда вход воды из раствора в клетки и выход ее из клеток в раствор происходят с одинаковой интенсивностью) зависит от двух факторов: 1) соотношения активности воды (или водного потенциала) внутри клеток и в растворе, 2) проницаемости плазмалеммы, или, точнее, соотношения проницаемости ее для входа и выхода воды. Но если определяемая в эксперименте величина  $S$  зависит от двух факторов, то по ней нельзя с уверенностью судить об изменениях одного из них (т. е. активности воды), если неизвестно поведение второго (проницаемости плазмалеммы). Исключение влияния проницаемости плазмалеммы возможно лишь в том случае, если водообмен между клетками и раствором полностью прекращен (осталось лишь тепловое движение молекул). В течение принятой в экспериментах 1—2-часовой экспозиции этого не достигается. Кроме того, состояние равновесия вряд ли возможно при жизни клетки, так как при взаимодействии с раствором меняется метаболизм, а следовательно, и состояние (активность) воды в ней. Таким образом, суждение об измене-

ниях активности воды и водного потенциала по величине сосущей силы клеток надежно лишь при условии, что проницаемость плазмалеммы постоянна. Поэтому желательнее определение проницаемости независимым методом (например, по величинам магнитной релаксации воды при парамагнитном допинге или по обмену изотопной воды).

Недавно против использования водного потенциала в качестве термодинамического показателя выступил А. А. Зялалов [46] на том основании, что в уравнении водного потенциала в качестве одного из членов значится парциальный мольный объем воды, который в растворах и в клетке может (правда, крайне незначительно) отличаться от парциального мольного объема чистой воды. Поэтому А. А. Зялалов предлагает или же каждый раз вводить поправку на изменение парциального мольного объема воды (что, естественно, затруднительно), или же использовать вместо водного потенциала химический потенциал воды. Однако ошибка за счет различий парциального мольного объема воды в разных средах столь невелика, что она перекрывается ошибкой определений. Поэтому водный потенциал сейчас широко применяется в физиологических исследованиях как за рубежом, так и в нашей стране. Серьезных оснований для отказа от этого термодинамического параметра нет.

В термодинамике водных систем в последнее время стали более широко использоваться также такие понятия, как свободная энергия Гиббса, энтропия, энтальпия [47—49].

При определении свободной энергии масса воды может быть выражена либо в молях, либо в граммах. Тогда в первом случае говорят о парциальной молярной свободной энергии, а во втором — парциальной удельной свободной энергии.

Экспериментальная оценка этого параметра стала возможной после внедрения в физиологию растений калориметрического метода [50], позволяющего учитывать тепловыделение и теплоглощение при фазовых переходах воды в объекте (вода  $\rightleftharpoons$  лед).

На основе значений температуры фазового перехода, высоты и ширины пика тепловыделения при фазовом переходе воды рассчитывается изменение энтальпии ( $\Delta H$ ). Этот показатель, характеризующий теплосодержание системы, определяется прямым измерением тепловыделения изучаемой реакции. Значение  $\Delta H$  при экспериментальном определении фазового перехода воды зависит от количества водородных связей, образующихся при замерзании «свободной» воды. Зная величину энтальпии, можно рассчитать еще одну термодинамическую характеристику клетки — энтропию ( $\Delta S$ ), являющуюся мерой обесцененности внутренней энергии, т. е. выражающую ту долю внутренней энергии, которую нельзя превратить в работу:

$$\Delta S = \frac{\Delta H}{T}. \quad [51]$$

В растительной клетке увеличение энтропии может быть связано с разупорядочивающим воздействием поля иона на воду. Это будет определяться плюсовым значением  $\Delta S$  и соответствовать отрицательной гидратации. Если преобладает эффект упорядочения структуры воды, то величина  $\Delta S$  приобретает отрицательное значение и количественно характеризует явление положительной гидратации. Положительная зависимость энтропии от степени упорядоченности системы отмечается рядом авторов [24, 52—54].

А. М. Блох [24] отмечает, что величина энтропии весьма чувствительна к нарушениям структуры водных растворов. Любое изменение подвижности молекул воды при гидратации ионов немедленно сказывается на энтропийной характеристике раствора. Поэтому энтропию можно использовать в качестве показателя характера гидратации (положительной или отрицательной). При положительной гидратации подвижность молекул гидратной воды снижается, что ведет к повышению упорядоченности всей системы и снижению энтропии. При отрицательной гидратации, наоборот, наблюдаются увеличение подвижности молекул гидратной воды, разупорядочение системы и увеличение энтропии. Это наглядно подтверждается данными, характеризующими зависимость энергии активации от энтропии (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7. Изменения значений энтропии и энергии активации обмена молекул воды в присутствии в растворе различных ионов [29, 53]

Катион	$\Delta S$	$\Delta E_i$	Анион	$\Delta S$	$\Delta E_i$
$Mg^{2+}$	-46,1	0,80	$Cl^-$	1,5	-0,10
$Mn^{2+}$	-41,5	—	$NO_3^-$	2,2	—
$Li^+$	-13,3	0,39	$Br^-$	6,6	-0,14
$Na^+$	- 1,3	0,17	$I^-$	13,1	-0,15
$K^+$	8,2	-0,20			
$Rb^+$	12,5	-0,30			
$Cs^+$	14,1	-0,34			

В табл. 8 представлены термодинамические параметры воды при разных температурах.

ТАБЛИЦА 8. Термодинамические параметры воды при разных температурах [55]

Температура	$\Delta E_i$ , кал · моль <sup>-1</sup>	$\Delta H_i$ , кал · моль <sup>-1</sup>	$\Delta S_i$ , кал · моль <sup>-1</sup>	$-\Delta S_i$ , кал · моль <sup>-1</sup>	$\Delta G_i$ , кал · моль <sup>-1</sup>
10°	-1529	-1529	-5,6	1583	54
0°	-1436	-1436	-5,2	1436	0
-10°	-1343	-1343	-4,9	1292	-51

Как видно из приведенных данных, при переходе воды из жидкого состояния в твердое с понижением температуры энтропия уменьшается. Это связано с переходом воды в более упорядоченное состояние. При 0° значения  $\Delta E$ ,  $\Delta H$  и  $-T\Delta S$  одинаковы, следовательно, значение свободной энергии равно 0, т. е. система находится в равновесии. По мере повышения температуры  $-T\Delta S$  увеличивается быстрее, чем уменьшается  $\Delta H$ , и величина  $\Delta G$  становится положительной. В этом случае будет наблюдаться спонтанная реакция плавления льда (лед  $\rightarrow$  вода).

Термодинамические параметры в растении, измеренные методом низкотемпературной калориметрии, представлены в табл. 9. Приведенные данные показывают, что использование

ТАБЛИЦА 9. Термодинамические параметры фазовых переходов воды в органах и органеллах *Triticum* sp. L.

Объект	Общее содержание воды, % от сырой массы	Замерзшая вода, % от общего содержания воды	Гидратная вода, % от общего содержания воды	$\Delta H$ , кал · моль <sup>-1</sup>	$\Delta S$ , кал · моль <sup>-1</sup>	$\Delta G$ , кал · моль <sup>-1</sup>
Корни	89,0 ± 3,1	84,6 ± 1,1	4,4	-1248	-4,5	-86
Листья	88,0 ± 4,3	81,7 ± 2,6	6,3	-1255	-4,6	-77
Хлоропласты	79,7 ± 1,7	76,3 ± 1,9	3,3	-1455	-5,3	-61
Ядра	84,5 ± 2,4	77,9 ± 3,5	6,5	-1361	-5,0	-46

этого метода дает возможность количественно оценить фракции замерзающей и гидратной воды, а также гидратацию органелл. Кроме того, метод позволяет оценить термодинамические параметры — энтальпию, энтропию, свободную энергию и температуру фазового перехода, которые характеризуют тепловые свойства воды. Тем самым этот метод позволяет оценить зависимость состояния внутриклеточной воды от физиологического состояния растения.

Мы попытались изложить лишь основные принципы термодинамического подхода к оценке состояния воды в растениях. Были рассмотрены основные уравнения для расчетов термодинамических показателей. Наконец, на основе этого подхода были проанализированы некоторые полученные результаты. Еще существует немало трудностей на пути применения термодинамического подхода к оценке состояния воды в такой сложной системе, как растительная клетка. Преодолеть их можно лишь по мере углубления понимания строения и функционирования живых систем, а также усовершенствования существующих и разработки принципиально новых методов исследований.

## К ВОПРОСУ О СВОБОДНОЙ И СВЯЗАННОЙ ВОДЕ

Судя по изменениям термодинамических показателей, о которых только что шла речь, состояние внутриклеточной воды безусловно отличается от состояния дистиллированной воды, налитой в стакан. Изменяются подвижность и рассеиваемость молекул, их свободная энергия, их реакционная способность и вообще работоспособность. Однако отражаются ли эти изменения состояния внутриклеточной воды на ее структуре и физико-химических свойствах, например на плотности упаковки молекул, степени упорядоченности их пространственной организации, температурах кипения и замерзания и т. д.? Для большинства исследователей этот вопрос мог бы показаться праздным — безусловно отражаются. В самом деле, не может же чистая вода сохранить в неизменном виде все свои свойства, находясь в такой сложнейшей гетерогенной среде, как клетка, где неизбежны самые разнообразные взаимодействия с молекулами других веществ и с ионами, где, помимо того, действуют векторные факторы внутриклеточных полей, вдоль силовых линий которых могут ориентироваться диполи воды. Должно быть совершенно очевидным, что свойства внутриклеточной воды, в том числе структурные и физико-химические, изменены по сравнению с чистой водой, что в клетке существуют различные по своей подвижности и другим параметрам водные фракции, иными словами, наряду со свободной (вернее, почти свободной) существует и связанная вода.

Понятие о свободной и связанной воде заимствовано из физической химии. Свободная вода — это чистая вода, лишенная каких-либо примесей. Под связанной подразумевают содержащуюся в гетерогенных системах воду, не могущую служить растворителем, имеющую ограниченную подвижность и рассеиваемость молекул, более плотную упаковку (т. е. повышенную упорядоченность пространственной организации) молекул, пониженную температуру замерзания и повышенную температуру кипения и т. д. Несмотря на некоторую условность разграничения (ибо может быть более прочно и менее прочно связанная вода), это все же достаточно определенная категория воды. В клетке (да и в любом растворе) такая вода непременно должна присутствовать, принимая во внимание особенности строения молекул воды, которые обуславливают неизбежность их разнообразных взаимодействий с другими молекулами и ионами.

До 1950—1960-х годов физиологи уделяли большое внимание содержанию «свободной» и «связанной» воды в растениях, определяя его главным образом с помощью водоотнимающих средств [43]. Были разграничены фракции свободной, коллоидно-связанной и осмотически связанной воды (причем на долю связанной воды в среднем приходилось вплоть до 50 % и более



от всей содержащейся в растении воды), установлены определенные зависимости между содержанием различных водных фракций и интенсивностью отдельных физиологических процессов, устойчивостью к стресс-факторам и даже продуктивностью растений. Однако все эти данные впоследствии были поставлены под сомнение по следующим двум причинам.

Во-первых, появились так называемые физические методы — ядерный магнитный резонанс (ЯМР), диэлектрическая спектроскопия, инфракрасная спектроскопия. Эти методы были разработаны применительно к сравнительно простым системам с известным исследователю составом (например, для работы с несложными растворами или же кристаллами). Однако без особой предварительной подготовки их «с ходу» применили к анализу сложнейших биологических систем, обладающих массой не поддающихся учету факторов, сказывающихся на конечном результате, и сразу же пришли к парадоксальному выводу сначала о том, что вся вода в растении связана и свободной воды вообще нет [56], а вслед затем, работая почти с теми же самыми объектами, но чуть изменив настройку прибора, — к диаметрально противоположному, но не менее парадоксальному выводу чуть ли не о полном отсутствии в клетках связанной воды [57]. Отрицательную роль сыграли и первые результаты опытов с меченой водой, обнаружившие быструю и практически полную обменяемость всей содержащейся в растении воды на воду наружной среды [58—60]. Эти результаты были истолкованы первоначально не в пользу существования в растении связанной воды (как будто связанная вода — это непременно какая-то статичная, неизменяемая, а не динамичная категория, способная к непрерывному обновлению, как и любой другой ингредиент живой системы).

Во-вторых, оказалось, что на выход в гипертонические растворы из растительного материала воды (а метод водоотнимающих средств был, как уже отмечалось, основным при фракционном анализе внутриклеточной воды) влияет не только состояние воды в изучаемом объекте, но и водопроницаемость пограничных мембран [44], возможность изменений которой при различных воздействиях во внимание ранее не принималась.

В результате в вопросе о внутриклеточной структуре воды создалось весьма неопределенное, можно даже сказать критическое, положение, которое к настоящему времени, правда, несколько прояснилось, ибо исследователи, кажется, поняли, что разрешить одним лобовым ударом столь сложный вопрос, как структурное и физико-химическое состояние внутриклеточной воды, вряд ли возможно и стали уже более серьезно и основательно подбирать соответствующие условия для проведения опытов с помощью своих новых методов. При этом к настоящему времени из трех применявшихся первоначально методов — ЯМР, диэлектрической спектроскопии и инфракрасной спектро-

скопии — для работы с биологическими объектами остался фактически лишь первый; два же других метода теперь применяются в основном при изучении свойств воды только в растворах.

## МЕТОД ЯМР И ЕГО ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ СОСТОЯНИЯ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

Метод ЯМР используется для определения соединений, содержащих ядра с нечетным количеством протонов и нейтронов; водород как раз входит в их число. Как полагают, такие ядра обладают магнитным моментом, обусловленным их вращательным движением (спином). При помещении в постоянное магнитное поле  $H_0$  эти магнитные моменты поляризуются, располагаясь вдоль силовых линий. Если затем на такую систему воздействовать переменным (радиочастотным) полем, направленным перпендикулярно силовым линиям магнитного поля, то при определенной частоте будет наблюдаться поглощение энергии переменного поля исследуемыми ядрами (так называемое резонансное поглощение), причем ядерные спины переходят с более низкого энергетического уровня на более высокий. Это поглощение энергии регистрируется специальными спектрометрами ЯМР — получают то суженные, то более широкие полосы поглощения. В твердых телах, где атомы занимают фиксированное положение, существуют долговременные местные отклонения магнитного поля, и полоса частот поглощения (линии резонанса) широка. В жидкостях же из-за быстрых хаотических тепловых движений атомов локальные отклонения внутренних магнитных полей кратковременны и случайны по направлению, поэтому линия поглощения узка.

Таким образом, ширина линии резонанса в спектре ЯМР находится в обратной зависимости от подвижности атомов и молекул: твердые вещества дают широкие полосы поглощения, жидкости — узкие. Изменение подвижности молекул жидкости (например, воды) также отражается на ширине линии резонанса. По ширине линии резонанса можно в известной степени судить о подвижности молекул воды. Следует лишь иметь в виду, что на ширину полос резонанса водной системы могут влиять и другие факторы — магнитная анизотропия образца, быстрый обмен протонами между разными по подвижности фазами воды и множество других, не всегда принимаемых во внимание факторов [61].

Пока образец находится в магнитном поле  $H_0$  и подвергается воздействию радиочастотных колебаний резонансной частоты, поглощение энергии радиочастотных колебаний наблюдается во времени непрерывно. Связано это с тем, что существуют процессы обратного перехода ядер из возбужденного состояния (ориентация против поля) в основное, равновесное (ориентация по полю), благодаря чему энергия, сообщенная системе ядер

радиочастотными колебаниями, передается их окружению, другим атомам и молекулам — решетке и в итоге превращается в тепло. Этот процесс называется спин-решеточной, или продольной, релаксацией, и скорость его характеризуется временем спин-решеточной релаксации —  $T_1$ . Наряду со спин-решеточной релаксацией происходит процесс распределения энергии радиочастотных колебаний только между резонирующими ядрами за счет их магнитных взаимодействий. Этот процесс называется спин-спиновой, или поперечной, релаксацией. Скорость его характеризуется временем спин-спиновой релаксации —  $T_2$ .  $T_1$  и  $T_2$  различны для разных веществ, зависят от их вязкости, температуры, фазового состояния и других условий.

По способу радиочастотного воздействия на образец метод ЯМР подразделяется на стационарный и импульсный. В стационарном образце в течение всего времени эксперимента подвергается воздействию радиочастотных колебаний, в импульсном — в течение коротких промежутков времени. Суть ЯМР-эффекта остается неизменной для обоих способов: отклонение намагниченности от равновесного направления вдоль поля  $H_0$  с помощью радиочастотных колебаний с последующим наблюдением за расщеплением, положением, шириной линий поглощения в стационарном методе и эволюцией намагниченности в процессе восстановления термодинамического равновесия в импульсном методе.

Рассмотрим более подробно импульсный метод ЯМР применительно к исследованию воды в биологических объектах.

**Импульсный метод ЯМР — метод спинового эха.** По мнению ряда авторов [56, 62], техника спинового ядерного эха позволяет изучать живые ткани без существенного нарушения их состояния, ибо влиянием магнитного поля, используемого в ходе измерений, а также воздействием радиочастотным импульсным полем в течение микросекунд можно пренебречь.

Метод спинового эха позволяет с достаточной точностью определять времена протонной релаксации —  $T_1$  и  $T_2$ , а также коэффициент самодиффузии —  $D$ , характеризующий интенсивность поступательного (трансляционного) движения молекул воды [63, 64].

В импульсном методе ЯМР макроскопическая намагниченность отклоняется коротким, мощным, прямоугольным радиочастотным импульсом на некоторый угол от равновесного направления вдоль поля  $H_0$  и затем, предоставленная самой себе, возвращается к начальному положению за счет процессов релаксации. Отсутствие радиочастотного воздействия после выключения импульса позволяет наблюдать процессы релаксации в «чистом виде», не искаженные влиянием радиочастотного поля.

Процессы релаксации, связанные с распределением энергии и установлением равновесия, требуют некоторого времени. Как уже отмечалось, они проходят через взаимодействие релакси-

рующих частиц между собой и с окружающей средой, т. е. в веществе различают две энергетические системы: 1) система ядерных спинов и 2) система всех степеней свободы, кроме спинов-«решетка». В зависимости от этого рассматриваются два механизма релаксации. Первый характеризуется временем  $T_1$  установления теплового равновесия между магнитными ядрами и окружающими атомами и молекулами (спин-решеточная, или продольная, релаксация). Второй характеризуется временем  $T_2$  установления равновесия в самой системе магнитных ядер (спин-спиновая, или поперечная, релаксация). В результате обоих типов взаимодействий происходит восстановление термического равновесия в образце.

Таким образом, искусственно применяемый «перегрев» спин-системы с помощью высокочастотных импульсов используется как экспериментальный прием, обеспечивающий возможность по принимаемым сигналам судить о скорости энергетических переходов (отдельно о  $T_1$  и  $T_2$ ), а также о коэффициенте самодиффузии ( $D$ ).

В зависимости от длительности высокочастотного импульса намагниченность образца отклоняется на определенный угол от направления постоянного поля. Отклонение на  $90^\circ$  достигается импульсом, удовлетворяющим условию:  $\gamma H_1 t_1 = \pi/2$ , где  $\gamma$  — гиромагнитное отношение резонирующих ядер,  $H_1$  — амплитуда высокочастотного импульса,  $t_1$  — длительность импульса. Отклонение на  $180^\circ$  требует вдвое большей длительности импульса. Различные модификации методов спинового эха, предназначенные для измерения  $T_1$ ,  $T_2$  и  $D$  в разных условиях, представляют собой различные последовательности импульсов, посылаемых на образец: измеряя зависимость интенсивности сигналов эха от времени задержки между импульсами, вычисляют параметры  $T_1$ ,  $T_2$  и  $D$ . Следовательно, для наблюдения спинового эха требуется аппаратура, дающая возможность получать импульсы различной длительности в требуемой последовательности и точно измерять задержки между импульсами.

Блок-схема установки спинового эха приведена на рис. 4. Установка состоит из магнита (1), создающего магнитное поле  $H_0$ ; зонда-датчика (2), в который помещается исследуемый образец (3); передатчика с программным устройством (4), формирующего по специальным временным программам серии радиочастотных импульсов определенной длительности; приемника (5) для усиления, детектирования и регистрации сигналов ЯМР; блока постоянного и импульсного градиента магнитного поля (6) для измерения коэффициента самодиффузии; термостатирующего устройства (7). Зонд-датчик содержит передающую катушку, на которую подаются радиочастотные импульсы, создающие вращающееся поле  $H_1$ ; приемную катушку, в которую помещается исследуемый образец, служащую для приема сигналов ЯМР; катушку для создания искусственного градиента магнитного поля; элементы термостатирования образца. Оси

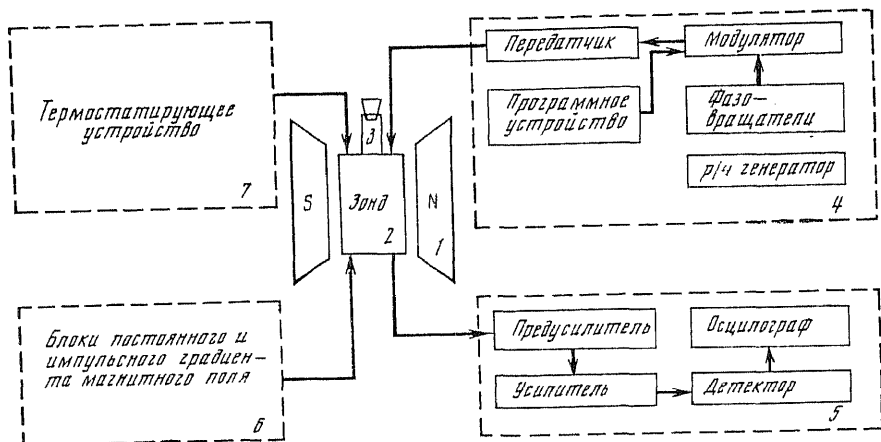
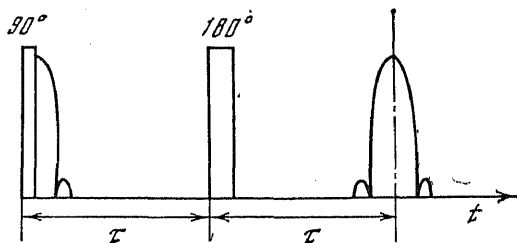


РИС. 4. Блок-схема аппаратуры импульсного ЯМР-спектрометра

Пояснения см. текст

РИС. 5. Возникновение сигнала спинного эха

Пояснения см. текст



приемной и передаточной катушек перпендикулярны направлению поля  $H_0$ , поэтому сигнал ЯМР наводится лишь компонентой намагниченности, прецессирующей в плоскости, перпендикулярной полю  $H_0$  [65].

Образцы помещаются в пробирки диаметром около 10 мм. Высота образца выбирается обычно равной диаметру. Если объектом исследований являются листья растений, из них вырезаются круглые высежки и стопкой помещаются в пробирку.

Измерение времен релаксации  $T_1$  и  $T_2$  сводится к послышке на образец радиочастотных импульсов различной последовательности и регистрации зависимости интенсивности сигналов эха от времени задержки между импульсами [60, 65—67].

При измерении времени спин-спиновой релаксации —  $T_2$  — часто применяется последовательность  $90^\circ - \tau - 180^\circ$  импульсов [66]. На образец, помещенный в постоянное поле  $H_0$ , воздействуют радиочастотным импульсом, длительность которого такова, что он отклоняет намагниченность образца от направления по полю  $H_0$  на угол  $90^\circ$ . Такой импульс называется  $90^\circ$ -ным. Длительность его обычно порядка 1—5 мкс. В результате в приемной катушке возникает сигнал, называемый сигналом свободной индукции (ССИ). Через время, равное  $\tau$ , на данную систему воздействуют вторым радиочастотным импульсом, длительность которого вдвое больше первого; он поворачивает

каждый магнитный момент на  $180^\circ$  ( $180^\circ$ -ный импульс). Через время  $2\tau$  после наложения  $90^\circ$ -ного импульса в приемной катушке вновь появится индукционный сигнал, так называемый сигнал спинового эха (рис. 5). Сигнал спинового эха имеет вид кратковременного резонансного всплеска.

Многочисленные повторения этого двухимпульсного эксперимента ( $90^\circ$ — $180^\circ$ ), называемого экспериментом Хана, с последовательным изменением интервала  $\tau$  между радиочастотными импульсами позволяют построить график зависимости затухания амплитуды спинового эха от интервала  $2\tau$ :

$$A(2\tau) = A_0 \exp -\frac{2\tau}{T_2},$$

где  $A(2\tau)$  — амплитуда спинового эха,  $A_0$  — амплитуда сигнала свободной индукции. В полулогарифмическом масштабе эта зависимость представляет собой прямую линию, наклон которой дает  $T_2$ .

Для измерения времени спин-решеточной релаксации —  $T_1$  наиболее часто используется двухимпульсная последовательность  $180^\circ$  —  $\tau$  —  $90^\circ$  [68].  $180^\circ$ -ным радиочастотным импульсом намагниченность опрокидывается против поля  $H_0$ , после чего за счет процессов спин-решеточной релаксации, она начинает восстанавливаться до начального положения. В процессе восстановления намагниченность переходит через нуль. Однако процесс восстановления намагниченности остается невидимым экспериментатору до тех пор, пока  $90^\circ$ -ный импульс, включаемый через интервал  $\tau$ , не повернет восстанавливающуюся намагниченность в плоскость, перпендикулярную направлению поля  $H_0$ . Таким образом, роль  $90^\circ$ -ного импульса заключается в «проявлении» скрытого процесса восстановления намагниченности вдоль поля  $H_0$ . Многократное повторение этого двухимпульсного эксперимента с последовательным изменением интервала  $\tau$  дает зависимость амплитуды сигнала свободной индукции от  $\tau$ , которая подчиняется уравнению

$$A(\tau) = A_0 \left[ 1 - 2 \exp \frac{2\tau}{T_1} \right],$$

где  $A(\tau)$  — амплитуда ССИ после  $90^\circ$ -ного импульса в момент  $\tau$ ,  $A_0$  — предельное значение ССИ при очень большом интервале  $\tau$ , или, что то же самое, значение ССИ при включении лишь одного  $90^\circ$ -ного импульса (без  $180^\circ$ ). В полулогарифмическом масштабе зависимость  $\ln [A_0 - A(\tau)]$  от  $\tau$  есть прямая, наклон которой дает  $T_1$ .

**Измерение коэффициента самодиффузии воды.** Методом спинового эха можно определить коэффициент самодиффузии воды —  $D$ , характеризующий интенсивность поступательного теплового (трансляционного) движения молекул воды. Величина  $D$  связана с величиной среднеквадратичного смещения молекул ( $\bar{x}^2$ ) за время  $t$  уравнением Эйнштейна:

$$\bar{x}^2 = 2Dt.$$

Если принять  $t=1$  с, то  $D=\bar{x}^2/2$ , т. е. коэффициент самодиффузии представляет собой величину среднеквадратичного пробега молекулы за 1 с.

Существуют две модификации метода измерения коэффициента самодиффузии: с постоянным [68] и импульсным [69, 70] градиентом магнитного поля.

**Метод постоянного градиента магнитного поля.** Распространенным способом измерения коэффициента самодиффузии является измерение амплитуды сигналов спинового эха в двухимпульсном эксперименте Хана ( $90^\circ - \tau - 180^\circ$ ) при искусственно созданном вдоль направления поля  $H_0$  градиенте магнитного поля [71].

Амплитуда эха при различных значениях градиента магнитного поля выражается формулой [68]

$$A = A_0 \exp\left(-\frac{2}{T_2}\right) \exp\left(-\frac{2}{3} \gamma^2 g_i^2 D \tau^3\right),$$

где  $A_0$  — начальная амплитуда сигнала,  $T_2$  — время спин-спиновой релаксации,  $\gamma$  — гиромагнитное отношение резонирующего ядра,  $g$  — градиент внешнего магнитного поля,  $\tau$  — промежуток времени между  $90^\circ$ — $180^\circ$ -ными импульсами,  $D$  — коэффициент самодиффузии.

Логарифм отношения амплитуды при первом значении градиента ( $A_1$ ) к  $i$ -й амплитуде ( $A_i$ ) не зависит от  $T_2$ :

$$\ln \frac{A_1}{A_i} = \frac{2}{3} \gamma^2 D \tau^3 (g_i^2 - g_1^2).$$

Пользуясь последним выражением, можно определить  $D$  по наклону прямой:

$$\ln \frac{A_1}{A_i} = K (g_i^2 - g_1^2),$$

где  $K = \frac{2}{3} \gamma^2 D \tau^3$ .

Метод постоянного градиента позволяет измерять коэффициенты самодиффузии до  $10^{-7}$  см<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>. Для чистой воды коэффициент самодиффузии при  $25^\circ$  равен  $2,4 \cdot 10^{-5}$  см<sup>2</sup>·с<sup>-1</sup>, при этом минимальная величина  $2\tau$ , которая требуется для получения заметного диффузионного затухания эха при  $g=3$  гс·см<sup>-1</sup>, равна 20—30 мс.

**Метод импульсного градиента магнитного поля.** Наряду с измерением коэффициента самодиффузии методом постоянного градиента существует метод измерения  $D$  с импульсным градиентом магнитного поля. Этот метод отличается от предыдущего тем, что градиент магнитного поля создается не постоянно в течение всего эксперимента, а в виде двух идентичных прямоугольных импульсов, одного в интервале между  $90^\circ$ -ным и  $180^\circ$ -ным импульсами, другого — между  $180^\circ$  и моментом появ-

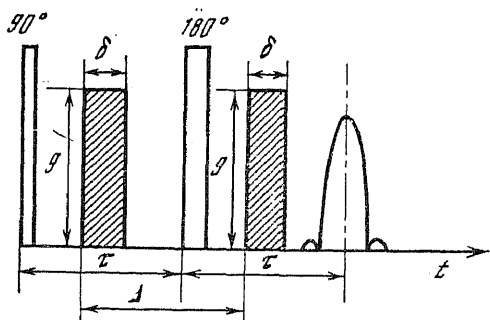


РИС. 6. Программа включения импульсов для измерения диффузии методом импульсного градиента магнитного поля

ления эха [65]. Временная программа включения градиентных импульсов в двухимпульсной программе Хана приведена на рис. 6.

Первый градиентный импульс как бы фиксирует начальные стартовые положения ядер, второй — контролирует, на какое расстояние ядра успели продвинуться за время между градиентными импульсами за счет своего теплового (броу-

новского) движения. Относительная амплитуда эха следует выражению [69]:

$$R = \exp - \gamma^2 \delta^2 g^2 \left( \Delta - \frac{1}{3} \delta \right) D,$$

где  $\gamma$  — гиромагнитное отношение,  $\delta$  — длительность,  $g$  — амплитуда градиентных импульсов,  $\Delta$  — временное расстояние между градиентными импульсами. Максимальная величина для этой программы в среднем равна 1,5—2 мс.

Импульсы градиента магнитного поля по амплитуде ( $g$ ) могут быть велики, до  $1000 \text{ гс} \cdot \text{см}^{-1}$  и выше, благодаря чему диапазон измеряемых значений  $D$  расширяется до  $10^{-9} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ . Для маловязких жидкостей появляется возможность значительно сократить минимально необходимое для измерения  $D$  время наблюдения за диффундирующими молекулами, равное времени между градиентными импульсами ( $\Delta$ ). Так, для чистой воды измерение  $D$  легко осуществимо при времени наблюдения 2 мс в сравнении с 20 мс в методе постоянного градиента [65].

Практически для измерения  $D$  снимают зависимость относительной амплитуды эха  $R$  от  $g^2$  или  $\Delta$ . В полулогарифмическом масштабе эти зависимости являются прямолинейными, наклон которых дает  $D$ .

**Что дало применение метода ЯМР.** Прежде всего был сделан вывод, не согласующийся с предположением об особой упорядоченности всей воды в клетках. Основной для этого было установление обратной зависимости коэффициента самодиффузии воды ( $D$ ) в растворах белков и тканях растений от времени наблюдения, т. е. от длины пробега молекул. Такая зависимость может объясняться лишь влиянием «барьеров», ограничивающих диффузию воды (макромолекулы, мембраны, органеллы и др.). При сокращении времени наблюдения (т. е. при уменьшении среднего смещения молекул) количество барьеров на пути движения уменьшается, вследствие чего  $D$  увеличивается. Было высказано предположение, что при наиболее коротких



экспозициях, когда среднее смещение молекул становится меньше расстояния между барьерами, можно получить истинное значение коэффициента самодиффузии внутриклеточной воды. Другой причиной снижения  $D$  является гидратация макромолекул и низкомолекулярных веществ. Но значение ее меньше. Расчеты показали, что снижение  $D$  в 10%-ном растворе альбумина за счет барьеров составляет около  $0,38 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ , а за счет гидратации — лишь  $0,05 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ .

Близость коэффициента самодиффузии (между барьерами) и энергии самодиффузии к соответствующим величинам для чистой воды послужила основой для представления (в дальнейшем, правда, уточненного), согласно которому большая часть воды клеток (до 85—90 %) по свойствам почти (или совсем) не отличается от чистой воды и лишь гидратная вода (10—15 %) имеет измененные свойства (менее подвижна). По существующим представлениям, молекулы связанной и свободной воды обмениваются своими положениями.

Для чистой воды значения  $T_1$  и  $T_2$  равны и определяются интенсивностью броуновского (теплого) движения: чем быстрее это движение, тем длиннее времена релаксации. При комнатной температуре  $T_1 \approx T_2 \approx 3$  с. Для молекул воды, адсорбированной на каких-либо поверхностях, например на макромолекулах белков, значения  $T_1$  в сотни, а  $T_2$  — в тысячи раз короче, чем в чистой воде, и сильно зависят от количества адсорбированной воды. Так, для воды, адсорбированной в количестве 10 % на альбумине,  $T_2$  является величиной порядка 300 мкс. Для нормально оводненных клеток  $T_2$  воды имеет значения порядка 50—200 мс в зависимости от объекта [72, 73]. При этом укорочение времен релаксации, как правило, коррелирует с величиной отношения площади поверхности клеток к объему: чем больше это отношение, т. е. чем больше площадь контакта молекул воды с неводными компонентами, тем короче времена релаксации. Это сопоставление времен релаксации показывает, что молекулы воды испытывают весьма заметное влияние со стороны неводных компонент и, следовательно, исходя из обратного, исследование характеристик воды может дать представление об изменениях в структуре и функциях клеток [65], о влиянии гидратации на состояние и функционирование белков реакционных центров путем сообщения им конформационной подвижности.

Измерения времен релаксации молекул воды в биологических системах позволяют определить количество фракций воды, отличающихся релаксационными характеристиками, количество и подвижность молекул адсорбированной (связанной) воды, времена корреляции вращательного движения [74—76]. Если объект содержит протоны, отличающиеся резонансными частотами и обменивающиеся своими положениями, метод ЯМР позволяет определить скорость обмена, населенности (относительное количество) обменивающихся фракций, величину хими-

ческого сдвига между резонансными частотами [77]. Измерения времен релаксации дают информацию о присутствии парамагнитных примесей в клетках. Искусственное внесение парамагнитиков дает возможность определить среднее время пребывания молекул воды в пределах объема клеток и коэффициент проницаемости клеточных мембран [78], позволяет разделять времена релаксации  $T_{1l}$  и  $T_{1s}$ , которым соответствуют различные фракции воды в клетках, и тем самым позволяет оценивать количество воды в этих фракциях [79], а при внедрении парамагнитных ионов во внеклеточное пространство исследовать межклеточный транспорт воды [80].

Измерения методом постоянного и импульсного градиента магнитного поля позволяют определить коэффициенты самодиффузии внутриклеточной воды в различных объектах, оценить в них подвижность воды, наблюдать за изменением проницаемости клеточных мембран под влиянием различных факторов [81, 82], оценить распределение размеров клеток и внутриклеточных структур [82, 83]. Возможности ЯМР в определении количества резонирующих ядер нашли свое применение в определении количества незамерзающей воды биосистем, в изучении связи состояния воды и устойчивости растений к неблагоприятным условиям внешней среды [84, 85].

Параллельные измерения коэффициента эффективной диффузии воды —  $D_{эфф}$  и времени релаксации —  $T_1$  в клетках с использованием метода импульсного градиента магнитного поля при действии мембраноактивных веществ дают возможность судить о проницаемости клеточных мембран и исследовать пути движения воды при межклеточном транспорте [80].

## ЕЩЕ РАЗ О СВОБОДНОЙ И СВЯЗАННОЙ ВОДЕ В РАСТЕНИИ

Как мы уже отмечали, физические методы исследования, первоначально перевернувшие все наши представления о свободной и связанной воде в растении, не были специально предназначены столь сложным системам, как биологические. Эти методы были разработаны применительно к сравнительно простым физическим или физико-химическим системам с известным исследователю составом, так что вклад каждого из ингредиентов в измеряемые параметры можно было бы учесть. Поэтому вполне естественно, что при работе с биологическими объектами, обладающими несметным количеством трудно поддающихся учету факторов, необходимо было соблюдать чрезвычайную осторожность как в отношении получаемых результатов, так (и особенно) их интерпретации. Требовалась длительная, кропотливая, но совершенно неизбежная подготовительная работа. Кроме того, один и тот же изучаемый параметр желательнее было измерить разными методами и лишь в случае по-

лучения однозначных результатов делать соответствующий вывод.

Чрезмерно категоричные и безапелляционные выводы, сделанные на первых порах при применении физических методов для определения состояния воды в растении, после их проверки и уточнения потребовали пересмотра. Прежде всего эти выводы противоречат основополагающему для молекулярной биологии представлению об участии воды в формировании нативной конформации биологических макромолекул и в их функционировании. Если принять, на основе данных, полученных с помощью физических методов, что структура воды практически не меняется даже при денатурации, то не может быть и связанного с водой вклада в свободную энергию сворачивания белковой глобулы в компактную структуру и тем более в изменение ее конформации в процессе функционирования. В этой связи были тщательно проанализированы результаты, полученные при применении калориметрии, гравиметрии, диэлектрической спектроскопии, инфракрасной спектроскопии, различных разновидностей метода ЯМР, и показано, что эти методы не учитывают слабосвязанную воду, вклад которой в свободную энергию системы сопоставим с вкладом прочносвязанной воды, либо они приводят вообще к неверным результатам из-за использования при их интерпретации некорректных предпосылок. С учетом динамических характеристик макромолекул показано, что количество связанной воды в биологических объектах значительно превышает ранее приведенные оценки и, в общем, находится в соответствии с представлениями об участии воды в формировании нативной конформации биополимеров и в их функционировании. Согласно этим данным, в живых клетках существуют по крайней мере две фракции прочносвязанной и две фракции слабосвязанной воды [86—89].

К связанной воде относят также иммобилизованную воду, физические свойства которой не изменены, но которая с физиологической точки зрения может считаться связанной, поскольку она локализована в малых пространствах и не может участвовать в процессах, происходящих за пределами этих пространств. Количество иммобилизованной воды может быть достаточно большим. В желатиновых гелях оно достигает 30 г на 1 г сухого желатина. Иммобилизации воды в цитоплазме большое значение придавал А. М. Алексеев [90, с. 9]: «Спутанный клубок беспорядочно изогнутой белковой макромолекулы неизбежно иммобилизует внутри себя часть воды, являясь лишь частично проницаемым. Таким образом, в протоплазме появляется фракция «рыхло-связанной» воды, имеющая немаловажное значение... Иммобилизация части воды должна отразиться на самодиффузии воды в протоплазме». Это согласуется с представлением о барьерах как основной причине снижения самодиффузии воды в клетках. Методом ЯМР в семенах обнаружена [91] фракция воды с высокой подвижностью, но при подсушивании семян

сохраняющаяся даже тогда, когда испаряется гидратная вода крахмала. Очевидно, что это иммобилизованная вода. Ее свойства (высокая подвижность и затрудненное испарение) способствуют сохранению жизнеспособности зародыша семени. Вода может быть иммобилизована также органеллами клетки. В настоящее время доказана способность хлоропластов и ядра к самостоятельному регулированию их водообмена, выражающаяся в набухании и удержании воды при обезвоживании клетки. При сильной степени обезвоживания в них иммобилизуется до половины водного запаса клетки [92]. Это явление можно рассматривать в качестве одного из проявлений гомеостаза, направленного на сохранение структур и функций наиболее важных частей клетки при обезвоживании. Возможна иммобилизация воды и целой клеткой. С. И. Аксенов [93], исследуя методом ЯМР высушенную биомассу некоторых микроорганизмов и низших растений, обнаружил оставшуюся в них воду с подвижностью, сниженной лишь на один порядок ( $D=0,25 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ ), и энергией активации такой же, как у чистой воды ( $E_a=4,4 \text{ ккал} \cdot \text{моль}^{-1}$ ). Количество ее может достигать 20—30 % от веса высушенной биомассы. По мнению С. И. Аксенова, эта вода сохраняется благодаря тому, что она полностью окружена липидным слоем (в результате перестройки мембран при обезвоживании). Извлечение ее из клеток возможно лишь при воздействии внешней воды, восстанавливающей нормальную структуру мембран, или при разрушении мембран нагреванием до 150—200°. Эту воду С. И. Аксенов называет изолированной.

В свете всего сказанного вновь возникает совсем было упавший интерес к физиологической роли связанной воды и даже к физиологическим методам ее определения — компенсационному и дилатометрическому. Для большей уверенности в достоверности получаемых результатов эти методы стали применять параллельно. Мы не будем анализировать весь имеющийся материал о связи внутриклеточного состояния воды с азотным и фосфорным обменом, интенсивностью дыхания и фотосинтеза, активностью ферментов и некоторыми другими физиологическими показателями. Остановимся лишь на связи состояния воды и действия засухи.

Системы с кооперативными свойствами (к числу которых относится и цитоплазма) обладают повышенной лабильностью и вместе с тем устойчивостью. Эти свойства зависят от степени взаимодействия составляющих систему элементов. Для цитоплазмы основными элементами являются белок и вода, взаимодействие которых в первую очередь и определяет ее устойчивость к стрессовым воздействиям. «С точки зрения развиваемого нами представления о цитоплазме как целостной структурированной системе устойчивость, в частности засухоустойчивость, растений должна определяться степенью сохранения структуры и состояния всех ее компонентов и, в особенности, воды и белков. Несомненную роль в сохранении структуры цитоплазмы играет

процесс гидратации белковых макромолекул... путем создания через водородные связи при гидратации большего соответствия и прочности структуры воды и белков в цитоплазме» [3. С. 31—32]. Может возникнуть вопрос: способны ли играть существенную роль сравнительно слабые Н-связи между водой и белком, особенно в условиях засухи, когда напряженность метеорологических факторов очень велика и, следовательно, велик градиент активности воды между листом и атмосферой? С. В. Конев и др. [94] утверждают, что слабые нековалентные физико-химические взаимодействия, обуславливающие структурную целостность и кооперативные свойства мембран (в их число входит и взаимодействие вода—белок) имеют несомненное значение из-за их множества: «...одновременные перестройки в огромном количестве слабых связей могут в принципе сопровождаться поглощением или высвобождением достаточно больших порций «внешней энергии» (с. 168—169).

П. А. Генкель [95], обсуждая роль структуры мембран в засухоустойчивости мезофитов, отмечает, что у более засухоустойчивых (закаленных) растений выше стабильность мембран митохондрий и тилакоидов хлоропластов. По его мнению, большое значение для устойчивости против засухи имеет гидрофильность биополимеров, вязкость и эластичность цитоплазмы (т. е. свойства, зависящие от степени взаимодействия основных ее компонентов — воды и белка). Е. Маковски [96] полагает, что под влиянием неблагоприятных условий сначала разрушаются части биоструктуры, компоненты которых слабее связаны между собой, а те части биоструктуры, где взаимодействия компонентов прочнее, оказываются более устойчивыми.

Усиление взаимодействия воды и белков, следствием которого является увеличение содержания связанной воды, не приводит к торможению физиологических процессов, поскольку данные о корреляции состояния воды с активностью ферментов, дыханием и фотосинтезом показывают, что интенсивность этих процессов связана с оптимальным соотношением фракций свободной и связанной воды, а не только с содержанием свободной воды, как было принято считать прежде. Следует добавить, что и само представление о связывании воды в последнее время меняется. С. И. Аксенов [93], отмечая, что жесткая стабилизация структуры белков должна затруднять их функционирование, выдвигает на первый план регуляторную роль взаимодействующей с ними воды и показывает ее значение в возникновении осциллирующей полипептидной цепи и в более сложных видах внутреннего движения в макромолекулах белка.

Все сказанное приводит к понятию функциональной устойчивости растений, т. е. к представлению о решающем значении устойчивости функций растения. Подход с позиций функциональной устойчивости как бы «снимает» распространенное в фитофизиологии представление о противоречии между устойчивостью и продуктивностью [97].

Неблагоприятное действие стресс-фактора (в данном случае засухи) на растение зависит от степени, глубины и продолжительности этого действия, от физиологического состояния и биологических особенностей растения. Г. Селье (цит. по: [95]) отмечает трехфазную природу приспособляемости организмов к неблагоприятным воздействиям: 1) фаза тревоги, 2) фаза сопротивления, 3) фаза истощения. Если фаза истощения продолжительна, организм гибнет. Рассмотрим в этом аспекте изменения взаимодействия воды и белков в цитоплазме при засухе. Экспериментальные данные свидетельствуют, что ответная реакция растений на действие засухи имеет по крайней мере две фазы: 1) приспособительная (соответствующая, по-видимому, фазам тревоги и сопротивления), 2) фаза повреждения и истощения [98]. Данные табл. 10 показывают различие изменений

ТАБЛИЦА 10. Влияние глубины засухи на соотношение отнятой 30 %-ным раствором сахарозы и оставшейся в листьях *Triticum sp. L.* воды [99]

Сорт	Вариант	Общая овод- ненность, г · г <sup>-1</sup> сухой массы	Разница с контро- лем		Колли- чество отнятой воды г · г <sup>-1</sup>	Колли- чество остав- шейся воды сухой массы
			г · г <sup>-1</sup> сухой массы	% от конт- роля		
Умеренная засуха						
Лютеценс 62	Контроль	3,42	—	—	1,89	1,53
	Засуха	2,60	0,82	24	0,95	1,65
Саратов- ская 29	Контроль	2,53	—	—	1,25	1,28
	Засуха	2,15	0,38	15	0,53	1,62
	Контроль	2,24	—	—	0,31	1,42
	Засуха	1,68	0,56	25	0,13	1,54
Сильная засуха						
Лютеценс 758	Контроль	3,25	—	—	1,45	1,81
	Засуха	1,67	1,58	49	0,30	1,37
Саратов- ская 29	Контроль	3,16	—	—	1,98	1,78
	Засуха	1,91	1,24	39	0,61	1,32
Горденфор- ме 189	Контроль	3,24	—	—	1,42	1,82
	Засуха	1,47	1,77	55	0,27	1,20

состояния воды в листьях пшеницы на этих двух фазах ответной реакции.

При умеренной засухе (первая фаза) увеличивается содержание воды, оставшейся в клетках после взаимодействия их с гипертоническим раствором. Это может означать увеличение содержания связанной воды в результате усиления взаимодействия белков с водой. При сильной засухе (вторая фаза), когда

начинают превалировать нарушения структур и функций, содержание оставшейся в клетках воды уменьшается, что может указывать на ослабление взаимодействия белков с водой.

Однако суждение об изменениях в содержании связанной воды лишь по содержанию оставшейся может вызвать возражения, поскольку на выход воды из клеток влияет также проницаемость пограничных мембран (прежде всего плазмалеммы), которая меняется при обезвоживании клеток. М. Е. Бекер [100] нашел, что мембраны микроорганизмов содержат до 25 % связанной воды, обуславливающей образование строго ориентированного слоя фосфолипидов в результате гидрофобных взаимодействий молекул. При утрате части этой воды возможно закрывание (хотя бы частичное) водных пор мембраны и, следовательно, снижение ее проницаемости для воды. Такая ситуация возможна на первой фазе ответной реакции; она должна привести к уменьшению количества отнятой и увеличению количества оставшейся в клетках воды. Во время второй фазы ответной реакции возможен другой случай: структурные нарушения увеличивают проницаемость мембран, что ведет к увеличению количества отнятой и уменьшению количества оставшейся воды. Для исключения регулирующей водообмен роли мембран было определено содержание незамерзающей воды в клетках листа, способное приблизительно характеризовать содержание связанной воды (правда, кроме связанной не замерзает также переохлажденная вода). Результаты приведены в табл. 11. Изменения содержа-

ТАБЛИЦА 11. Влияние глубины засухи на содержание (в г·г<sup>-1</sup> сухой массы) оставшейся воды после воздействия 30 %-ным раствором сахарозы и незамерзающей при -6° воды в листьях *Triticum* sp. L. [101]

Вариант	Оставшаяся вода	Незамерзающая вода
Контроль	1,26	1,14
Умеренная засуха	1,44	1,28
Контроль	1,66	1,12
Сильная засуха	0,80	0,84

ния незамерзающей воды оказались аналогичными изменениям содержания оставшейся после воздействия водоотнимающим раствором: на первой фазе (умеренная засуха) — увеличение того и другого, на второй фазе (сильная засуха) — уменьшение. Следовательно, можно уже более определенно говорить о соответствующих изменениях содержания связанной воды, подтверждающих усиление взаимодействия воды с белками на первой фазе и ослабление его во время второй фазы ответной реакции растений. Причинами изменений этого взаимодействия могут быть изменения состава белков и конформационные изменения их макромолекул под влиянием засухи. Экспериментальные дан-

ные [102] показывают, что в листьях пшеницы содержание связанной воды положительно коррелирует с содержанием водорастворимых и неэкстрагируемых белков ( $r$  от 0,60 до 0,80) и не коррелирует с содержанием соле- и щелочерастворимых белков. Вместе с тем показано, что при засухе содержание водорастворимых белков увеличивается. При умеренной засухе возрастает длина и асимметрия макромолекул белков двух фракций (0,2 и 0,7), что способствует увеличению их поверхности и взаимодействию с водой [103]. Это подтверждается увеличением содержания связанной воды, отмеченным в табл. 10 и 11.

Таким образом, в первой (приспособительной) фазе ответной реакции растения на действие засухи происходит усиление взаимодействия основных структурных ингредиентов цитоплазмы — белков и воды. Результатом является повышение стабильности цитоплазмы и увеличение водоудерживающей способности клеток листа, подтвержденное специальными экспериментами [104]. Эти изменения позволяют растению с меньшими потерями перенести умеренную засуху. Во время второй фазы ответной реакции начинается разупорядочение цитоплазмы, способное привести к гибели растения.

Физиологическое обоснование приемов повышения засухоустойчивости растений должно, очевидно, базироваться на усилении изменений, характерных для первой фазы ответной реакции.



---

### III

---

## ВОДООБМЕН КЛЕТОК И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

Водообмен клеток может быть направленным и ненаправленным. Направленный водообмен предполагает преобладание движения воды в определенном направлении (в клетку или из клетки) и возникает при наличии движущей силы (градиента водного потенциала, активности воды или же за счет других механизмов). Ненаправленный водообмен осуществляется за счет теплового движения (самодиффузии) молекул воды (без преобладания определенного направления). Оба типа водообмена в известной степени влияют друг на друга. Усиление ненаправленного водообмена (повышение интенсивности теплового движения молекул воды) способствует повышению направленного водообмена; в свою очередь, нарушение структуры воды, вызванное односторонним потоком ее при направленном водообмене, способствует усилению теплового движения ее молекул (т. е. интенсивности ненаправленного водообмена).

### ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ НАПРАВЛЕННОГО ВОДООБМЕНА КЛЕТОК

подавляющее большинство исследователей полагают, что движущей силой направленного водообмена клеток является тенденция к выравниванию водного потенциала в отдельных частях растения, почве и атмосфере, т. е. градиент водного потенциала. Если последний включает градиенты всех своих компонентов, в том числе и потенциала давления, то движение воды называется массовым током. При отсутствии же градиента потенциала давления (но при наличии градиентов других составляющих) движение называется диффузией.

Совершенно очевидно, что движение воды в растении по градиенту ее активности (или водного потенциала) нельзя отождествлять с осмотическим движением (что сплошь и рядом делается), так как понятие активности воды гораздо шире (см. главу II, о четырех составляющих водного потенциала). Изменения активности воды в клетках определяются многими факторами: температурой, давлением (прежде всего тургорным), числом и энергией водородных связей в воде, всеми случаями

взаимодействия воды с неводными компонентами (положительной и отрицательной гидратацией, гидрофобной гидратацией, иммобилизацией воды), метаболическими процессами клетки. Осмотический потенциал — всего лишь один из факторов, влияющих на активность воды. А. М. Алексеев [28] писал: «...возможность перемещения воды по растению под влиянием неосмотических сил не представляла бы противоречия с развиваемой в настоящей работе точкой зрения, поскольку разность парциальных химических потенциалов воды может быть обусловлена не только действием осмотических, но и других сил: механических, химических, электрических, поверхностных и т. д. Прежнее представление о клетке как о чисто осмотической ячейке должно быть оставлено» (с. 224).

А. А. Зялалов и А. В. Анисимов [105] допускают возможность возникновения межклеточного транспорта воды на основе безградиентного давления. При этом они исходят из того положения, что если во всех точках системы величина парциального мольного объема воды одинакова, то при наложении на систему давления химический потенциал воды повысится на одну и ту же величину. Но парциальный мольный объем воды в различных клетках может различаться. Тогда будет неравномерным и приращение химического потенциала воды в этих клетках при наложении на них одинакового давления, т. е. возникает градиент химического потенциала, который и вызовет движение воды. Свою точку зрения авторы подтвердили экспериментально на листьях и отрезках стебля подсолнечника, клубнях и листьях хлорофитума и клубнях картофеля: при наложении безградиентного давления возникает транспорт воды в апикальном направлении. В естественных условиях давление на протопласты клеток также может меняться в зависимости от условий водоснабжения (изменения тургорного давления). Следовательно, возможен описанный механизм транспорта воды, который авторы называют полярным.

Признание градиента водного (или химического) потенциала движущей силой водообмена не исключает механизмов, обуславливающих активный транспорт воды, который так называется в отличие от пассивного, идущего по градиенту водного потенциала. Этот термин не очень удачен. Лучше было бы говорить о транспорте воды по градиенту водного потенциала и о транспорте вопреки этому градиенту. Но, поскольку в физиологии растений уже укоренилось понятие активного транспорта воды — в противовес пассивному, мы также будем пользоваться им, понимая под этим транспорт вопреки градиенту водного потенциала. Это согласуется с точкой зрения А. Крафтса и др. [106]: «Под названием „активно регулируемая вода“ мы понимаем ту часть воды, которая может перемещаться или удерживаться вопреки имеющемуся градиенту давления диффузии за счет процессов, требующих расходования энергии, освобождающейся при обмене веществ» (с. 189).

Процесс поступления воды в растительную клетку А. М. Алексеев [107] разделял на три этапа: 1) поступление воды в клеточную оболочку, 2) поступление воды из оболочки в цитоплазму, 3) поступление воды из цитоплазмы в вакуоль. При этом на двух первых этапах важную роль играет набухание оболочки и цитоплазмы, а переход воды из цитоплазмы в вакуоль рассматривается в качестве активной секреции, так как активность воды в цитоплазме ниже, чем в клеточном соке [11], т. е. вода движется вопреки градиенту активности. Активная секреция становится возможной благодаря сжатию и дегидратации биополимеров цитоплазмы, для чего требуется метаболическая энергия. Другие авторы объясняют возможность активной секреции воды в вакуоль электроосмотическими явлениями.

Еще одним примером активного транспорта воды мог бы служить водообмен хлоропластов и ядра при обезвоживании клетки [108]. Изменения его в этих условиях неоднозначны: 1) набухание (при потере клеткой незначительных доз воды), 2) обезвоживание или тенденция к нему (при большем обезвоживании клетки), 3) повторное набухание (при потере клеткой значительных доз воды), 4) необратимое обезвоживание (при далеко зашедшем обезвоживании клетки). Причиной набухания хлоропластов и ядра при прогрессирующем обезвоживании клетки не может быть градиент активности воды (так как при обезвоживании активность воды в клетке снижается, а в хлоропластах и ядре, не теряющих воду, остается на прежнем уровне). Следовательно, происходит активный транспорт воды в хлоропласты и ядро. Некоторым подтверждением тому является энергозависимость первого набухания (оно не осуществляется при разобщении окисления и фосфорилирования).

Механизмы использования метаболической энергии в процессах водообмена пока что не выяснены, хотя есть ряд указаний на непосредственную связь поглощения и удержания растениями воды с процессами дыхания [109—113 и др.]. Насколько можно судить по большинству имеющихся в настоящее время данных, речь идет, по-видимому, об активировании не самих молекул воды, а энергозависимых промежуточных механизмов, участвующих в их переносе [114].

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДНОГО ПОТЕНЦИАЛА И ЕГО СОСТАВЛЯЮЩИХ

В предыдущей главе, описывая термодинамические показатели состояния воды в растении, мы определили водный потенциал клеток и тканей как главный термодинамический показатель и привели его уравнение. Из этого уравнения следует, что водный потенциал является алгебраической суммой четырех составляющих — осмотического, матричного, гравитационного потенциалов и потенциала давления. Ввиду важности этого вопро-

са ниже мы остановимся на некоторых методах определения данных составляющих, а также и самого суммарного водного потенциала.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ВОДНОГО ПОТЕНЦИАЛА

Существует несколько методов определения водного потенциала, но ни один из них не отличается совершенством и универсальностью. Поэтому в зависимости от особенностей объекта и целей исследования экспериментатор должен выбрать наиболее подходящий. Все методы можно разделить на три типа: 1) компенсационные; 2) методы прямого измерения давления водяного пара над тканью с помощью психрометра; 3) методы с использованием камеры давления.

Компенсационные методы основаны на подборе раствора, с которым растительная ткань находится в состоянии водного равновесия, обусловленного равенством осмотического потенциала наружного раствора и водного потенциала ткани. Компенсация может иметь место как в жидкой, так и газообразной фазе. При использовании жидкой фазы параллельные образцы исследуемой ткани помещают непосредственно в серию растворов осмотика различной концентрации. В газообразной фазе образцы ткани находятся в закрытом сосуде над тестовыми растворами; направление результирующего переноса воды зависит от градиента давления водяного пара.

Для прямого измерения давления водяного пара в замкнутом сосуде, содержащем образец ткани, используют термопарный психрометр.

Метод камеры давления основан на компенсации водного потенциала регистрируемым наружным давлением.

**Компенсационные методы в жидкой фазе.** Эта группа наиболее широко распространенных классических методов физиологии, применявшихся ранее для измерения сосущей силы, в основе которых лежит погружение на 1 ч высечек или срезов ткани в растворы с различным осмотическим потенциалом и подбор раствора с таким осмотическим потенциалом, в котором исследуемый объект не поглощает воду и не отдает ее (т. е. с этим раствором ткань находится в состоянии водного равновесия). Осмотический потенциал такого раствора и принимают равным водному потенциалу исследуемого объекта.

Для получения достоверных результатов решающее значение имеет правильный выбор осмотически действующих агентов. Они должны быть безвредными и не должны проникать в клетки. Несколько забегая вперед, отметим, что проницаемость мембран характеризуется коэффициентом селективности (или коэффициентом отражения). Мембрана, которая полностью непроницаема для растворенных веществ, имеет коэффициент отражения  $\sigma=1$ , а у полностью проницаемой  $\sigma=0$ . Все компенсационные методы в жидкой фазе пригодны только при  $\sigma=1$ , так как проник-

повнение осмотика в ткань является наиболее общим источником ошибки. Наконец, применяемые в качестве осмотически действующих агентов вещества не должны метаболизироваться или изменяться под действием микроорганизмов во время определения.

В качестве осмотически действующих агентов наиболее широко используются сахароза, маннит и полиэтиленгликоль. Однако установлено, что скорость поступления в клетки сахарозы может быть довольно значительной, коэффициент отражения для нее равен 0,6—0,7 [115]. Поглощенная сахароза очень быстро метаболизируется. Она может также подвергаться гидролизу на поверхности ткани, что, естественно, влияет на осмотический потенциал раствора и на коэффициент отражения. Микробиологический гидролиз сахарозы можно предотвратить добавлением тимола, но тимол токсичен для растительных клеток. Оказалось далее, что маннит — вещество, которое долгое время считали совершенно непроникающим в клетки, может довольно хорошо поглощаться ими, коэффициент отражения для него равен 0,8—0,9 [115]. До сих пор не известно, в какой степени маннит может метаболизироваться. Он хуже, чем сахароза, растворяется в воде: при 20° можно приготовить только 0,8 М раствор, соответствующий осмотическому потенциалу 2,5 МПа, что затрудняет работу с ним.

Полиэтиленгликоль (ПЭГ), вероятно, является сейчас наиболее подходящим осмотически действующим агентом. Его свойства зависят от молекулярной массы. ПЭГ с молекулярной массой 400 и 600 поглощается тканями в заметных количествах и при длительных экспозициях (24 ч) серьезно нарушает физиологические процессы. При молекулярной массе 1000 поглощается слабо; ПЭГ с молекулярной массой 3000 и более не проникает в клетки. В литературе есть сведения о токсичности полиэтиленгликоля с высокой молекулярной массой, особенно более 20 000. Однако считается, что ядовитое действие связано с примесями тяжелых металлов, поэтому ПЭГ можно очистить диализом или на ионообменных колонках. Наиболее приемлемым для работы является, по-видимому, полиэтиленгликоль с молекулярной массой 3000 [116].

Для приготовления осмотически активных растворов используются только вещества высокой степени очистки и дистиллированная вода. Серию растворов с градиентом осмотического потенциала 0,02 МПа готовят разбавлением более концентрированного раствора. Установление равновесия между тканью и раствором обычно происходит за 40—60 мин.

О направлении водообмена судят по изменению концентрации раствора после пребывания в нем ткани с помощью рефрактометра [117] или же современных микроосмометров. На основании экспериментальных данных строят графики зависимости наблюдаемых изменений от осмотического потенциала раствора. Водный потенциал ткани находят по осмотическому потенциа-

лу раствора, с которым ткань находится в состоянии водного равновесия.

Описан также способ определения направления водообмена по изменению массы тканей путем их взвешивания до погружения в раствор осмотика и после извлечения из этого раствора [12.]. Такой способ, однако, имеет существенные недостатки, связанные с неизбежной потерей воды при вынимании образцов из растворов, их обсушивании и взвешивании. Кроме того, если сравниваются разные растения, то ошибка, обусловленная подобной потерей влаги, будет неодинаковой в зависимости от анатомо-морфологических особенностей растений и их способности удерживать воду. Наконец, при таком способе нельзя в короткий срок провести серии определений у большого числа вариантов, если это необходимо; определения неизбежно надолго растянутся и на полученных результатах будет уже сказываться суточная динамика физиологических процессов.

**Компенсационные методы в газовой фазе.** Направление и относительная скорость обмена водяным паром между кусочками ткани из серии параллельных образцов и растворами с известным осмотическим потенциалом в закрытом сосуде определяются либо путем учета изменений сырой массы ткани [118], либо измерением изменений объема осмотика [119].

**Психрометрический метод.** Психрометрический метод основан на измерении разности температур сухого и увлажненного температурных датчиков в среде с определенной упругостью пара. Чем меньше упругость пара, тем выше скорость испарения воды с поверхности датчика, т. е. значительнее его охлаждение.

При помещении опытного объекта в закрытую камеру через определенный интервал времени в камере устанавливается равновесная упругость пара, определяемая водным потенциалом ткани.

В интервале упругости пара от 96 до 100 %, характерном для биологических объектов, зависимость между давлением влаги в системе и дефицитом относительной упругости пара близка к прямолинейной, поэтому и охлаждение увлажненного датчика пропорционально водному потенциалу исследуемого образца.

В качестве температурного датчика обычно используются транзисторы, сопротивление которых и сила тока в цепи изменяются при изменении температуры [120]. Схема соответствующей установки изображена на рис. 7. В камере (1) поддерживается постоянная температура с помощью ультратермомоста U-1. В крышку камеры вставлен терморезистор МТ-6 (3), закрепленный на стержне таким образом, что он может перемещаться\* вверх и вниз и погружаться в капсулу с водой (2). Капсула до момента определения герметически закрыта фольгой, чтобы исключить испарение. Выдвижная решетка отделяет в камере отсек для помещения исследуемого материала. Терморезистор является плечом моста сопротивления (4), в который входит также балансирующее сопротивление, позволяющее плавно изме-

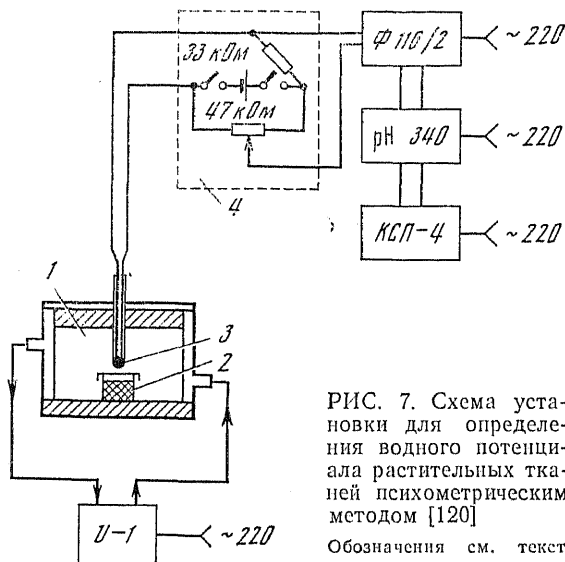


РИС. 7. Схема установки для определения водного потенциала растительных тканей психометрическим методом [120]

Обозначения см. текст

нять силу тока. В диагональ моста включен измерительный прибор — фотокомпенсационный милливольт-миллиамперметр Ф 116/2, сигнал с которого через усилитель передается на электронный самопишущий потенциометр КСП-4. Приборы отрегулированы таким образом, что максимальное изменение силы тока соответствует охлаждению терморезистора на  $2^{\circ}$ .

Определение водного потенциала ткани состоит в записи исходной величины электрического сигнала, поступающего от сухого терморезистора из термостатированной камеры, заполненной исследуемым образцом, и записи силы тока после смачивания терморезистора путем кратковременного погружения его в капсулу с водой. Калибровка установки проводится по регистрации изменения силы тока при помещении в камеру фильтровальной бумаги, смоченной раствором сахарозы с известным осмотическим потенциалом. Некоторая погрешность определения возникает вследствие того, что ткань листа ведет себя не так, как влажная фильтровальная бумага, используемая для градуировки. Это частично объясняется тем, что при работе с листовой тканью в психрометре оказывается значительно меньше воды, чем при измерениях, проводимых с почвой или влажной фильтровальной бумагой; за счет же воды, адсорбирующейся на стенках психрометра, могут существенно снижаться содержание воды и величина водного потенциала ткани во время определения. Значение этого обстоятельства можно уменьшить, если свести к минимуму объем свободного пространства в камере, увеличить массу растительного объекта, изготавливая камеру с минимальной адсорбцией пара. Внутри камеры должна быть полированная металлическая поверхность. Возможно также влияние на

результаты определения кутикулярного и внутреннего сопротивления листа потоку пара, отличия температуры листа от температуры воздуха в камере (разница на  $0,001^\circ$  приводит к ошибке 15 кПа), функциональных изменений, которые могут иметь место во время довольно длительного периода установления равновесия (от 3 до 6 ч), эффекта срезанного края. Сопротивление листа диффузии водяного пара в камере увеличивается, поэтому вода, испаряющаяся из имеющих низкое сопротивление поврежденных клеток поверхности среза, может оказывать непропорциональное влияние на установление равновесной влажности в камере. Измерения на дисках с диаметром менее 6 мм дают большую ошибку. Поэтому рекомендуется иметь длину среза меньше 12 мм на  $1 \text{ мм}^2$  площади объекта, хотя это требование в большей степени зависит от вида растения и кутикулярного сопротивления листа [121].

Серьезные ошибки могут быть также в результате потери воды объектом в период от отчленения от растения до помещения в измерительную камеру, особенно при полевых исследованиях.

Однако, несмотря на некоторые недостатки, рассмотренный метод вполне пригоден для определения водного потенциала растительных тканей [121, 122]. Он применяется также при изучении транспирации. Точность психрометрического метода при наблюдении определенных мер предосторожности может быть доведена до  $-10$  кПа [115].

**Определение в камере давления.** Камера давления может быть использована для измерения водного потенциала любой части растения, имеющей ксилему. Метод успешно применяют для определения водного потенциала листьев, плодов, ветвей, части листа с жилкой [115, 121]. При измерении допускают, что осмотическим потенциалом ксилемы можно пренебречь. Это действительно очень незначительная величина (примерно  $-30$  кПа) по сравнению с общим водным потенциалом транспирирующего органа. При перерезании стебля или черешка натяжение воды в ксилеме устраняется, и ее водный потенциал падает почти до нуля. Вследствие этого клетки, находившиеся ранее в равновесии с ксилемой, в которой существовало натяжение, оттягивают воду из ксилемы и мениск в сосудах несколько втягивается внутрь, отступая от края среза.

Внешне приложенное давление повышает потенциал давления клеток, вследствие чего вода из них выдавливается обратно в ксилему. Давление внутри камеры в тот момент, когда раствор, заполняющий сосуды ксилемы, достигнет места среза, равно по абсолютной величине, но противоположно по знаку натяжению, которое существовало в ксилеме до того, как был перерезан стебель, и, следовательно, водному потенциалу тканей.

Иногда необходимо знать водный потенциал ксилемы. В этом случае лист с черешком или побег, отчлененный от растения, помещают в полиэтиленовую камеру или обертывают фольгой на



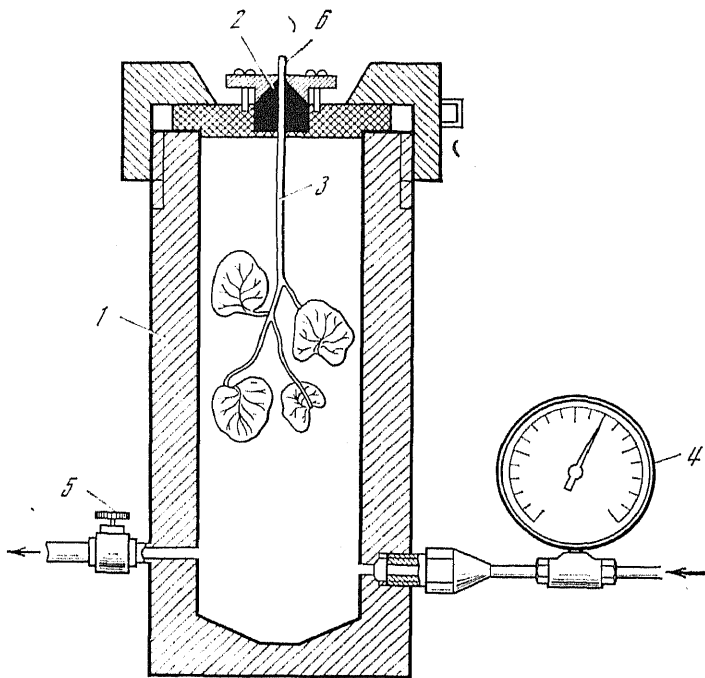


РИС. 8. Схема камеры давления для измерения водного потенциала листьев и побегов

1 — толстые стальные стенки цилиндра; 2 — резиновая втулка; 3 — побег; 4 — манометр; 5 — кран для выпуска воздуха; 6 — срезанный конец стебля. Стрелкой справа обозначено направление давления, поступающего от баллона со сжатым газом

1—2 ч для прекращения транспирации и уравнивания водного потенциала тканей листа с водным потенциалом проводящей системы. Измеренный затем водный потенциал соответствует водному потенциалу ксилемы [121].

Камера давления схематично изображена на рис. 8. Она представляет собой толстостенный стальной герметический цилиндр (1), размер и форма которого зависят от объекта исследования. Крышка камеры навинчивается на корпус через прокладку для создания герметичности и имеет резиновую втулку (2), в которой укрепляется срезанный побег или лист таким образом, чтобы место среза находилось снаружи. В корпусе камеры сделаны два отверстия с резьбой, из которых одно служит для нагнетания под определенным давлением, регистрируемым манометром (4), сжатого газа, а другое для сброса давления газа через закручивающийся клапан (5) после измерения. Главным условием является полная герметичность и высокая прочность камеры и всех газопроводящих трубок, так как водный потенциал побегов даже у растений, произрастающих в условиях оптимального увлажнения, достигает  $-200$  кПа.

Побег или лист укрепляют в крышке и помещают внутрь камеры, крышку герметично заворачивают. Постепенно с помощью редуктора увеличивают давление внутри камеры до появления киселемного сока на срезе. Точнее этот момент можно установить с помощью лупы или микроскопа. Давление в камере, регистрируемое манометром, считают равным по абсолютной величине водному потенциалу объекта.

Для создания в камере давления рекомендуется смесь 90—95 % азота и 5—10 % сжатого воздуха. Сжатый газ обычно поставляется в баллонах при давлении 15 МПа. Большое значение имеет скорость нарастания давления, так как это влияет на сопротивление тканей движению воды и на температуру в камере. Обычно используется скорость 20—50 кПа·с<sup>-1</sup> до того, как установится давление порядка 150—200 кПа, затем скорость нарастания давления снижают до 5 кПа·с<sup>-1</sup>. Точность измерения в камере при тщательной работе составляет 20—50 кПа [121].

Метод камеры давления позволяет быстро определить водный статус растения. Однако результаты сопоставления измерений водного потенциала растений с помощью камеры давления и других методов оказались весьма противоречивыми. Наряду с сообщениями о почти полном соответствии данных определения водного потенциала листьев сои, картофеля, подсолнечника, перца и овса методом камеры давления и психрометрическим [123] отмечаются существенные различия между показаниями этих двух методов [115, 124]. Каждый из них, очевидно, имеет свои недостатки и ограничения в применении, и их надо знать, чтобы избежать искажения экспериментальных данных. Подробный анализ типичных ошибок метода камеры давления дан в [123]. Первая группа ошибок может быть связана с состоянием исследуемого материала. Так, вследствие быстрой потери воды после срезания листа водный потенциал у хорошо транспирирующих листьев на 0,2—0,7 МПа ниже, чем у листьев, которые покрывали пластиковой пленкой перед определением [124]. Степень падения водного потенциала зависит от его исходного уровня, вида растений, интенсивности транспирации, времени от момента срезания побега до помещения в камеру. Поэтому в экологических исследованиях, когда приходится брать пробы на значительном расстоянии друг от друга, прежде всего необходимо экспериментально установить, в течение какого промежутка времени от момента срезания побега до помещения в камеру величина водного потенциала минимально изменяется. Для яблони, малины, черной смородины время ограничено 30 с [125]. Хранение ветки сосны на воздухе в течение 30 мин приводит к изменению водного потенциала на 0,5 МПа, в то время как ветка, сохраняемая в полиэтиленовом пакете, даже в течение 1,5 ч дала ошибку всего 0,03 МПа. У березы при хранении в пакете в течение 30 мин ошибка составила 0,11 МПа [126].

Вторая группа ошибок связана с самой процедурой опреде-

ления. Быстрое изменение давления в камере может привести к резкому изменению температуры. Поэтому рекомендуется предварительно определить интервал скоростей, не влияющих на результаты определения.

У некоторых растений (виноград, хлопчатник, хвойные породы) трудности связаны с точным установлением момента появления жидкости на срезе, так как иногда сначала появляется жидкость из других тканей, а потом уже из ксилемы.

При взятии образцов для исследований необходимо учитывать ярусную вариабельность водного потенциала в растении, его суточные и сезонные изменения.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОСМОТИЧЕСКОГО ПОТЕНЦИАЛА

Для определения осмотического потенциала существует два методических подхода: в одном случае работа ведется с целыми клетками и тканями, в другом — с выжатым клеточным соком.

Первая группа методов основана на наблюдении за наступлением плазмолиза или определении водного потенциала ткани в камере давления при нулевом тургоре. Несомненным преимуществом этих методов является возможность работы с клетками, сохранившими свою целостность. Однако они имеют и недостатки, снижающие точность определения; эти недостатки будут рассмотрены ниже.

Работа с выжатым соком предполагает предварительное разрушение клеточной структуры. Сок, полученный таким образом, содержит также жидкость из свободного пространства клеток. После извлечения сока в нем могут происходить быстрые химические изменения (например, расщепление сахаров), что, естественно, нежелательно.

**Клеточные методы.** Существует два клеточных метода определения осмотического потенциала — плазмолитический и плазмометрический [115, 122]. В первом случае срезы погружают в ряд растворов с постепенно возрастающей концентрацией и через 30 мин просматривают их под микроскопом. Отмечают, когда протопласт начинает отделяться от клеточной стенки. Вследствие больших индивидуальных отклонений осмотических свойств клеток в нескольких полях зрения микроскопа подсчитывают общее число и число плазмолизованных клеток. Затем строят график зависимости между концентрацией тестового раствора и процентом плазмолизованных клеток: считают плазмолиз начинающимся в том растворе, где он отмечен у 50 % клеток. Поскольку потенциал давления в клетке при начинающемся плазмолизе равен нулю, ее осмотический потенциал равен потенциалу раствора, вызывающего начальный плазмолиз. Надо иметь в виду, что плазмолитический метод дает заниженные результаты за счет возможного анатаноза и отсутствия плазмолиза в слабо гипертоническом растворе из-за эластич-

ности клеточных стенок, необходимости разрыва плазмодесм и преодоления слипания протопласта и клеточной стенки.

Плазмометрический метод основан на измерении объема клетки и плазмолизированного протопласта при установлении равновесия между клеткой и гипертоническим тестовым раствором. Осмотический потенциал вычисляют по формуле

$$\Psi_s = \Psi_{p-ра} \frac{V_{прот}}{V_{кл}}$$

где  $\Psi_s$  — осмотический потенциал клетки,  $\Psi_{p-ра}$  — водный потенциал гипертонического раствора (он равен в данном случае осмотическому),  $V_{прот}$  — объем протопласта,  $V_{кл}$  — объем клетки.

Объемы клеток и протопласта могут быть измерены достаточно точно, если клетки имеют более или менее правильную геометрическую форму и устанавливается выпуклый плазмолиз. С помощью окуляра-микрометра измеряют длину и диаметр цилиндрических клеток, радиус сферической поверхности и длину плазмолизированного протопласта. Измерения правомерны, когда цитоплазма занимает минимальный объем и не происходит ее набухания в пространстве между вакуолью и клеточной стенкой. Зарисовывают контуры нескольких клеток и их плазмолизированных протопластов, планиметрически измеряют их площади, размеры которых используют для вычисления отношения объемов.

Несомненное преимущество плазмометрического метода состоит в том, что достаточно провести измерения в одном растворе и на одном срезе. Он может быть использован для определения осмотического потенциала в конкретной клетке, тогда как плазмолитический метод дает усредненные данные для всей ткани. Однако, поскольку здесь надо вызвать непременно выпуклый плазмолиз, приходится использовать сильно гипертонический раствор. Поэтому возрастают требования к минимальной проницаемости цитоплазматических мембран для тестового раствора и отсутствию осморегуляции за счет метаболических изменений концентрации клеточного сока. При условии достаточно корректного измерения параметров клетки точность плазмометрического метода выше, чем плазмолитического. В целом точность методов, основанных на наблюдении плазмолиза, порядка 50 кПа.

**Измерение осмотического потенциала в камере давления.** Использование камеры давления для измерения осмотического потенциала ткани основано на равенстве водного и осмотического потенциалов сильно вакуолизированных клеток при отсутствии потенциала давления (матричным потенциалом в данном случае можно пренебречь, ибо в вакуолизированных клетках его величина крайне мала).

**Определение осмотического потенциала выжатого клеточного сока.** Современные физико-химические методы определения осмотического потенциала растворов отличаются достаточ-

но высокой точностью и хорошей воспроизводимостью экспериментальных данных. Поэтому основным источником ошибки в этой группе методов является процедура получения клеточного сока из растительной ткани.

**Получение клеточного сока.** Полное извлечение осмотически активных веществ возможно только после нарушения избирательной проницаемости клеток. Лучшим способом разрушения мембран считается воздействие низких температур. Сосуд с образцами несколько раз погружают в жидкий азот, чем достигается остановка метаболических процессов. Нарушение компартментации происходит главным образом при оттаивании ткани, поэтому образцы можно хранить в замороженном состоянии; отжимать сок необходимо сразу после оттаивания.

Проще фиксировать ткань действием высоких температур, при которых происходит денатурация белков и, как следствие, инактивация всех ферментных систем и утрата избирательной проницаемости. Для этого нарезанный растительный материал складывают в сухие бьюксы, закрывают крышками, помещают в нагретый до кипения аппарат Коха и подвергают действию паров воды в течение 20 мин. С помощью находящихся в бьюксе кусочков ткани собирают образовавшиеся во время нагревания на внутренних стенках бьюкса капли жидкости; затем все содержимое бьюкса помещают в ручной пресс и отжимают сок. Этим методом нельзя пользоваться, когда в растительном материале содержится большое количество легко гидролизуемых веществ.

Образцы можно также фиксировать парами ядовитых веществ. Утрата избирательной проницаемости под действием хлороформа настолько быстрая, что клеточный сок вытекает из ткани даже до наложения давления. Процедура состоит в следующем: 0,5 мл хлороформа добавляют к 10—15 г сырой массы ткани и оставляют в закрытом сосуде при 0° на 24 ч. Если затем проводится криоскопическое определение осмотического потенциала, то для образцов, фиксированных хлороформом, вводится поправка  $\Delta t = 0,102^\circ$ .

Для многих объектов осмотический потенциал клеточного сока, выжатого из ткани после воздействия низкой или высокой температур, а также парами хлороформа, почти одинаков [115, 127].

Б. Славик [115] детально рассматривает различные типы прессов, используемых для получения клеточного сока. Для больших образцов (10—50 г сырой ткани) рекомендуются масляные гидравлические прессы с давлением 10 МПа. Показано, что осмотический потенциал сока, отжатого при давлении в интервале от 1 до 10 МПа, меняется незначительно, причем более чем 76 % сока из убитой ткани может быть получено при давлении меньше 2,5 МПа; его осмотический потенциал отличается от соответствующего значения для клеточного сока, полученного при 20 МПа, только на 2,8 %. Для получения клеточного сока

из небольших образцов растительной ткани может быть использован подкожный шприц или металлический ручной пресс.

Для получения сравнимых результатов необходимо строго соблюдать одни и те же условия получения клеточного сока.

**Криоскопия.** Криоскопическое определение осмотического потенциала, основанное на законе Рауля, является достаточно точным физическим методом. В современных микроосмометрах, например, в микроосмометре Кнаура (ФРГ), использован именно этот принцип — сравнение температуры замерзания раствора и чистого растворителя. Прибор содержит термоэлектрическое охлаждающее устройство, вибратор и высокочувствительный электронный термистор. Электрический сигнал передается на одноканальный самописец или цифровой дисплей. Калибровка прибора достигается измерением температуры замерзания чистого растворителя и растворов известной концентрации. Для определения осмотического потенциала требуется не более 20—150 мкл раствора, ошибка определения в пределах 1 %, необходимое время для определения — примерно 2 мин.

**Тензиометрические методы.** Тензиометрические методы определения осмотического потенциала основаны на зависимости между осмотическим потенциалом раствора и упругостью водяного пара над ним:

$$\Psi_s = 3000 \log \frac{1}{p},$$

где  $p$  — относительная упругость водяного пара над раствором.

При помещении двух растворов с разным осмотическим потенциалом на небольшом расстоянии друг от друга молекулы водяного пара диффундируют по градиенту упругости и, конденсируясь, увеличивают объем более крепкого раствора. Пользуясь серией стандартных растворов, можно определить осмотический потенциал исследуемой жидкости. По методу Раста (его называют также методом Барджера), в серию капилляров заправляют по капле исследуемого раствора и раствора с известным осмотическим потенциалом, при малом увеличении микроскопа измеряют размер капли исследуемого раствора и после 48-часовой инкубации при 30—35° проводят повторное измерение. Находят осмотический потенциал стандартного раствора, в капилляре с которым объем капли исследуемого раствора не изменился. Существенным недостатком этого метода является смазывание внутренних стенок капилляра растворами и вызванное этим некоторое загрязнение одного раствора другим [128].

Избежать смешивания двух жидкостей с разным осмотическим потенциалом можно при работе капиллярным методом Уршпрунга и Блюма, когда исследуемый раствор наливают в углубление небольшого сосудика, который герметически закрывают стеклом. С нижней стороны стекла приклеивают открытые капилляры, наполненные растворами с известным осмотическим потенциалом. Но необходимо учитывать, что при одинаковом ос-

мотическом потенциале упругость водяных паров над вогнутой поверхностью в капилляре меньше, чем над плоской поверхностью. Все капилляры должны иметь по возможности одинаковый диаметр. Обязательно ставят контрольные капилляры, наполненные исследуемым раствором. Изменение длины капли контрольных капилляров служит поправкой к определению изменения длины капли опытных.

Существенным недостатком этого метода является то, что для достижения равновесия требуется продолжительное время (до нескольких суток), в течение которого могут измениться параметры исследуемого сока. Удачная модификация этого метода осуществлена А. А. Зялаловым [46]. Она основана на том, что при постоянстве площади поверхности скорость испарения жидкости по закону Фика прямо пропорциональна градиенту сил. Следовательно, если над определенным водоотнимающим агентом две жидкости с одинаковой площадью поверхности испаряют одинаковое количество воды, то их химические потенциалы равны. Поэтому, поместив в капиллярах серию растворов с известными концентрациями и испытуемый раствор над 1 М раствором хлористого калия, можно найти искомую величину через непродолжительное время, не дожидаясь достижения равновесия.

Другой разновидностью тензиометрии являются термоэлектрические методы, основанные на регистрации термпарой разницы температур капель исследуемого и стандартного растворов, вызванной испарением или конденсацией воды во время уравновешивания давления водяного пара [115]. Точность тензиометрических методов  $\pm 0,2-0,5\%$ .

**Психрометрический метод.** Для определения осмотического потенциала термпарным психрометром используют диски фильтровальной бумаги, пропитанные клеточным соком, выжатым из убитой ткани, или же ткань с разрушенными мембранами. Разрушение последних достигается быстрым замораживанием в жидком азоте или углекислоте. Главным источником ошибки является разбавление клеточного сока апопластической фракцией воды, доля которой ( $B$ ) у разных объектов может составлять от 0,05 до 0,3. Для оценки доли апопластической воды ( $B$ ) в предварительных опытах с помощью камеры давления или психрометра определяют водный потенциал ткани при видимом подвядании, когда  $\Psi = \Psi_s$ . Затем после замораживания и оттаивания ткани измеряют  $\Psi_{\text{психр}}$ . По уравнению

$$\Psi_s = \Psi_{\text{психр}}(1 - B)$$

находят  $B$ .

Можно определить значение  $B$  для разных видов растений в зависимости от условий и использовать как поправку при психрометрическом определении осмотического потенциала [121].

**Рефрактометрический метод.** Определение осмотического потенциала выжатого сока на основании измерения его показателя

теля лучепреломления возможно только в том случае, когда есть уверенность, что в соке преобладает одно вещество. В растворах разных веществ при изменении осмотического потенциала на одну и ту же величину показатель преломления меняется неодинаково. Так, при изменении осмотического потенциала от  $-0,5$  до  $-2,5$  МПа у раствора сахарозы показатель преломления изменяется на  $0,03$ , а у раствора  $KNO_3$  и других неорганических веществ примерно на  $0,004$  [115, 129].

Поэтому в такой сложной по составу жидкости, как клеточный сок, выжатый из листьев или корней, нельзя правильно рассчитать осмотический потенциал, зная только показатель преломления света. Ряд авторов предлагают комбинировать рефрактометрическое и кондуктометрическое измерения, основываясь на том, что показатель преломления определяется главным образом содержанием сахарозы, а концентрация солей может быть оценена по электропроводности раствора [115].

Само определение показателя преломления света очень быстрое и простое. Его можно выполнить с помощью универсального рефрактометра Аббе, отечественного полевого рефрактометра РПЛ или рефрактометра 06-101А венгерского производства. После установки нуля на нижнюю поверхность призмы рефрактометра наносят примерно  $0,02$  мл исследуемого раствора, закрывают верхней частью призмы и находят деление шкалы, через которое проходит горизонтальная граница между светлым и темным полями. Пользуясь рефрактометрическими таблицами, определяют соответствующую концентрацию и осмотический потенциал раствора [43]. Точность рефрактометрического метода около  $50$  кПа.

## ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПОТЕНЦИАЛА ДАВЛЕНИЯ

Экспериментальные трудности определения гидростатического давления в живой системе в значительной степени задерживают прогресс в изучении регуляции водного обмена растений. Введение в исследовательскую практику камеры давления и термодарного психрометра позволило более точно в одной пробе определять водный потенциал, его осмотический и матричный компоненты; на основании этих данных стало возможным вычислять потенциал давления:  $\Psi_p = \Psi - \Psi_s - \Psi_m$ . Но таким способом можно получить средние значения гидростатического давления ткани, для понимания же сложных проблем водообмена необходимо знать давление в отдельных клетках. Кроме того, при расчетном методе приходится делать много допусков и предположений, поэтому точность оценки потенциала давления подвергается сомнению [130].

Прямое измерение потенциала давления проведено в конце 1960-х годов у гигантской клетки водоросли *Nitella axillaris* [131]. Автор вводил в клетку запаянный с одного конца микрокапилляр и измерял изменения объема воздуха в этом капилляре



ре под действием внутриклеточного гидростатического давления. Метод достаточно простой, но его применение ограничивается размерами клетки, так как в капилляр поступает вакуолярный сок, но при малом диаметре капилляра сопротивление кончика искажает экспериментальные данные. Точность измерения снижается также из-за зависимости растворимости газа в водной фазе от давления и изменения эластичности клетки в условиях эксперимента. Несколько более совершенных модификаций предложено Циммерманом [130]. Одна из них основана на введении пузырька воздуха непосредственно внутрь клетки с последующим измерением под микроскопом степени их сдавливания. Преимущество этой модификации состоит в возможности использовать для введения пузырька воздуха в клетку капилляры с очень маленькими диаметрами. Главный недостаток метода заключается в низкой чувствительности к изменениям давления (в пределах 0,1 МПа) из-за небольшого объема газового пузырька, который не должен превышать 10 % объема клетки. Поскольку давление в газовом пузырьке обратно пропорционально третьей степени его радиуса, при физиологических колебаниях внутриклеточного давления изменения диаметра пузырька очень небольшие — примерно 0,1 мкм [132].

Более универсальной и точной является методика, связанная с применением так называемого зонда давления [5, 12, 41, 130, 133—137]. Разработка этой методики составила в буквальном смысле слова эпоху в изучении потенциала давления (тургорного давления) индивидуальных клеток, которое, несмотря на чрезвычайную актуальность, сдерживалось именно из-за отсутствия доступного и надежного метода. Принцип метода заключается в следующем. Стеклообразный микрокапилляр с очень узким кончиком заполняется силиконовым маслом до риски вблизи кончика; это исходный уровень масла. Когда кончик капилляра вводят в клетку, масло несколько отступает от кончика под действием внутриклеточного давления. При помощи микрометрического винта границу масла доводят до исходного уровня.

Именно в этот момент манометр или датчик, преобразующий давление в электрический сигнал, и регистрируют внутриклеточное давление.

Первоначально зонд давления использовали только при работе с гигантскими клетками водорослей. По мере усовершенствования метода стало возможным работать со значительно более мелкими клетками листьев и корней высших растений, а также измерять, помимо потенциала давления, целый ряд показателей водообмена. Сама установка при этом постепенно претерпевала все новые и новые весьма существенные усложнения. Однако микрокапилляр, вводимый в клетку (зонд), менялся сравнительно мало. Этот зонд изображен на рис. 9, а на рис. 10 — схема установки для работы с клетками тканей высших растений.

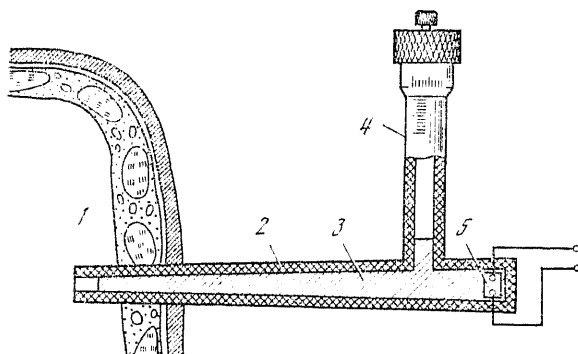


РИС. 9. Схема зонда давления, применяемого для измерений потенциала давления, гидравлической проводимости, коэффициентов эластичности и отражения у отдельных растительных клеток [5]

1 — клеточный сок; 2 — микрокапилляр; 3 — силиконовое масло; 4 — микрометрический винт; 5 — датчик давления

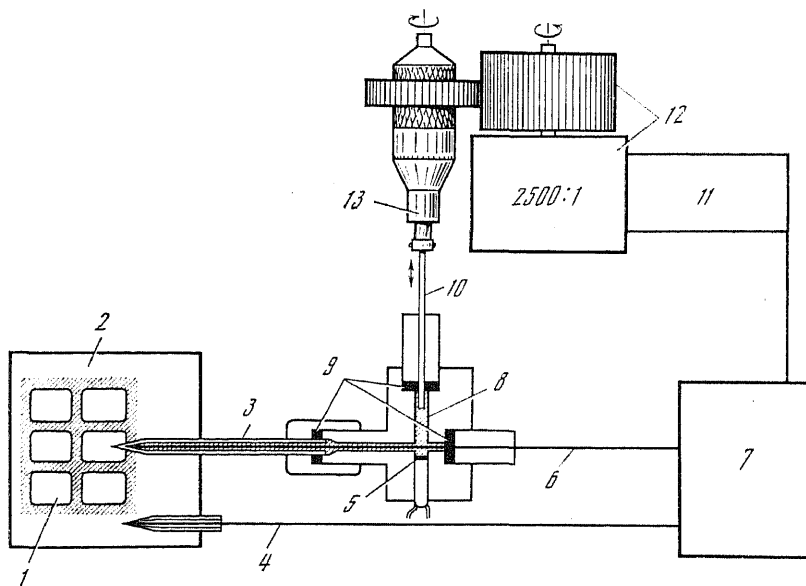


РИС. 10. Схема модифицированной установки для измерения с помощью зонда давления гидростатического давления и других параметров водообмена клеток высших растений [132]

1 — растительная ткань; 2 — инкубационная среда; 3 — микрокапилляр; 4 — электрод сравнения; 5 — датчик давления; 6 — электрод сопротивления; 7 — система обратной связи; 8 — силиконовое масло; 9 — резиновые прокладки; 10 — металлический стержень; 11 — электродвигатель; 12 — редуктор; 13 — микрометрический винт

Данная установка, предназначенная сначала лишь для измерения потенциала давления, ныне применяется также для измерения коэффициента эластичности клеточных оболочек, гидравлической проводимости и коэффициента отражения. С ее помощью пытаются измерять даже корневое давление [136].

Для определения коэффициента объемной эластичности кле-

точных оболочек вращением микрометрического винта вызывают регистрируемые колебания внутриклеточного давления и измеряют происходящие в это время изменения объема клетки. Коэффициент эластичности ( $\epsilon$ ) вычисляется по формуле

$$\epsilon = (dP/dV) V,$$

где  $P$  — потенциал давления,  $V$  — объем клетки. Строго говоря, такое определение коэффициента эластичности применимо только к изолированным клеткам, которые не испытывают давления соседних, как это имеет место в ткани. Тем не менее из анализа кривой давление — объем есть возможность получить средние размеры величины коэффициента эластичности для ткани.

Вызывая с помощью зонда давления быстрые и воспроизводимые изменения тургора в клетках, одновременно регистрируют вход и выход воды при соответствующих изменениях давления и объема. На основе этих данных рассчитывают гидравлическую проводимость, а в присутствии различных растворов — и коэффициент отражения. Об этих показателях речь еще будет впереди.

В последние годы зонд давления успешно применяется при изучении водообмена корня. Метод основан на регистрации корневого давления и потоков воды через корень, индуцированных гидростатическими и осмотическими градиентами. Зонд корневого давления в принципе подобен зонду, использованному для гигантских клеток водорослей.

Помимо Циммермана и его сотрудников, некоторые другие авторы также предложили ряд устройств для определения потенциала давления в целых клетках путем применения внешней силы с одновременной регистрацией изменений измеряемых параметров [138—140].

## РЕГУЛЯЦИЯ ВОДООБМЕНА КЛЕТОК

При установившемся токе воды физические условия могут быть, аналогично закону Ома, выражены следующим образом:

$$\text{Скорость тока} = \frac{\text{движущая сила тока}}{\text{сопротивление току}}, \text{ или}$$

Скорость тока = движущая сила тока  $\times$  проводимость, поскольку проводимость (или проницаемость) есть величина, обратная сопротивлению.

Полагают, что главное сопротивление водному току оказывают мембраны, проводимость же оболочки и цитоплазмы значительно выше.

### БАРЬЕРНОЕ ДЕЙСТВИЕ МЕМБРАН

Барьерное действие мембран в отношении транспорта воды демонстрировалось неоднократно [5, 112, 122, 141—143]. При этом плазмалемма рассматривается как главный барьер для

диффузии в клетки или из них, мембранам органелл отводят аналогичную роль для различных субклеточных компартментов, а тонопласту — для вакуолей. Диффузия воды через мембрану происходит в 100 000 раз медленнее, чем через водный слой толщиной 750 нм [112]. В мембране способны оказывать сопротивление движению воды как оба поверхностных белковых слоя, так и состоящая из липидов внутренняя часть.

Мембраны, с одной стороны, обладают стабильностью, обусловленной гидрофобными и гидрофильными взаимодействиями, а с другой — лабильностью вследствие конформационных изменений белков [122, 141]. Они содержат до 30—50 % воды, причем до 25 % этой воды находится в связанном состоянии ( $0,2—0,6 \text{ г} \cdot \text{г}^{-1}$  белка). Вода связывается не только белками, но и полярными участками молекул фосфолипидов, причем бимолекулярный строго ориентированный слой фосфолипидов образуется лишь в присутствии воды в результате гидрофобных взаимодействий молекул. Если содержание воды в мембранах снижается ниже 20 %, конфигурация липидного бислоя и мембранная целостность утрачиваются [5].

Мембрана имеет долго- или короткоживущие поры, заполненные водой, по которым может совершаться трансмембранный ток воды. Но движение воды через эти поры встречает определенное сопротивление. Р. Слейчер [122] пишет: «Молекула воды, проходя через такую мембрану, должна сталкиваться с меняющимся уровнем сопротивления из-за ван-дер-ваальсовых связей между соседними  $\text{CH}_2$ -группами. Диффундирующая молекула сможет преодолеть липидный слой лишь в том случае, если она обладает некоторым минимумом кинетической энергии, необходимым для разрыва этих связей и разделения липидных молекул. Возможно, что именно таким образом и создаются «поры», т. е. что они не представляют собой более или менее постоянные образования, а возникают на короткий срок и закрываются, когда кинетическая энергия водородных связей между диффундирующими друг за другом молекулами воды становится ниже энергии окружающих липидных молекул» (с. 194).

В стабилизации структуры мембран и изменениях их проницаемости (проводимости) большое значение имеет кальций. Высказываются предположения, что кальций непосредственно участвует в открывании — закрывании ионных каналов при изменениях мембранного потенциала и что адсорбция — десорбция кальция связана с функционированием циклического аденозинмонофосфата (сАМР), служащего регулятором проницаемости мембран для кальция [112].

Регулирующее действие мембран различается при направленном и ненаправленном водообмене, ибо имеются два способа проникновения веществ через мембрану и два вида проницаемости [122]. В первом случае, когда клетки или ткани помещаются в раствор осмотика, говорят о «гидравлической проницаемости», измеряемой в  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1} \cdot \text{МПа}^{-1}$ . Другой случай относится

к самодиффузии воды (ненаправленному тепловому движению). Проницаемость при этом измеряется в  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ . Само различие размерности свидетельствует о том, что в первом случае речь идет о проницаемости для потока воды, вызванного приложением энергии (градиента водного потенциала), а во втором — о проницаемости для безградиентной диффузии отдельных молекул. Таким образом, можно говорить об «осмотической» (в первом случае) и «диффузионной» (во втором случае) проницаемости мембран для воды (хотя эти термины и не очень удачны). Поскольку оба вида водообмена взаимосвязаны, то существует связь и между двумя видами проницаемости. Увеличение «осмотической» проницаемости должно облегчать тепловое движение молекул через мембрану, т. е. способствовать увеличению «диффузионной» проницаемости. Но механизмы, вызывающие направленный и ненаправленный водообмен, различны, как различен и характер движения воды (однонаправленное массовое движение молекул или разнонаправленное тепловое движение отдельных молекул). Поэтому изменения «осмотической» и «диффузионной» проницаемости при одних и тех же воздействиях могут не совпадать. Это особенно сказывается при сильном одностороннем потоке воды, который не только зависит от «осмотической» проницаемости, но может и изменять ее.

В литературе последнего времени «осмотическая» проницаемость обозначается как гидравлическая проводимость ( $L_p$ ).

#### ГИДРАВЛИЧЕСКАЯ ПРОВОДИМОСТЬ

Выше говорилось об известной аналогии уравнений закона Ома и водного тока:

Скорость тока = движущая сила  $\times$  проводимость, или, в самой общей форме,

$$J_w = \Delta\psi L_p,$$

где  $J_w$  — скорость водного тока,  $\Delta\psi$  — градиент водного потенциала,  $L_p$  — гидравлическая проводимость. При этом градиент водного потенциала рассматривается в качестве движущей силы, а гидравлическая проводимость — в качестве величины, обратной сопротивлению току. Следовательно, изменения обоих правых членов данного уравнения регулируют скорость водного тока.

Остановимся несколько подробнее на участии гидравлической проводимости в такой регуляции.

Большое значение кальция в стабилизации структуры мембран и изменениях их проводимости отмечалось неоднократно. Хотя бы частичное замещение его соединениями, конкурирующими за места связывания в мембранах (например, местными анестетиками — пипольфеном или аминазином), уменьшает микровязкость, «разжижает» мембраны, в результате чего увеличивается их водопроводимость. Экспериментально это показано

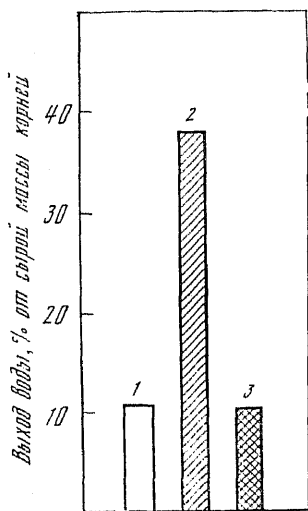


РИС. 11. Влияние пипольфена на выход воды из корней *Triticum* sp. L. [112] 1 — контроль (вода); 2 —  $1 \cdot 10^{-3}$  М пипольфен; 3 —  $1 \cdot 10^{-3}$  М пипольфен +  $5 \cdot 10^{-3}$  М  $\text{CaCl}_2$ . Обработка корней 1 ч

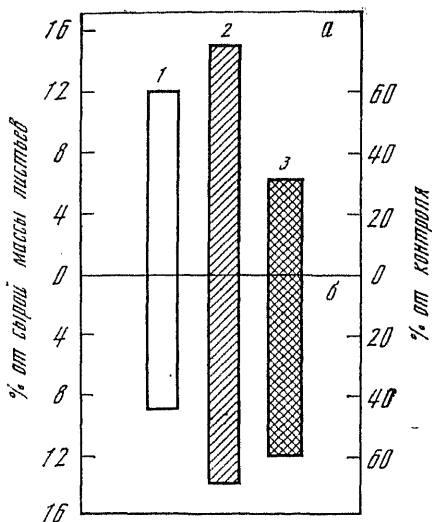


РИС. 12. Влияние аминазина на вход и выход воды из клеток листьев *Triticum* sp. L. а — вход воды; б — выход воды; 1 — контроль (вода), 2 — аминазин, 3 — вариант с амниазинном (в % от контроля)

[112] для корней проростков пшеницы (рис. 11). Под влиянием пипольфена ( $1 \cdot 10^{-2}$  М) выход воды в слабо гипертонический 4%-ный раствор полиэтиленгликоля за 5 мин увеличился почти в 4 раза, что можно объяснить только повышением проводимости плазмалеммы, так как за время опыта пипольфен в протопласт не проникал (это специально проконтролировано) и оказывал лишь поверхностное действие на плазмалемму. При совместном же действии пипольфена и  $5 \cdot 10^{-3}$  М  $\text{CaCl}_2$  выход воды оставался на уровне контроля. Следовательно, влияние пипольфена на проводимость плазмалеммы действительно связано с вытеснением кальция.

До сих пор, говоря о гидравлической проводимости, мы не обращали особого внимания на направление движения воды: в клетку или из клетки. Но современные данные свидетельствуют о различиях проводимости для выхода воды из клеток ( $\Pi_1$ ) и входа ее в клетки ( $\Pi_2$ ).  $\Pi_1$  и  $\Pi_2$  можно определить по результатам взаимодействия клеток с гипертоническим и гипотоническим растворами, отличающимися от водного потенциала клеток на одну и ту же величину. Оказывается, что проницаемость для выхода воды меньше, чем проницаемость для входа [141]. Соответствующие данные приведены в табл. 12.

ТАБЛИЦА 12. Гидравлическая проводимость\* и энергия активации для входа и выхода из листьев *Triticum sp. L.* [141]

Вариант	$P_1 \cdot 10^{-4}$ (для выхода)	$P_2 \cdot 10^{-4}$ (для входа)	$E_a$ для	$E_a$ для	Содержание воды, % от сырой мас- сы листьев
			выхода	входа	
ккал · моль <sup>-1</sup>					
Молодые листья	49,0	63,5	11,3	9,1	81,4 ± 2,1
Старые листья	16,1	27,3	14,2	13,1	80,1 ± 1,8

\* Величина проводимости характеризовалась количеством воды, проходившим в единицу времени через единицу поверхности при действии силы, равной 0,1 МПа.

Расхождения в проводимости для входа воды в клетку и для выхода ее из клетки согласуются с различиями энергии активации (обратная зависимость). Эти расхождения в известной степени могут быть связаны с асимметричным строением плазмалеммы, с тем, что свойства внутренней и внешней ее поверхностей существенно различаются, в частности по фосфолипидному составу, количеству реакционноспособных аминогрупп и т. д.

Гидравлическая проводимость для входа и выхода воды поразному изменяется под воздействием мембраноактивных соединений. Так, усиление входа воды в клетки листьев под влиянием аминазина составляет 31,7 % от контроля, а усиление выхода почти вдвое больше — 59,4 % (рис. 12). Можно поэтому сделать вывод, что проницаемость для выхода воды более лабильна. Подобный вывод согласуется с данными [144], полученными в опытах с ячменем на торфяной почве при резко различающихся условиях водоснабжения (оптимальное, сильная засуха, затопление). Амплитуда изменений входа воды в этих условиях составляла 11—34 % от контроля, тогда как амплитуда изменений выхода 95—189 %. Указанные различия гидравлической проводимости несомненно имеют физиологическое значение; более высокая проводимость для входа воды в клетки, чем для выхода ее, способствует, очевидно, более легкому поступлению и затруднительному расходованию воды, а более высокая лабильность проводимости для выхода воды облегчает приспособление клеток листа к сильно варьирующим условиям окружающей среды; возможно, что проводимость для выхода воды имеет более сложную природу, нежели проводимость для ее входа в клетку.

Для измерений гидравлической проводимости использовались разные методические подходы. Применявшиеся первоначально осмотические методы были основаны на измерении набухания или сжатия плазмолизированных протопластов [145]. Подобный методический подход был раскритикован [146—149] в значительной степени из-за того, что другие методы указывали на зависимость гидравлической проводимости от тургора, который в плазмолизированных клетках, естественно, равен нулю.

Применение меченой воды (измерение обмена между растительными тканями и окружающей средой) дало очень небольшие величины  $L_p$  [150, 151]. Поэтому были высказаны сомнения в пригодности меченой воды для выяснения данного вопроса [147].

В настоящее время наиболее перспективным считается метод с применением зонда давления, когда можно вызывать быстрые и воспроизводимые изменения тургора клетки и измерять вход и выход воды при соответствующих колебаниях давления и объема [134, 136]. Об этом методе уже упоминалось выше. Данные, полученные с его помощью, дают значения  $L_p$ , которые примерно на два порядка выше значений, полученных в опытах с меченой водой. Впрочем, не исключено, что если в опытах с применением зонда давления измеряется действительно  $L_p$  или хотя бы что-то на нее похожее, то в опытах с меченой водой измеряется не только и даже не столько  $L_p$ , сколько диффузионная проницаемость.

#### КОЭФФИЦИЕНТ ОТРАЖЕНИЯ

В мембранной регуляции водообмена клеток наряду с гидравлической проводимостью существенную роль играет так называемый коэффициент отражения  $\sigma$ , характеризующий проницаемость мембран для растворенных веществ. До сих пор уравнение скорости водного тока в клетку или из нее мы писали в самой общей форме:

$$J_w = \Delta\Psi L_p.$$

Если расшифровать первый из правых членов данного уравнения, то уравнение примет следующий вид:

$$J_w = (\Delta P + \Delta\pi) L_p,$$

где  $P$  — потенциал давления,  $\pi$  — осмотический потенциал<sup>1</sup>.

Однако подобное уравнение справедливо лишь в том случае, если: 1) в клетку поступает чистая вода, лишенная каких-либо примесей, или 2) растворенные вещества совсем не проникают в клетку вследствие непроницаемости для них мембран. В противном же случае клетка не сможет насасывать воду в полную меру величины  $\Delta\pi$ . Именно поэтому и необходимо введение поправки на проникновение вместе с водой растворенных веществ. Тогда уравнение водного тока принимает вид:

$$J_w = (\Delta P + \sigma\Delta\pi) L_p.$$

где  $\sigma$  — коэффициент отражения.

<sup>1</sup> В принципе следовало бы написать:  $J_w = (\Delta P + \Delta\pi + \Delta\tau) L_p$ , где  $\tau$  — матричный потенциал; однако обычно полагают, что из-за крайне небольшой величины он не играет существенной роли при водообмене вакуолизированных клеток.



Коэффициент отражения — безразмерная постоянная величина, зависящая от природы растворенного вещества. Если мембрана проницаема только для воды и непроницаема для растворенных веществ, то  $\sigma=1$  и  $J_w=\Delta\Psi L_p$ . Если же мембрана проницаема не только для воды, но и для растворенных веществ, то

$$\sigma < 1 \text{ и } J_w \neq \Delta\Psi L_p.$$

Коэффициент отражения  $\sigma$  измеряют с помощью зонда давления, о чем уже говорилось выше.

Таким образом, знание величины  $\sigma$  совершенно необходимо при рассмотрении мембранной регуляции водообмена клеток.

### КОЭФФИЦИЕНТ ЭЛАСТИЧНОСТИ

При рассмотрении регуляции водообмена растительных клеток не менее важно знать также коэффициент эластичности  $\epsilon$ , характеризующий эластическую растяжимость клеточной оболочки. Известно, что клеточная оболочка обладает как эластичной, так и пластической растяжимостью. Если последняя необратима и играет весьма важную роль при росте клеток в фазе растяжения, то первая — обратима и неразрывно связана с колебаниями тургора и объема клетки. Поэтому к словам «коэффициент эластичности» часто добавляют слово «объемный».

Коэффициент эластичности даже в большей степени, чем осмотический потенциал, влияет на соотношение между водным потенциалом и объемом клетки, особенно при высоком значении не только  $\epsilon$ , но и  $P$  [133]. Регуляция тургора клетки неотделима от эластических свойств клеточной оболочки.

### УЧАСТИЕ ТРАНСПОРТНОЙ АТРАЗЫ

Одним из связующих звеньев между водным обменом и дыханием является, по-видимому, катионстимулируемая строфантинчувствительная АТРаза плазмалеммы. Ингибирование этой АТРаза строфантином сопровождается задержкой воды в клетках и возрастанием их водоудерживающей способности [113]. Особенно ярко эффект проявляется при наличии в среде иона натрия. Влияние строфантина на выход воды из клеток корней пшеницы в слабо гипертонический 4%-ный раствор полиэтиленгликоля за 5 мин показано на рис. 13. Обработка корней одним только раствором NaCl уже привела к уменьшению выхода воды (возможно, что это осмотический эффект, результат накопления соли в клетках). Строфантин на фоне NaCl снизил выход воды еще больше — вдвое по сравнению с контролем. Поскольку известно, что строфантин инактивирует транспортную  $Na^+$ ,  $K^+$ -АТразу, такое снижение можно отнести за счет ее подавления. Вместе с тем строфантин на 13—20% снижал дыхание корней. Учитывая, что строфантин не проникает внутрь клеток, а действует на их поверхности, возможно, что подавление потребления

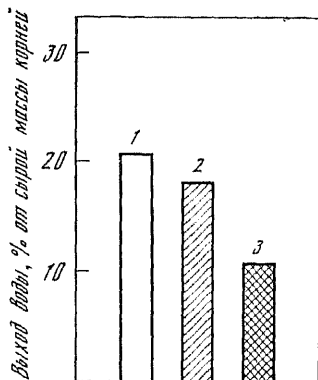


РИС. 13. Влияние строфантина на выход воды из корней *Triticum* sp. L. [112]

1 — контроль (вода);  
2 —  $1 \cdot 10^{-2}$  М NaCl;  
3 —  $1 \cdot 10^{-3}$  М NaCl +  $1 \cdot 10^{-4}$  М строфантин.  
Обработка корней 1 ч

корнями кислорода в присутствии строфантина также связано с торможением  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы. Таким образом, намечается связь дыхания и водообмена клетки через функционирование  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ -АТФазы плазмалеммы [127].

### ВЕДУЩАЯ РОЛЬ КАЛЬЦИЯ

Несмотря на неоднократные упоминания об исключительно важной роли кальция как стабилизатора мембран и регулятора их проводимости, а также регулятора водообмена клеток, к этому вопросу приходится снова возвращаться. Речь идет об опытах, проведенных с гормоном животного происхождения — вазопрессином, который, как оказалось, может регулировать водообмен также и растительных клеток [44]. Однако действие вазопрессина зависит от присутствия в среде кальция (табл. 13).

ТАБЛИЦА 13. Влияние вазопрессина на поглощение и отдачу воды корнями *Vicia faba* L. [44]

Условия выращивания растений	Вариант	Количество воды, % от сырой массы корней	
		поглощенной	выделенной
Раствор Хогланда — Арнона без кальция	Контроль	20,7±0,9	2,7±0,0
	Вазопрессин	13,2±0,2	5,5±0,4
Полный раствор Хогланда — Арнона	Контроль	6,6±0,1	3,0±0,2
	Вазопрессин	9,2±0,1	0,8±0,0
	Контроль	4,6±0,1	7,5±0,0
	Вазопрессин	8,6±0,2	2,3±0,0

При выращивании растений на среде без кальция вазопрессин уменьшает поглощение и увеличивает отдачу воды; в присутствии же кальция, он, наоборот, увеличивает поглощение и уменьшает отдачу воды. Это действие энергозависимо, так как 2,4-динитрофенол ослабляет влияние вазопрессина на выход воды.

Создается впечатление, что в клеточных мембранах существует «заслонка», которая регулирует ток воды в клетку и из нее одновременно.

Помимо вазопрессина, было испытано действие  $1 \cdot 10^{-4}$ М циклического аденозин-3,5-монофосфата (сАМР) на выход воды из клеток [152]. Это действие, как оказалось, зависит от присутствия ионов в среде выращивания растений: на разведенном вдвое растворе Кнопа сАМР усиливает выход воды из клеток, на водопроводной воде ослабляет (табл. 14).

ТАБЛИЦА 14. Влияние сАМР на выход воды из корней *Vicia faba* L. [152]

Условия выращивания растений	Количество выделенной воды, % от сырой массы корней		Разница, % от контроля
	контроль	сАМР	
0,5 нормы смеси Кнопа	6,8±0,1	8,8±0,5	28
	14,4±0,5	18,4±0,6	27
	7,5±0,1	9,8±0,4	30
	12,1±0,4	18,1±0,2	49
Водопроводная вода	9,3±0,1	7,2±0,5	-22
	5,6±0,7	4,9±0,5*	-12
	11,1±0,3	6,2±0,4	-45

\* Разница с контролем недостоверна.

Известно, что сАМР служит регулятором проницаемости мембран для ионов кальция, а также процессов связывания и высвобождения этих ионов различными мембранными структурами. Именно так объясняют ряд эффектов сАМР на транспорт воды в животных тканях. Вполне допустимо существование подобного механизма транспорта воды и в клетках растений, тем более что наличие и функционирование сАМР в растительных клетках не вызывает сомнений [112].

Следовательно, действие вазопрессина и сАМР связано, по всей вероятности, с кальцием. Вполне вероятно, что в том и другом случае в регулировании водообмена участвует  $\text{Ca}^{2+}$ -АТРаза, которая действительно обнаружена в гомогенате и выделенных мембранах клеток корней бобов. Показано также, что активность  $\text{Ca}^{2+}$ -АТРаза меняется под влиянием вазопрессина,  $\beta$ -индолилуксусной кислоты (ИУК), сАМР, ионов  $\text{Ca}^{2+}$  и  $\text{Mg}^{2+}$ . Таким образом, можно допустить, что конечным результатом в цепи метаболических процессов, изменяющихся под влиянием вазопрессина и сАМР, является перераспределение кальция, оказывающего столь решающее влияние на проводимость мембран для воды.

## ИНДУЦИРУЕМОЕ АУКСИНОМ ПОСТУПЛЕНИЕ ВОДЫ В ИЗОЛИРОВАННЫЕ ПРОТОПЛАСТЫ

Еще в 1960-х годах было обнаружено крайне интересное явление: инкубируемые в изоосмотической среде изолированные протопласты растительных клеток под влиянием ИУК начинают неограниченно набухать и в конце концов лопаются [153—157].

Непосредственная причина разрыва протопластов, наступающего вслед за введением в инкубационную среду ИУК, заключается в индукции интенсивного поглощения воды; лишенные целлюлозной оболочки (которая препятствовала бы чрезмерному увеличению объема) протопласты увеличиваются до таких пределов, что сначала плазмалемма, а затем и тонопласт не выдерживают нарастающего гидростатического давления и разрываются.

Сам по себе факт разрыва изолированных протопластов в результате поглощения ими воды не должен вызывать удивления — именно это явление наблюдается и без добавления ИУК всякий раз, когда протопласты из гипертонической или изоосмотической среды (в которой они только и могут сохраняться) переносятся в среду гипотоническую. Движущая сила водного тока в этом случае ясна: вода поступает в протопласты по градиенту своего потенциала ( $\Psi$ ). Однако разрыв протопластов после введения в инкубационную среду ИУК происходит в принципиально иной ситуации: ИУК индуцирует водопоглощение не из гипо-, а из изоосмотической среды, когда соответствующего градиента  $\Psi$  нет; во всяком случае, без добавления ИУК протопласты не лопаются.

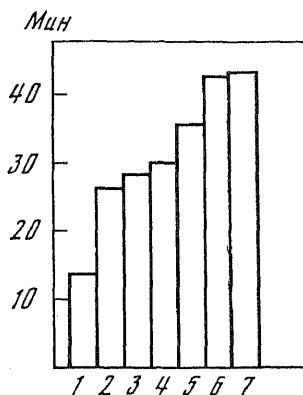
Возникновение водного тока, направленного внутрь протопластов, безусловно связано с возникновением силы, направляющей этот ток. Допустимы следующие предположения относительно природы этой силы: 1) ИУК, увеличивая проницаемость плазмалеммы, способствует проникновению тех веществ из наружного раствора, которые в отсутствие ИУК или совсем не проникают внутрь протопластов, или же проникают в относительно небольшой степени; 2) ИУК стимулирует гидролиз эндогенных полимерных соединений, увеличивая тем самым концентрацию сока протопластов; 3) ИУК увеличивает растяжимость плазмалеммы; 4) ИУК стимулирует активное (против градиента  $\Psi$ ) водопоглощение. В первом и втором случаях увеличивается осмотическое давление ( $\Pi$ ) содержимого протопласта, в третьем случае уменьшается потенциал давления  $\Psi_p$ . Как увеличение  $\Pi$ , так и уменьшение  $\Psi_p$  должно привести к уменьшению величины  $\Psi$  внутри протопласта.

Таким образом, в трех из четырех перечисленных выше случаев поступление воды будет индуцироваться благодаря возникновению градиента  $\Psi$ . При этом в первом и третьем случаях действие ИУК можно представить себе двояким образом: а) это действие является сугубо местным; оно ограничено поверх-

РИС. 14. Зависимость времени индуцированного ИУК разрыва протопластов, изолированных из листьев *Nicotiana tabacum* L., от природы о. д. а. [158]

- 1 — сахароза;
- 2 — маннит;
- 3 — ПЭГ (молекулярная масса 400 Да);
- 4 — ПЭГ (молекулярная масса 600 Да);
- 5 — ПЭГ (молекулярная масса 1000 Да);
- 6 — ПЭГ (молекулярная масса 3000 Да);
- 7 — ПЭГ (молекулярная масса 4000 Да).

Осмотическое давление всех перечисленных растворов составляло 0,87 МПа



ностной мембраной и сводится к непосредственному изменению ее свойств (проводимости, растяжимости); б) изменения свойств плазмалеммы опосредованы через изменения метаболизма и энергетики протопласта в целом, т. е. являются следствием более сложных процессов. Участие последних необходимо, очевидно, также во втором и тем более в четвертом случаях.

Для проверки указанных предположений были проведены опыты с протопластами, изолированными из растущих листьев растений табака [158, 159]. Прежде всего оказалось, что интервал времени от введения в среду ИУК до разрыва протопластов в растворах различных осмотически действующих агентов (о.д.а.) — сахарозы, маннита и ПЭГ с одинаковым  $\Pi = 0,87$  МПа (это был заведомо гипертонический по отношению к  $\Pi$  сока протопластов раствор) — определенным образом зависит от природы о.д.а.: этот интервал увеличивается по мере уменьшения способности о.д.а. проникать в протопласты (рис. 14). О проникновении о.д.а. внутрь протопластов судили по изменению объема последних после пребывания их в течение 5 ч в растворах вышеуказанных о.д.а., имеющих одинаковую величину  $\Pi$ , без добавления ИУК. Проведенные измерения показали, что лишь в растворах ПЭГ с молекулярной массой 3000 и 4000 объем протопластов со временем не изменялся; в растворах же сахарозы, маннита и ПЭГ меньшей молекулярной массы этот объем несколько увеличивался (заметнее всего в сахарозе, менее заметно в манните и еще слабее в ПЭГ с молекулярной массой 400, 600, 1000), что может свидетельствовать о проникновении этих о.д. в протопласты. Непроницаемыми в протопласты можно, очевидно, считать ПЭГ с молекулярной массой 3000 и 4000. Однако при использовании последнего задерживался циклозис. Поэтому действие ИУК испытывалось в основном в растворах ПЭГ с молекулярной массой 3000. В этом растворе протопласты почти синхронно разрывались через 40 мин после введения  $1 \cdot 10^{-4}$  М ИУК (рис. 14). Инкубационная среда не содержала (кроме о.д.а.) никаких минеральных или органических

соединений, чтобы ограничить, насколько возможно, поступление воды от поступления растворенных веществ.

Индукированное ИУК поступление в протопласты воды оказалось энергозависимым процессом довольно сложной природы, судя по величине температурного коэффициента  $Q_{10}$  в интервале 15—25° (табл. 15).

ТАБЛИЦА 15. Температурный коэффициент ( $Q_{10}$ ) скорости разрыва протопластов в растворах различных о. д. а. [158]

О. д. а.	П раствора, МПа	[ИУК], М	$Q_{10}$
Сахароза	8,7	$1 \cdot 10^{-4}$	$2,2 \pm 0,0$
Маннит	8,7	$1 \cdot 10^{-4}$	$2,4 \pm 0,0$
ПЭГ (молекулярная масса 3000)	8,7	$1 \cdot 10^{-4}$	$3,2 \pm 0,1$

Величина  $Q_{10}$ , как принято считать, дает интегральную характеристику природы изучаемого процесса; у чисто физических процессов эта величина близка к единице, у химических реакций составляет от 2 до 2,5 и лишь у достаточно сложных процессов, в том числе процессов цепного характера, превышает 3. Как видно из приведенных данных,  $Q_{10}$  скорости разрыва протопластов оказался достаточно высоким, причем в растворах сахарозы и маннита он на целую единицу меньше, чем в ПЭГ. Однако и в сахарозе  $Q_{10}$  намного больше величины, характерной для чисто физических процессов (например, диффузии) или даже для такого физиологического процесса, как поглощение воды целым транспирирующим растением, когда преобладает быстрое поступление воды за счет сильного присасывающего действия транспирации [160, 161].  $Q_{10}$  скорости разрыва протопластов близок к  $Q_{10}$  скорости таких физиологических процессов, как плач или поглощение воды отдельной корневой системой. Любопытно, что величины  $Q_{10}$  скорости стимулированного ИУК роста отрезков coleoptилей пшеницы (как показали специально проведенные опыты) и скорости разрыва протопластов в ПЭГ с молекулярной массой 3000 почти в точности совпадают.

Принимая во внимание значения  $Q_{10}$ , представляется вполне закономерной энергозависимость индуцируемого ИУК поступления в протопласты воды: 2,4-динитрофенол (ДНФ) в концентрации, стимулировавшей потребление кислорода и, следовательно, оказывавшей разобщающий эффект на окисление и фосфорилирование, а также олигомицин в концентрации, снижавшей потребление кислорода и, следовательно, подавлявшей окислительное фосфорилирование, увеличивали интервал времени от введения ИУК до разрыва протопластов (табл. 16). В опытах указанные ингибиторы добавляли к раствору о.д.а., в котором выдерживали протопласты после отмытия от ферментов в течение 30 мин перед помещением их в раствор с ИУК.

ТАБЛИЦА 16. Влияние ДНФ и олигомицина на интервал времени от введения ИУК до разрыва протопластов [158]

О. д. а.	П раст-вора, МПа	Ингибитор	Интервал времени, мин		% к контролю
			контроль	опыт	
ПЭГ (молекулярная масса 3000)	8,7	$1 \cdot 10^{-5}$ М ДНФ	42,2±0,2	55,0±0,6	130
	8,7	Олигомицин, 100 мкг·мл <sup>-1</sup>	43,0±0,9	114,8±2,9	267
Сахароза	8,7		13,2±0,2	23,6±0,1	179

Нетрудно заметить, что в сахарозе олигомицин в значительно меньшей степени, чем в ПЭГ, замедлял разрыв. Следовательно, энергозависимость последнего выражена слабее, если о.д.а. проникает в протопласты. Это хорошо согласуется с тем, что  $Q_{10}$  скорости разрыва протопластов в растворах проникающих осмотиков значительно меньше, чем в ПЭГ с молекулярной массой 3000.

Высокий температурный коэффициент и энергозависимость делают вероятным, что вызываемое ИУК поступление в протопласты воды обусловлено не каким-либо одним, но цепью взаимосвязанных процессов. Однако центральным при этом продолжает оставаться вопрос, что именно индуцирует ИУК: создание необходимого для пассивного тока градиента  $\Psi$  (и если да, то каким образом) или же активное нагнетание воды.

Непосредственные измерения водного потенциала протопластов, проведенные микрокриоскопически, показали, что ИУК индуцирует постепенное уменьшение этого потенциала [159]. Тем самым окружающий раствор из изоосмотического превращается по отношению к протопластам в гипотонический, и создается необходимый для возникновения водного тока градиент  $\Psi$ . Этот градиент появляется не сразу; его возникновению предшествует лаг-период. Очевидно, именно во время лаг-периода включаются регуляторные механизмы, обеспечивающие в итоге снижение водного потенциала и начало набухания протопластов. Необходимость достаточно сложных внутренних перестроек и объясняет, по-видимому, энергозависимость и высокий  $Q_{10}$  набухания.

Естественно возникает вопрос: за счет чего уменьшается водный потенциал протопластов? Выше мы уже разбирали все возможные случаи. В принципе это уменьшение — при работе с непроникающим о.д.а., каковым является ПЭГ с молекулярной массой 3000, — может объясняться или увеличением  $\Pi$  содержимого протопластов, или снижением тургорного противодавления плазмалеммы, или, наконец, и тем и другим одновременно. Однако полученные результаты не дают оснований ожидать увеличения  $\Pi$  содержимого протопластов (которое могло бы явиться

результатом гидролиза эндогенных полимеров или же результатом проникновения молекул ПЭГ, не проникающих в отсутствие ИУК). Вывод об отсутствии увеличения П протопластов соответствует данным, согласно которым для фазы растяжения характерно понижение осмотического давления клеточного содержимого в связи с тем, что скорость поступления воды превышает скорость новообразования тургорогенов [162—164]. Поэтому более вероятным представляется индуцируемое ИУК увеличение эластической и особенно пластической растяжимости плазмалеммы — по аналогии с клеточной оболочкой [165], приводящее к снижению потенциала давления и суммарного водного потенциала. Но это увеличение опосредовано изменениями метаболизма и энергетики протопласта в целом, а не является результатом сугубо локального действия ИУК лишь на плазмалемму.

### ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ВОДЫ И ВОДОУТДАЧА КЛЕТОК

Водоотдача клеток тесно связана с их водоудерживающей способностью и, следовательно, с физико-химическим и структурным состоянием воды. Это подтверждается неопубликованными данными Н. А. Гусева и Т. М. Белькович, полученными в опытах с диоксаном, который в концентрациях до 10 %, как полагают, упорядочивает структуру воды путем гидрофобной гидратации. Очевидно, этим и объясняется увеличение количества незамерзающей и уменьшение количества отнятой из клеток воды (табл. 17). Опыты были проведены с листьями яровой пшеницы, которые обрабатывали 2 %-ным диоксаном; выход воды определяли в слабогипертонический раствор сахарозы (0,54 МПа).

ТАБЛИЦА 17. Влияние диоксана на состояние воды в листьях *Triticum sp. L.* и выход ее в слабогипертонический раствор сахарозы

Вариант	Вода, г · г <sup>-1</sup> сухой массы				
	общая	замерзающая при -6°	незамерзающая	отнятая	оставшаяся
Контроль	10,52±0,02	5,15±0,07	5,37±0,08	0,99±0,03	9,53±0,03
2 %-ный диоксан	10,52±0,00	3,54±0,08	6,98±0,08	0,39±0,01	10,13±0,01

Возможность регулирования водообмена путем изменения состояния внутриклеточной воды подтверждается также результатами действия отрицательно гидратирующихся ионов. В разделе о состоянии воды (глава II) говорилось, что инфильтрация листьев растворами солей, содержащих отрицательно гидратирующиеся ионы, увеличивает коэффициент самодиффузии воды



ТАБЛИЦА 18. Влияние отрицательно гидратирующихся ионов на выход воды из листьев *Triticum sp. L.* в слабогипертонический раствор сахарозы

Вариант	Вода, г·г <sup>-1</sup> сухой массы	
	общая	отнятая
Контроль	9,00±0,06	0,54±0,03
KNO <sub>3</sub>	9,36±0,05	0,85±0,10
Контроль	9,21±0,10	0,59±0,03
CsNO <sub>3</sub>	8,79±0,17	0,86±0,04

в клетках. Это согласуется с данными Н. А. Гусева и Т. М. Белькович (табл. 18), показывающими влияние отрицательно гидратирующихся ионов K<sup>+</sup> ( $\Delta E_i = -0,20$ ;  $\Delta S = +8,2$ ), Cs<sup>+</sup> ( $\Delta E_i = -0,34$ ;  $\Delta S = +14,1$ ), NO<sub>3</sub><sup>-</sup> ( $\Delta E_i = -0,44$ ;  $\Delta S = +2,2$ ) на выход воды из клеток. Повышение подвижности воды под влиянием этих ионов привело к увеличению выхода воды из клеток в слабогипертонический раствор сахарозы (0,54МПа).

### ПРИМЕНЕНИЕ МЕЧЕНОЙ ВОДЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ВОДНОГО ОБМЕНА

Для изучения многих процессов водного обмена растений, в том числе поглощения и передвижения воды, проницаемости клеточных мембран, довольно широко применяют меченую (изотопную) воду. При этом в качестве индикаторов используют стабильный изотоп водорода — дейтерий (D), радиоактивный изотоп — тритий (T), а также воду, меченную стабильным изотопом кислорода <sup>18</sup>O.

Тяжелую воду D<sub>2</sub>O открыли в 1932 г. Юри и Осборн [166]. Эта вода содержится в очень небольших количествах (около 0,015 %) в реках, озерах и морях и может быть выделена путем электролиза (при электролизе D<sub>2</sub>O разлагается хуже, чем H<sub>2</sub>O).

Радиоактивный изотоп водорода — тритий (период полураспада 12,33 года) был открыт сначала в лабораторных условиях [167]. Основным источником природного трития является атмосфера, причем около 99 % его превращается в НТО и участвует в круговороте воды.

Стабильный изотоп кислорода <sup>18</sup>O открыли в 1929 г. Джиок и Джонстон. Распространенность его относительно <sup>16</sup>O в природе составляет всего около 0,003 % [168].

Суть изотопного метода состоит в том, что к обычной воде, используемой в опытах по изучению водного обмена растений, добавляется изотопная вода. Через определенные промежутки времени отбираются пробы воды из исследуемых частей растений и определяется содержание изотопа. На основании получен-

ных данных можно судить о скорости поступления воды в растение и ее дальнейшего передвижения, о проницаемости клеточных мембран, об обмениваемости воды в клетках растений и т. д.

#### ФИЗИЧЕСКИЕ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ВОДЫ РАЗЛИЧНОГО ИЗОТОПНОГО СОСТАВА

При изменении изотопного состава веществ в той или иной степени меняются их физические и физико-химические свойства.

В табл. 19 приводятся некоторые константы тяжелой воды —  $D_2O$  и природной воды —  $H_2O$  [169]. Некоторые из величин, приведенных в таблице, — поверхностное натяжение, диэлектрическая и диамагнитная восприимчивость — так мало изменяются при переходе от  $H_2O$  к  $D_2O$ , что влиянием этих изменений на физиолого-биохимические процессы можно было бы пренебречь. Изменения же других свойств (например, степени ионизации, вязкости, подвижности ионов) могут непосредственно влиять на реакционную способность воды и растворенных в ней веществ. К числу таких свойств относятся также относительные растворимости  $P_{D_2O}$  и  $P^{H_2O}$  в органических веществах, изменения которых достигают десятков процентов. Заметно различается и растворимость неорганических солей в  $D_2O$  и  $H_2O$ .

Имеются также значительные различия в плотности и теплоемкости. Так, плотность  $D_2O$  выше плотности обычной воды на 10 %. Различия в теплоемкости тяжелого и легкого льда, тяжелой и легкой воды составляют более 10 %.

Изотопно чистая  $H_2^{18}O$  изучена гораздо хуже, но она отличается от обычной воды значительно меньше, чем  $D_2O$  от  $H_2O$ .

Прежде чем непосредственно перейти к применению изотопной воды для изучения водного обмена растений, рассмотрим условия использования изотопов в качестве меченых атомов.

#### УСЛОВИЯ ПРИМЕНЕНИЯ ИЗОТОПОВ В КАЧЕСТВЕ МЕЧЕННЫХ АТОМОВ

Применение изотопов в идеальном случае предоставляет возможность обнаружить данную метку среди большого числа немеченных экземпляров той же категории при полном совпадении всех свойств, существенных для наблюдаемого явления или для выполнения определенных функций. Метка не должна влиять на изучаемый процесс, т. е. должна быть индикатором, а не реагентом [169].

Второе важное качество изотопных индикаторов — высокая чувствительность методов их обнаружения и измерения, что позволяет следить за изотопной меткой даже при ее незначительной концентрации.

При наличии указанных преимуществ изотопы все же не являются идеальными индикаторами, так как различия в изотопных массах могут приводить к заметным изотопным эффектам.

ТАБЛИЦА 19. Физические и физико-химические свойства H<sub>2</sub>O и D<sub>2</sub>O [169]

Свойство	D <sub>2</sub> O	H <sub>2</sub> O*	Отношение $\chi_{D_2O}/\chi_{H_2O}$	Разность $\chi_{D_2O}-\chi_{H_2O}$
Молекулярный объем льда (0°)	19,6942	19,6342	1,0030	0,060
Молекулярный объем жидкости (25°)	18,140	18,070	1,0037	0,070
Изменение объема при плавлении	1,58	1,64	0,96	—0,06
Плотность максимальная, г·мл <sup>-1</sup>	1,10597	1,0000	1,10597	0,10597
Температура, соответствующая максимальной плотности, °	11,23	3,98	2,822	7,25
Температура плавления, °	3,813	0,000	—	3,81
Температура кипения, °	101,431	100,000	1,01431	1,431
Давление насыщенного пара, мм рт. ст. (0°)	3,65	4,58	0,80	—0,83
То же, (20°)	15,2	17,5	0,87	—2,3
» (30°)	28,0	31,7	0,88	—3,7
Теплоемкость, кал·моль <sup>-1</sup> ·град <sup>-1</sup>	20,13	23,75	0,847	—3,62
Теплота плавления, кал·моль <sup>-1</sup>	1515	1436	1,055	121
Теплота кипения, кал·моль <sup>-1</sup>	9927	9719	1,021	108
Константа ионизации, (25°)	$1,95 \cdot 10^{-15}$	$1,27 \cdot 10^{-14}$	0,13	—
Подвижность иона водорода (для H <sup>+</sup> в H <sub>2</sub> O и для D <sup>+</sup> в D <sub>2</sub> O)	250,1	349,8	0,715	—99,7
Подвижность иона гидроксид-иона (для OH <sup>-</sup> в H <sub>2</sub> O и для OD <sup>-</sup> в D <sub>2</sub> O)	119,0	197,6	0,602	—78,6
Подвижность K <sup>+</sup> (20°)	52,50	64,20	0,8178	—11,70
Подвижность Cl <sup>-</sup> (20°)	53,40	65,24	0,8185	—11,84
Диамагнитная восприимчивость (20°)	$0,647 \cdot 10^{-6}$	$-0,720 \cdot 10^{-6}$	—	—
Диэлектрическая восприимчивость (25°)	78,26	78,54	0,9963	—0,19
Поверхностное натяжение, дин·см <sup>-1</sup> (25°)	71,93	71,97	Практически 1	Практически 0
Вязкость, м·пз <sup>-1</sup> (25°)	11,01	8,93	—	2,08
Молекулярная рефракция (20°)	3,679	3,712	—	0,033

\* Большая часть данных, приведенных для H<sub>2</sub>O, относится к природной воде, содержащей 0,015 ат. % D.

Особенно эти различия проявляются у изотопов водорода — дейтерия и трития, для которых наиболее выражен изотопный эффект. Чем выше атомный номер изотопа, тем меньше величина изотопного эффекта.

Наряду с термодинамическим изотопным эффектом, зависящим только от начального и конечного состояний системы, для успешного применения изотопов в физиолого-биохимических исследованиях необходимо учитывать кинетические изотопные эффекты. Последние обусловлены различиями в величине энергии активации легких и тяжелых молекул и, следовательно, различиями в скоростях аналогичных процессов у молекул разного изотопного состава. При прочих равных условиях молекулы, содержащие более легкие изотопы, должны реагировать с большей скоростью. Кинетический изотопный эффект имеет гораздо большее значение, чем термодинамический изотопный эффект, и его необходимо учитывать при проведении исследований с мечеными атомами.

При работе с радиоактивными изотопами на биологических объектах необходимо учитывать также возможность действия радиоактивных излучений на ход изучаемого процесса.

Для того чтобы изотопная метка удовлетворяла принципу индикаторности и не влияла на исследуемый процесс, при работе с изотопами необходимо соблюдать следующие условия [169]:

1) изотопные эффекты должны быть пренебрежимо малы, т. е. поведение атомов разной массы (при одинаковом атомном номере) в исследуемом явлении должно быть практически одинаковым;

2) количество вещества, вводимого в систему в качестве индикатора, должно исключать влияние его на скорость и положение равновесия исследуемого процесса;

3) излучение радиоактивных изотопов не должно заметно изменять направление и скорость исследуемых процессов, химическое и физическое состояние системы;

4) промежуточные и конечные продукты радиоактивных превращений не должны влиять на исследуемый процесс и на состояние системы.

При изотопных исследованиях биологических объектов должно быть соблюдено еще одно условие. Ввиду структурной сложности живых организмов может быть затруднено участие в исследуемых процессах введенных извне меченых молекул, так как вещества, находящиеся внутри клеток и их органоидов, могут вступать в соответствующие реакции быстрее, чем экзогенные молекулы. В этом случае меченые молекулы не будут индикаторами интенсивности процессов, протекающих внутри организма, хотя и могут характеризовать интенсивность поступления молекул извне.

Естественно, что в результате многих циклов превращений все одноименные молекулы организма окажутся перемешанными в

общем «метаболическом котле». Однако эти данные будут характеризовать лишь предельные термодинамические, а не кинетические соотношения веществ и процессов в организме.

Изотопная метка может быть показателем интенсивности исследуемых процессов в организме только при условии, когда все одноименные молекулы независимо от происхождения имеют равные шансы с равной скоростью принять участие в любом из возможных процессов.

Необходимо отметить, что часть ограничений, связанных с отклонением от принципа индикаторности, удается обойти. Например, зная величину изотопного эффекта, можно внести соответствующие поправки в получаемые результаты.

### ВЛИЯНИЕ $D_2O$ И $H_2^{18}O$ НА РАСТЕНИЯ

Как уже отмечалось, изотопный эффект в наибольшей степени проявляется у изотопов водорода — дейтерия и трития — и меньше выражен у изотопов с большим атомным номером. Поэтому наибольшее количество работ посвящено исследованию влияния на растения тяжелой воды  $D_2O$ . Установлено резкое замедление прорастания семян при 50%-ной концентрации  $D_2O$  [170], подавление роста растений при 25%-ной концентрации тяжелой воды [171], а также торможение активности ряда ферментов под влиянием  $D_2O$  [172]. При исследовании действия различных концентраций  $D_2O$  (20, 40, 60, 80 и 100 %) на прорастание семян пшеницы, гороха, подсолнечника и активность некоторых ферментов, участвующих в углеводно-белковом обмене и в окислительных процессах, К. А. Бадановой [173] были получены следующие результаты:

1) рост проростков пшеницы, гороха и подсолнечника в присутствии  $D_2O$  замедляется и тем больше, чем выше ее концентрация;

2) тяжелая вода оказывает угнетающее действие на ферментативную активность растений; с повышением концентрации тяжелой воды токсическое действие ее усиливается;

3) семена, различающиеся по химическому составу запасных веществ, неодинаково реагируют на действие  $D_2O$ ; наиболее устойчивыми к действию  $D_2O$  оказались семена подсолнечника, менее устойчивыми семена гороха; семена пшеницы занимают промежуточное положение. В работе делается вывод, что в опытах с  $D_2O$  следует учитывать ингибиторное действие тяжелой воды на растения и применять  $D_2O$  в концентрации не выше 20 %.

В то же время установлено, что многие одноклеточные водоросли и бактерии могут размножаться при полном замещении в среде  $H_2O$  на  $D_2O$  [174—177]. Однако при переносе некоторых водорослей, например представителей родов *Chlorella* и *Scenedesmus*, или бактерий *Escherichia coli*, имеющих естественный

изотопный состав, из обычной воды в высококонцентрированную  $D_2O$  (70—100 %) сначала наблюдается своеобразный «анабиоз», выражающийся в полной или частичной задержке роста; лишь спустя некоторое время происходит адаптация к необычной среде, клетки вновь начинают расти и делиться. Характерно, что такие же «анабиотические» явления наблюдаются при помещении в  $H_2O$  клеток, адаптированных к изотопно чистой  $D_2O$ .

Изотопный «анабиоз» при резком переходе от  $H_2O$  к  $D_2O$  и обратно, как и последующую адаптацию, нельзя объяснить обычными изотопными эффектами, так как в этих случаях клетки реагируют не на изотопный состав среды, а на его расхождение с изотопным составом организма [169].

Высказывалось предположение, что изотопный «анабиоз» может быть вызван нарушением геометрического соответствия макромолекул ДНК, РНК или белка при замене изотопов водорода [169, 178]. Структура этих макромолекул закреплена водородными связями. Поэтому можно предположить, что небольшие различия в водородных связях при очень большом их числе в макромолекуле могут исказить трехмерные «матричные» структуры и затруднить взаимодействие противных макромолекул с дейтериевыми. Прямую и обратную изотопную адаптацию можно при этом рассматривать как следствие медленного установления геометрического соответствия при изотопном обмене. Однако и такое объяснение не является убедительным, так как жесткость структуры макромолекул по водородным связям не может быть очень большой.

Серьезные доводы против эффектов деформации водородных связей под действием  $D_2O$  представлены в работе [179]. Авторы наблюдали остановку деления, прямую и обратную адаптацию у *Escherichia coli* при переносе из  $H_2O$  в 92 %-ную  $H_2^{18}O$  и обратно.

В случае же замены в культуральной среде, а затем и в организмах всего азота на  $^{15}N$  [180, 181] не было обнаружено ощутимых изотопных эффектов. Поскольку водородные связи в макромолекулах белка и нуклеиновых кислот представляют мостики между азотом и кислородом, нечувствительность к замене изотопов азота при сильном влиянии изотопной замены кислорода делает весьма затруднительным объяснение эффектов, вызываемых  $D_2O$  и  $H_2^{18}O$ , изменением именно водородных связей. Кроме того, изменения прочности водородных связей при замене  $^{16}O$  на  $^{18}O$  значительно меньше соответствующих изменений водородных связей при замене  $H$  на  $D$ . Между тем влияние  $D_2O$  и  $H_2^{18}O$  на рост и деление клеток представляет величину одного и того же порядка.

Таким образом, при объяснении аномальных эффектов  $D$  и  $^{18}O$  в  $D_2O$  и  $H_2^{18}O$  необходимо учитывать отсутствие таких эффектов для  $^{15}N$  и одинаковый порядок величин эффектов для

D и  $^{18}\text{O}$ . Следовательно, эти явления могут быть обусловлены веществом, в котором сравнимо относительное содержание водорода и кислорода и нет азота. Поэтому вполне возможно, что причиной изотопных эффектов при изменении изотопного состава воды является изменение структурного состояния самой воды.

Неоднородность изотопного состава внутриклеточной воды может быть микрогетерогенной, определяющейся различием изотопного состава отдельных участков цитоплазмы, отдельных структур клетки и т. д., или гомогенной, обусловленной нарушениями изотопной чистоты при одинаковом для каждого микроскопического участка и для каждой структуры состава смеси  $\text{H}_2\text{O}$  с  $\text{D}_2\text{O}$  или  $\text{H}_2^{18}\text{O}$ . При изотопных эффектах, обусловленных неоднородностью первого типа, адаптация соответствует выравниванию изотопного состава воды в определенных участках клетки.

Если же наблюдаемые эффекты объясняются неоднородностью второго типа, то адаптация возможна лишь в воде относительно чистого изотопного состава и была бы невозможна в тяжелой воде промежуточных концентраций. Поэтому более вероятно, что изотопные эффекты обусловлены неоднородностью первого типа.

Такой точке зрения в известной степени противоречит установленный рядом исследователей [58—60, 182] факт быстрой обменяемости внутриклеточной воды растений на воду внешней среды, вследствие чего и процесс адаптации должен был бы протекать за более короткое время, чем это намечалось в рассмотренных выше работах.

Для выяснения природы этих явлений на молекулярном уровне многое может дать изучение изменений биохимических процессов, происходящих при замене изотопного состава воды. Большой интерес представляют работы, в которых под действием  $\text{D}_2\text{O}$  установлено подавление синтеза ДНК [183] и торможение синтеза рибосомных РНК [184], работы по исследованию каталитических свойств дейтерированных ферментов [185], по исследованию изменений конфигурации аллостерических ферментов под действием  $\text{D}_2\text{O}$  [186]. В анализе влияния  $\text{D}_2\text{O}$  на биологические процессы, проведенном в данных работах, наиболее существенно положение о вероятной обусловленности этих эффектов изменениями свойств молекул воды и определение периода адаптации как времени, необходимого для уравнивания изотопного состава воды внешней среды и воды организма.

В работе [187] установлено снижение интенсивности дыхания и скорости аэробного окисления янтарной кислоты при помещении препаратов митохондрий в  $\text{D}_2\text{O}$  (в опытах применялись концентрации  $\text{D}_2\text{O}$  от 95 до 99 ат. %).  $\text{D}_2\text{O}$  мало влияла на степень сопряжения фосфорилирования и окисления. Торможение

ние дыхания под действием  $D_2O$  сохранялось и в присутствии 2,4-динитрофенола. Полученные результаты авторы объясняют замедлением реакции отщепления протонов при переходе от водородпереносящих к электронпереносящим звеньям дыхательной цепи и при этерификации неорганического фосфата.

Специфическое ингибирование некоторых ферментативных реакций в интактных митохондриях под действием 92—96 %  $D_2O$  показано в работе [188].  $D_2O$  не влияла на реакцию переноса водорода между NADH и NADP, но подавляла эндэргоническую трансдегидрогеназную реакцию. Авторы считают, что  $D_2O$  тормозит процессы образования, утилизации и распада макроэргических промежуточных продуктов окислительного фосфорилирования.

Приведенные данные свидетельствуют о многостороннем влиянии тяжелой воды на физиолого-биохимические процессы. Необходимо, однако, иметь в виду, что эти данные были получены в основном в опытах с высокими концентрациями  $D_2O$ .

С целью выявления оптимальных концентраций  $D_2O$  проводились исследования влияния пониженных концентраций  $D_2O$  (3, 5, 10, 20, 40 ат. %) на рост растений кукурузы и поглощение ими воды [81].

В период прорастания (первые 3—4 дня) у растений, находившихся в тяжелой воде различной концентрации, заметных отклонений от нормы не наблюдалось. В последующем, в период образования второго и третьего листа, влияние  $D_2O$  становилось более заметным. При длительном (в течение 15 дней) выращивании 5%-ная концентрация  $D_2O$  оказывала угнетающее влияние на растения, замедляя их рост. Некоторое торможение роста растений наблюдалось и при 3%-ной концентрации тяжелой воды.

На основании этих данных можно считать допустимым использование в опытах с растениями тяжелой воды с содержанием дейтерия до 3 атом.%; лишь при непродолжительных экспозициях опыта может применяться тяжелая вода более высоких концентраций.

Для выяснения возможности влияния  $D_2O$  непосредственно на процесс поглощения воды опытные растения помещали в питательные растворы с различным содержанием  $D_2O$ , после чего поглощение ими воды учитывалось с помощью высокочувствительного электронного прибора, действующего по принципу емкостного уровнемера [81].

Результаты опытов (табл. 20) показывают, что низкие концентрации  $D_2O$  не оказывают заметного влияния на процесс поглощения корнями воды. Тенденция к снижению поглощения воды намечается лишь при содержании в воде 10,0 ат. % дейтерия.

Для характеристики состояния воды в тканях растений, находившихся в питательном растворе с тяжелой водой, методом



ТАБЛИЦА 20. Влияние тяжелой воды ( $D_2O$ ) на поглощение воды корнями *Zea mays* L. [81]

Вариант	Количество поглощенной воды, мл			
	1 ч	2 ч	4 ч	6 ч
Водопроводная вода (контроль)	0,036	0,060	0,110	0,160
Вода с содержанием 5,0 ат. % D	0,038	0,058	0,106	0,160
Вода с содержанием 10,0 ат. % D	0,034	0,054	0,102	0,150

ядерного магнитного резонанса были проведены определения коэффициентов самодиффузии воды ( $D$ ) и времени протонной релаксации ( $T_1$  и  $T_2$ ) в листьях. Полученные данные (табл. 21)

ТАБЛИЦА 21. Влияние тяжелой воды ( $D_2O$ ) на коэффициент самодиффузии воды и времена протонной релаксации в листьях [81]

Содержание дейтерия в листьях, ат. %	$D \cdot 10^5 (\pm 3 \%),$ $см^2 \cdot с^{-1}$	$T_1 (\pm 8 \%),$ мс	$T_2 (\pm 8 \%),$ мс
0,015 (контроль)	1,22	608	110
10,10	1,23	—	104
19,80	1,29	566	92
40,35	1,31	560	88
Вода in vitro	2,05	—	—

показывают, что изменения коэффициентов самодиффузии воды в тканях листьев под влиянием  $D_2O$ , особенно при низких концентрациях, незначительны и находятся в пределах ошибки опыта. Под влиянием тяжелой воды, однако, происходит некоторое сокращение времени спин-решеточной ( $T_1$ ) и спин-спиновой релаксации ( $T_2$ ). Это, возможно, является следствием усиления гидратации при изотопном обмене и образования дополнительных водородных связей, что согласуется с имеющимися данными об упрочении водородных связей при замене в воде протонов дейтронами [189, 190]. Изменение времен протонной релаксации в воде при наличии примеси  $D_2O$  показано также в исследованиях [191, 192]. На основании измерения времени релаксации авторы считают возможным даже определение содержания изотопов в смеси.

Следует, однако, отметить, что при пониженной концентрации дейтерия в воде тканей не происходит заметных изменений ни коэффициента самодиффузии, ни времени релаксации  $T_2$ , на основании чего можно полагать, что при пониженных концентрациях  $D_2O$  состояние воды в растении существенно не изменяется.

Таким образом, приведенный выше материал о влиянии тяжелой воды  $D_2O$  на поглощение воды корнями и состояние воды в тканях свидетельствует о том, что при пониженных концентрациях  $D_2O$  не происходит каких-либо отклонений от нормы в росте растений и в их водном обмене.

### ВЛИЯНИЕ $T_2O$ НА РАСТЕНИЯ

Влияние трития на растения, как и на другие биологические объекты, может быть обусловлено различием масс изотопов трития и протия,  $\beta$ -излучением и действием продуктов распада трития.

Вопрос о влиянии различия масс изотопов был подробно рассмотрен в предыдущем разделе на примере тяжелой воды  $D_2O$ . Подобные же эффекты были отмечены и для  $T_2O$  [193]. Однако следует отметить, что тритиевая вода в концентрациях, сравнимых с концентрациями дейтериевой воды, которые использовали в перечисленных выше работах, обладает крайне высокой радиоактивностью. Учитывая это обстоятельство, в исследованиях водного обмена растений используют такие концентрации  $T_2O$ , где содержание трития по сравнению с протием крайне мало и исчисляется всего десятками  $nKi \cdot ml^{-1}$  [194]. В этих случаях маловероятно ожидать каких-либо эффектов от различия масс трития и протия и основное внимание необходимо обратить на ионизирующее излучение  $\beta$ -распада  $^3H$ .

В ряде работ [195] наблюдалось изменение скорости роста и общей морфологии у растений бобов, произрастающих на питательном растворе, содержащем  $37,5 \text{ мКи} \cdot ml^{-1}$  трития. В то же время при выращивании люцерны в условиях гидропоники при концентрации трития в воде  $300 \text{ мКи} \cdot ml^{-1}$  не было выявлено каких-либо достоверных изменений измеряемых физиологических параметров (фиксация  $CO_2$ , транспирация, устьичное сопротивление, температура листьев) [196].

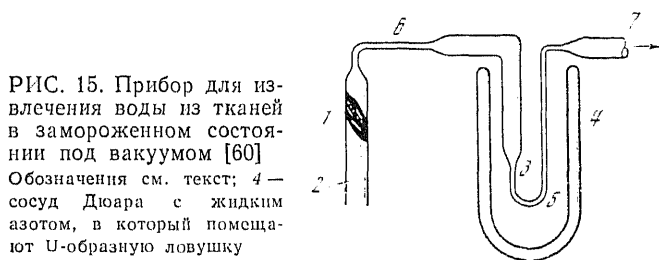
В целом имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о наличии эффектов воздействия  $\beta$ -излучения трития на растительные организмы. Вполне вероятно, что существующие методы индикации пострадиационных эффектов не позволяют еще в достаточной степени обнаружить и оценить возникающие под действием трития нарушения.

Возможной причиной возникновения эффектов, связанных с наличием трития в организмах растений и животных, могло бы также явиться образование гелия в результате распада атома трития. Гелий инертен и не образует химических связей с другими элементами, поэтому химическая структура макромолекул может нарушаться. Однако атом гелия сравнительно легко и без особых последствий может быть замещен водородом. На этом основании можно считать, что физиологические изменения и нарушения, вызываемые тритием в организме растений, все же связаны в основном с ионизирующим излучением.

## ИЗВЛЕЧЕНИЕ ВОДЫ ИЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ТКАНЕЙ ДЛЯ ПОСЛЕДУЮЩИХ АНАЛИЗОВ

После выдерживания опытных растений в растворах с меченой водой (или инъекции ее в ткани) проводится отбор проб воды из тех или иных частей растений (листьев, стеблей или корней). Для экстрагирования воды чаще всего используются следующие способы: высушивание растительных тканей под вакуумом, высокотемпературная перегонка, разбавление растворителем [197, 198].

Выделение воды из тканей путем высушивания под вакуумом имеет значительные преимущества перед другими методами.



Однако при отборе проб таким способом в сосудах с большой поверхностью допустима ошибка вследствие обмениваемости тяжелой воды с водой, адсорбированной на стенках прибора, или с группами  $\text{OH}^-$ , которые имеются на поверхности силикатного стекла. Величина такой ошибки зависит от соотношения объема пробы и внутренней поверхности аппаратуры для отгонки воды из растений, а именно чем меньше проба воды и чем больше внутренняя поверхность прибора, тем больше величина ошибки в определении меченой воды. Поэтому аппаратура должна иметь малую внутреннюю поверхность и, кроме того, должна давать возможность предварительного прогрева ее для удаления большей части адсорбированной воды. Исходя из этого, при работе с меченой водой следует использовать сосуды с минимальной внутренней поверхностью [60].

Для извлечения из ткани всей воды может быть использован сосуд, представленный на рис. 15. Сосуд состоит из U-образной ловушки и трубки, в которую помещается исследуемая часть растения (лист, корень). Сужения в виде капилляров обеспечивают легкость запаивания сосуда под вакуумом. Внутренняя поверхность такого сосуда не превышает  $25 \text{ см}^2$ .

Методика отбора проб воды заключается в следующем: предварительно сосуд нагревают при температуре  $200\text{--}300^\circ$  в течение  $8\text{--}10$  ч, а затем охлаждают. В трубку (1) вводят растение и конец ее (2) запаивают. U-образную ловушку (3) помещают в сосуд Дюара с жидким азотом и присоединяют к вакуумной системе через конец (7); содержащийся в сосудах воз-

дух откачивают. После отгонки воды из растения в *U*-образную ловушку сосуд отпаивают в местах 5 и 6, и получают Г-образную трубку с капилляром, в который вводят воду. В таком состоянии пробу можно хранить до определения в ней содержания меченой воды.

Контрольные опыты по отгонке проб тяжелой воды от 20 до 30 мг, проведенные с использованием таких сосудов, показали, что значения содержания дейтерия в пробах до и после перегонки совпадают (табл. 22). Содержание дейтерия в пробах

ТАБЛИЦА 22. Содержание дейтерия в контрольных пробах [60]

Содержание дейтерия в пробах, ат. %		Относительная ошибка измерений, %	Содержание дейтерия в пробах, ат. %		Относительная ошибка измерений, %
до перегонки	после перегонки		до перегонки	после перегонки	
0,700	0,696	0,66	1,100	1,080	1,80
0,700	0,705	0,70	1,100	1,090	0,90
0,700	0,702	0,30			

определяли на масс-спектрометре МИ-1305. Очевидно, что для такого сосуда эффект обмениваемости является несущественным и его можно не учитывать.

Для фракционного извлечения воды из тканей растений может быть успешно использован аппарат, изображенный на рис. 16. Перед перегонкой из аппарата откачивают воздух

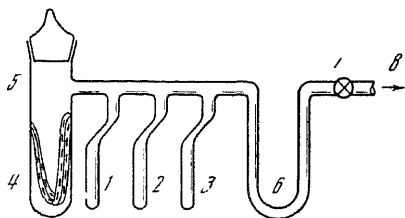


РИС. 16. Прибор для фракционной перегонки воды из тканей в замороженном состоянии под вакуумом [60]

Обозначения см. текст

до  $\sim 10^{-2}$  мм рт. ст. и прибор прогревают при температуре 80—90° в течение 30 мин. Затем его охлаждают, ткань растения (4) помещают в пробирку с притертой пробкой (5), ловушку (6) охлаждают жидким азотом и прибор откачивают до 1—10 мм рт. ст. Кран (7) закрывают, сосуд Дюара с жидким азотом из-под *U*-образной ловушки убирают и помещают его под ампулу (1), в которую перегоняют воду. Через несколько минут ампулу с первой фракцией воды отпаивают, сосуд Дюара переносят под вторую ампулу и т. д. В последнюю ампулу отгоняют весь остаток воды из анализируемой ткани. Были проведены контрольные опыты по разделению всей содержащейся в листе воды на пять фракций. В таком опыте были получены следующие значения содержания дейтерия (в ат.%) по отдель-

ным фракциям: в первой — 2,47, во второй — 2,45, в третьей — 2,48, в четвертой — 2,49 и в пятой — 2,50. Содержание дейтерия в воде до перегонки было равно 2,50 ат.%. Как видно из приведенных данных, эффект обменяемости не вносит существенной ошибки.

Установлено [58—60, 182], что вследствие неизбежного обмена с парами воды, содержащимися в воздухе, концентрация тяжелой воды в тканях растений снижается, т. е. еще до отбора проб вносится ошибка, которой в данном случае нельзя пренебрегать.

Для того чтобы избежать указанной ошибки, следует или проводить опыты в условиях, исключающих такой обмен с водяными парами атмосферы (например, помещать опытные растения в специальные камеры с сухим воздухом), или же использовать соответствующие поправочные коэффициенты. Важно также, чтобы время контакта тканей растений с водяными парами воздуха при взятии проб было сокращено до минимума.

### ИЗОТОПНЫЙ АНАЛИЗ ВОДЫ

Анализ содержания стабильных изотопов сводится к определению избытка содержания данного изотопа в пробе по сравнению с природным.

Большинство методов анализа воды на содержание в ней дейтерия основано на различии физических свойств окиси против  $H_2O$  и окиси дейтерия  $D_2O$  (табл. 19). В принципе для изотопного анализа можно использовать измерение любой из констант воды. Преимущество имеют те константы, которые сильно различаются у  $D_2O$  и  $H_2O$  и могут быть измерены просто и точно. Поэтому наибольшее распространение получили денсиметрические методы изотопного анализа воды. Плотность  $D_2O$  выше плотности обычной воды на 10% и измеряется при помощи доступной аппаратуры с точностью, доходящей до  $\pm 2 \cdot 10^{-5}$  % от измеряемой величины, что позволяет определять концентрацию дейтерия с очень высокой точностью (до  $\pm 2 \cdot 10^{-4}$  ат.%).

Для изотопного анализа воды широко применяют также измерения показателя преломления, несмотря на то что показатели преломления  $D_2O$  и  $H_2O$  различаются только на 0,35%. Это обусловлено тем, что при помощи интерферометра, прибора, довольно распространенного и не сложного в обращении, разность показателей преломления легко измеряется с точностью до седьмого десятичного знака, и, следовательно, концентрация дейтерия определяется с ошибкой, не превышающей тысячных долей процента.

Ряд очень важных преимуществ имеет метод изотопного анализа при помощи масс-спектрометра: исключается необходимость предварительной очистки воды от загрязнений, требуются очень небольшие количества образца ( $\sim 0,01$  мл), анализ выполняется быстро. В настоящее время в работах, выполненных

этим методом, достигнута высокая точность измерений. Например, концентрацию дейтерия в природных водах определяют с точностью  $\pm 2 \cdot 10^{-4}$  ат. %.

Прямой масс-спектрометрический анализ воды затруднителен вследствие быстрой обмениваемости водорода воды анализируемых образцов с водородом воды, которая содержится в масс-спектрометре, а также из-за медленной откачки водяного пара при смене образцов. Поэтому сначала водород воды посредством реакции воды с нагретым до  $400^\circ$  цинком переводят в молекулярный водород. Схема установки для превращения водорода воды в газ представлена на рис. 17. Образец воды по-

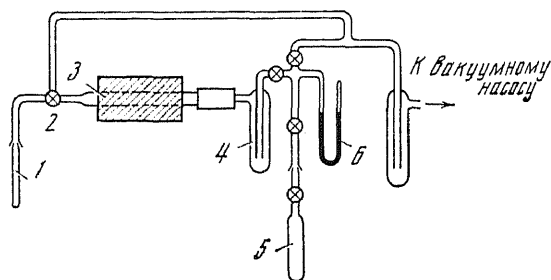
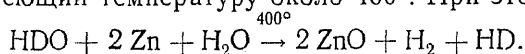


РИС. 17. Схема установки для превращения водорода воды в газ [60]  
Обозначения см. текст

мешают в пробирку (1), затем пробирку охлаждают жидким азотом и из нее откачивают воздух. После этого сосуд Дюара с жидким азотом убирают. Пары воды через кран (2) проходят в реакционный сосуд (3), наполненный стружками цинка и имеющий температуру около  $400^\circ$ . При этом протекает реакция:



Непрореагировавшая вода вымораживается в ловушке (4), охлаждаемой жидким азотом, а водород попадает в ампулу для образцов (5), давление водорода в которой измеряется ртутным манометром (6). Ампула для образцов после получения достаточного количества дейтериеводородной смеси присоединяется к системе напуска и газ подвергается анализу на масс-спектрометре.

Содержание  $\text{H}_2^{18}\text{O}$  в воде также определяется при помощи масс-спектрометра [59, 168, 199].

При работе с  $\text{T}_2\text{O}$  для измерения радиоактивности используют различные приборы — счетчики Гейгера—Мюллера и сцинтилляционные счетчики с жидкими сцинтилляторами, которые показывают число импульсов за определенный промежуток времени. Это не абсолютная, а относительная величина. Прибор показывает, сколько импульсов возникло в датчике прибора, будь то счетчик Гейгера—Мюллера или сцинтиллятор. В большинстве случаев исследователь довольствуется относительным измерением, т. е. числом импульсов в секунду или минуту, заре-

гистрированным данным прибором в испытываемой радиоактивной пробе [200].

Практические указания по применению метода меченых атомов в биологии, особенности лабораторной работы со стабильными и радиоактивными изотопами, методические основы применения их в биологическом эксперименте подробно излагаются в известном руководстве И. Н. Верховской и др. [201].

## ПУТИ МЕЖКЛЕТОЧНОГО ТРАНСПОРТА ВОДЫ

Исследование путей межклеточного водообмена в методическом отношении является одним из наиболее трудных. Возможны два пути: 1) через плазмалемму клеток с выходом воды в свободное пространство (трансмембранный транспорт), 2) через плазмодесмы, объединяющие протопласты клеток в единую систему — симпласт (симпластный транспорт). Обычно в эксперименте наблюдают суммарный водообмен (без разграничения этих путей). Причиной этого прежде всего являются методические трудности разграничения. Кроме того, стало традиционным представление о незначительности симпластного транспорта, основывающееся на том, что суммарная площадь плазмодесм очень мала: в среднем около 1% общей поверхности плазмалеммы. Но такое представление неверно, прежде всего потому, что суммарную площадь плазмодесм нужно сравнивать не с общей поверхностью плазмалеммы, а с суммарной поверхностью «водных пор» (долго- и кратковременно существующих), составляющей лишь часть поверхности плазмалеммы. Таким образом, нужно было не только найти методику, позволяющую разграничить два пути транспорта воды, но и доказать физиологическое значение симпластного транспорта. Подход к решению этих задач найден лишь недавно и оказался возможным с помощью метода спинового эха ЯМР с импульсным градиентом магнитного поля [80, 202]. На основании полученных результатов сделано заключение, что эффективный коэффициент самодиффузии  $D_{эфф}$  (характеризующий диффузию воды в тканях растений, заторможенную барьерным действием мембран) определяется всем межклеточным транспортом воды (т. е. суммой трансмембранного и симпластного транспорта). Для разграничения путей транспорта воды нужно было показать, что метод импульсного ЯМР достаточно чувствителен для оценки транспорта ее через поверхность, не превышающую 1% площади плазмалеммы (средняя величина суммарной площади плазмодесм). Для этого в плазмалемме исследуемых клеток создавались дополнительные водные поры при помощи полиенового антибиотика нистатина (который, комплексируясь со стеринами, образует в мембранах сквозные долгоживущие поры радиусом 0,4 нм) и учитывалось усиление транспорта воды за счет этого. Площадь дополнительных пор, рассчитанная по уравнению Хольца и Финкель-

штейна, составляла всего 0,2% от общей поверхности плазмалеммы (т. е. была в 5 раз меньше суммарной площади плазмодесм), а величина  $D_{эфф}$  за счет этого увеличилась вдвое. Из этого можно сделать два вывода: 1) метод ЯМР достаточно чувствителен, чтобы оценить транспорт воды через плазмодесмы (по симпласту), 2) симпластный транспорт количественно соизмерим с трансмембранным, а возможно, и превосходит его.

Методически разграничение двух путей транспорта воды возможно путем исключения трансмембранного транспорта в эксперименте с ЯМР при помощи парамагнитного допинга, т. е. внедрения в свободное пространство клеток парамагнитных ионов (ПМИ) с высокой релаксационной способностью (например,  $Mn^{2+}$ ). В таком случае молекулы воды, выходя через плазмалемму в свободное пространство, становятся «невидимыми» для прибора ЯМР из-за быстрой их релаксации на ПМИ (так, в опытах с корнями пшеницы при применении  $MnCl_2$  в качестве ПМИ  $T_2$  внутри клетки равно 70 мс, а в свободном пространстве 5,6 мс). Таким образом, исключается только трансмембранный транспорт, а симпластный не затрагивается, так как диффундирующие по плазмодесмам молекулы воды не контактируют с ПМИ.

Изменение времен релаксации воды при использовании парамагнитного допинга показало возможность характеристики диффузионной проницаемости плазмалеммы величинами  $T_1$  и  $T_2$ . Согласно современным представлениям, величины времен магнитной релаксации воды в клетках зависят от скорости обмена между свободной и связанной водой и протонного обмена между водой и грунтовыми ОН, NH, SH неводных компонентов клетки. Опыты с мембраноактивными соединениями показали существование еще одного механизма, влияющего на времена релаксации, — скорости обмена между водой внутри и снаружи клетки. При действии соединений, увеличивающих проницаемость мембран (аминазин, пипольфен, нистатин и др.), и при различии времен релаксации внутри и вне клетки (вернее, в протопласте и свободном пространстве клеток), вызванном действием ПМИ, наблюдается укорочение времен релаксации, являющееся следствием ускорения обмена внутри- и внеклеточной воды. При действии соединений, уменьшающих проницаемость мембран ( $CaCl_2$ , холестерина и др.), наблюдается удлинение времен релаксации, указывающее на замедление обмена воды.

$D_{эфф}$ , характеризующий суммарный эффект трансмембранного и симпластного транспортов воды, изменяется в соответствии с изменениями диффузионной проницаемости плазмалеммы, если не происходит противоположных изменений симпластного транспорта. При наличии таковых его изменения могут не согласовываться с изменениями проницаемости плазмалеммы. Так получилось, например, в опытах А. В. Анисимова и др. [80] с действием пониженных температур на листья огурцов, где укорочение времен релаксации воды указывало на увеличение



проницаемости плазмалеммы, а уменьшение  $D_{эфф}$  свидетельствовало о снижении суммарного водообмена клеток. Такая ситуация могла возникнуть лишь при сильном снижении симпластного транспорта, превосходившем усиление трансмембранного транспорта и определившем изменение  $D_{эфф}$ . Возможно, что уменьшение симпластного транспорта воды при понижении температуры ведет к известной автономизации водообмена клеток.

В настоящее время еще отсутствует отдельная количественная характеристика трансмембранного и симпластного водообменов, но даже выявление принципиальной возможности их разделения и качественной характеристики имеет большое значение. Раздельное определение путей и интенсивности двух видов транспорта воды должно дать новые подходы к регулированию межклеточного водообмена, а тем самым и новые способы воздействия на физиологические процессы у растений.

## IV

# ПОЧВА КАК СРЕДА ВОДОСНАБЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Подавляющая масса воды поступает в растение через корни, т. е. из почвы. Следовательно, количество доступной растению влаги зависит от состояния и свойств почвы. Помимо прямого, почва оказывает и косвенное влияние на водоснабжение растений, воздействуя на формирование корневой системы — глубину ее проникновения по почвенному профилю, степень ветвления, анатомическую структуру, особенно эпидермальной ткани [12, 13, 203—205].

Почва является довольно сложным естественноисторическим образованием, отличающимся от горной породы и продуктов ее выветривания своим особым, интегральным свойством — плодородием. Представление о почве как об особом естественноисторическом образовании, возникшем под воздействием комплекса почвообразующих факторов, было создано В. В. Докучаевым — основоположником современного почвоведения [206]. Дальнейшее развитие учение о почве получило в трудах видных ученых-почвоведов — К. Д. Глинки, М. Н. Сибиричева, Г. Н. Высоцкого, П. Л. Костычева, В. Р. Вильямса, К. К. Гедройца, И. В. Тюрина и др. Большой вклад в развитие науки о почве внесли В. И. Вернадский, Д. Н. Прянишников, А. Г. Дояренко [207—210].

## СОСТАВ, СТРОЕНИЕ И ПОГЛОТИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ ПОЧВ

Процессы почвообразования происходят в поверхностной части земной коры. Эти процессы слагаются из 1) разрушения горной породы, приводящего к накоплению растворимых солей и формированию материнской породы; 2) аккумуляции веществ в поверхностной части материнской породы, особенно органических соединений, в том числе гумусовых кислот; 3) непрерывного синтеза и распада, накопления и выноса органических, органоминеральных и минеральных соединений. В результате формируется профиль почвы с определенным содержанием разной по степени измельчения (механическому составу) минеральной фракции и разной по химическому составу органиче-

ской фракции — гумуса. Глубина и направленность процессов почвообразования определяют возникновение конкретных типов и других классификационных единиц почв со своеобразным строением (профилем) и свойствами, в том числе и водными [206, 208, 211—217].

#### ПОЧВЕННЫЕ ФАЗЫ

Почва состоит из трех фаз: твердой, газообразной и жидкой.

**Твердая фаза** представлена минеральной и органической частями. Минеральная часть в значительной степени определяется той материнской породой, на которой и с участием которой образуется почва. Эта часть характеризуется определенным механическим составом, т. е. соотношением различных механических элементов. В табл. 23 приводится классификация механических элементов, из которых слагаются породы и почвы.

ТАБЛИЦА 23. Классификация механических элементов пород и почв [216]

Элемент	Диаметр, мм	Элемент	Диаметр, мм
Камни	3	Пыль крупная	0,05—0,01
Гравий	3—1	средняя	0,01—0,005
Песок крупный	1—0,5	мелкая	0,005—0,001
средний	0,5 —0,25	Ил грубый	0,001—0,0005
мелкий	0,25—0,05	тонкий	0,0005—0,0001
		Коллоиды	<0,0001

Механический состав пород и почв определяет их многие свойства и особенно водоудерживающую способность: чем больше тонких фракций в составе почвы, тем больше адсорбирующая поверхность и тем выше водоудерживающая способность [211, 218—220].

Органическая часть почвы представлена гумусом (перегноем), являющимся сложным динамичным комплексом органических соединений. В его состав входят два основных компонента: 1) вещества индивидуальной природы и 2) собственно гумусовые вещества [221—224]. К веществам индивидуальной природы относят органические соединения, которые в процессе жизнедеятельности растений, микроорганизмов и почвенных животных, но и особенно после их смерти поступают в почву, претерпевая в ней различные превращения. Собственно гумусовые вещества являются основным компонентом гумуса — 85—90%. К ним относятся гумусовые кислоты — гуминовые, ульминовые, гиматомелановые (спирторастворимая фракция гуминовых кислот), креновые и апокреновые. Первые три объединяются в группу гуминовых кислот, остальные — фульвокислот. Фульвокислоты — более окисленные соединения; они проще по химическому

составу и конформации, чем гуминовые кислоты. Кроме того, в состав собственно гумусовых веществ входят так называемые гумины, или гумусовые угли. Они нерастворимы даже в щелочах и поэтому не извлекаются из твердой фазы почвы. Все гумусовые кислоты являются высокомолекулярными соединениями, поэтому им присущи физико-химические свойства, характерные для коллоидов [219—221, 223, 224]. Гумусовые кислоты обладают высокой адсорбционной способностью, благодаря чему они в основном и обуславливают поглотительную способность почв, в том числе и в отношении воды. Эти кислоты содержат функционально активные группы ( $\text{NH}_2$ ,  $\text{NH}$ ,  $\text{COOH}$ ,  $\text{CO}$ ,  $\text{OH}$ ,  $\text{OCH}_3$ ), с которыми молекулы воды электростатически взаимодействуют.

**Газообразная фаза** почвы — это почвенный воздух. Его состав отличается от атмосферного повышенным содержанием углекислого газа, аммиака, сероводорода. Содержание названных компонентов почвенного воздуха зависит от состава твердой фазы почвы, содержания воды и жизнедеятельности организмов, разлагающих органические вещества. В почвенной среде меньше кислорода, нежели в атмосферном воздухе. Его содержание определяется пористостью почвы (соотношением капиллярных и некапиллярных пространств), которая, в свою очередь, зависит от механического состава, содержания гумуса и наличия специфической зернистой структуры. Почвы тяжелого механического состава, бесструктурные, всегда менее аэрируемы; поэтому они содержат меньше кислорода в своем воздухе и больше различных газов, образующихся при анаэробном разложении органических веществ. Снижение уровня аэрации ухудшает снабжение корневой системы кислородом и ее рост, задерживает корнеобразование, особенно образование активных корней, тем самым отрицательно сказываясь на поглощении корнями воды и водном режиме растения в целом. Кроме того, влияние состава почвенного воздуха на водный режим растений осуществляется через изменения проницаемости клеток корня. Показано, что обеспеченность почвенного воздуха кислородом увеличивает проницаемость клеток всасывающих (активных) корней [122, 225—228]. Повышенная же концентрация углекислоты, аммиака и сероводорода в почвенном воздухе, напротив, снижает проницаемость и нарушает ее избирательность.

Таким образом, газообразная фаза почвы оказывает существенное влияние на водный режим растений. Это влияние усиливается или ослабевает в зависимости от других свойств почвы, в частности от состава и физического состояния твердой фазы. Так, например, в почвах с высоким удельным и объемным весом, т. е. в плотных почвах с высоким содержанием тонкодисперсной фракции (частиц с диаметром меньше 0,01 мм) и малой степенью гумусирования горизонтов, отрицательное влияние углекислоты на проницаемость клеток корня для воды усугубляется недостатком кислорода; в почвах с хорошо выра-

женной зернистой структурой, аэрируемых, указанное влияние углекислоты выражено слабее [122, 213, 225, 226, 228].

**Жидкая фаза** почвы — почвенный раствор, который характеризуется концентрацией ионов, кислотностью или щелочностью, т. е. величиной рН, а также буферностью и осмотическим давлением. Почвенный раствор активно влияет на водный режим растений. Концентрация этого раствора в значительной степени обуславливает его водный потенциал. Если последний низок, то это усложняет поглощение корнями воды и вызывает ответную реакцию растений — они увеличивают осмотическое давление клеток корня. Осмотическое давление растений, обитающих на засоленных почвах, достигает 5,0—7,5 МПа [205, 229, 230]. Сильно кислая или щелочная реакция отрицательно сказывается на поглощении воды корневой системой, ибо, как известно, оптимальная деятельность корней осуществляется в довольно ограниченных пределах величин рН почвенного раствора, близких к нейтральной реакции.

Взаимодействие твердой, жидкой и газообразной фазы определяет ряд основных свойств почвы, в том числе ее поглонительную способность и водные свойства.

#### ПОГЛОТИТЕЛЬНАЯ СПОСОБНОСТЬ

Под поглонительной способностью почвы понимают ее способность поглощать и удерживать молекулы, ионы, клетки микроорганизмов, грубые суспензии. Поглонительная способность почв детально исследована в работах К. К. Гедройца [219, 220]. Она существенно влияет на состояние воды в почве, водоудерживающую способность, величину мертвого (недоступного для растения) запаса влаги.

Имеется несколько видов поглонительной способности: механическая, физическая, физико-химическая, или обменная, химическая и биологическая. Особое значение в определении состояния воды в почве принадлежит физическому и физико-химическому поглощению.

Физическое поглощение (его называют также молекулярным) выражается в адсорбции различных молекул (воды, газов) [207, 218]. Величина этого поглощения определяется механическим составом почвы — чем выше степень измельчения минеральной части почвы, тем больше проявляется физическое поглощение. Так, глинистые почвы характеризуются высокой степенью поглощения. Физическое поглощение осуществляется и органическими макромолекулами. Молекулы воды адсорбируются активнее, чем молекулы газов. Это объясняется их дипольными свойствами. Молекулы газов ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{NH}_3$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  и др.) адсорбируются в основном только сухой почвой или же поверхностью, оставшейся после адсорбции воды. Влажная почва не обеспечивает поверхностного связывания молекул газов [207].

Физико-химическое поглощение, по К. К. Гедройцу [219, 220],

определяется почвенным поглощающим комплексом (ППК). ППК — это высокодисперсная фракция почвы, содержащая алюмосиликатные, органические и органоминеральные соединения. Органические вещества (гуминовые кислоты, фульвокислоты, гумин) имеют высокую степень дисперсности и в основном входят в состав предколлоидной и коллоидной фракций. Минеральные коллоиды представлены аморфными веществами твердой фазы почвы (гидроокиси железа, алюминия, кремния), продуктами их взаимодействия (например, аллофанами), рядом вторичных минералов кристаллической структуры, особенно группой монтмориллонита и некоторыми первичными минералами (кварцем, слюдой). Физико-химическое поглощение обеспечивает связывание ионов и влияет главным образом на насыщение твердой фазы почвы элементами минерального питания. Почвенные коллоиды благодаря заряду их частиц обуславливают и связывание воды, играя существенную роль в водоудерживающей способности почв. Физико-химическое поглощение влияет также на концентрацию, химический состав и рН почвенного раствора, что, как уже упоминалось, сказывается на росте корневой системы и, следовательно, на поглощении растениями воды.

Другие виды поглощения — механическое, химическое и биологическое — в разной степени влияют на водный режим почвы [207, 218].

Механическое поглощение определяется степенью капиллярности почвенного профиля. Капиллярность более выражена в почвах тяжелого механического состава, т. е. при наличии глинистых и илистых фракций. Благодаря капиллярности почва фильтрует почвенный раствор: капиллярами задерживаются частицы, диаметр которых больше толщины капилляров, в чем и проявляется механическое поглощение. Этот вид поглощения прямо не влияет на водный режим почв и на состояние воды в ней. Однако фильтрация почвенного раствора частично или полностью закупоривает капилляры и тем самым снижает водопроницаемость, препятствуя капиллярному передвижению доступной для растений влаги.

Химическое поглощение определяется химическими реакциями, в результате которых катионы и анионы закрепляются в зависимости от степени растворимости образованных солей. Образование и закрепление солей сказывается на физических свойствах почвы и на состоянии воды в ней: соли увеличивают концентрацию почвенного раствора, а следовательно, и осмотическое давление, что усложняет поглощение воды корнем.

Биологическое поглощение связано в основном с питанием растений, которые извлекают из почвы химические элементы и, всасывая корнями воду, иссушают почвенные горизонты, особенно в зоне ризосферы.

Наземные растения за вегетационный период перекачивают из почвы в атмосферу огромную массу воды — до 650 триллио-

нов т за год. Одно растение кукурузы за вегетационный период поглощает из почвы до 200 кг воды. Взрослое растение липы за один день перекачивает из почвы 38 л воды, березы — 70 л. Особенно много влаги расходуют эвкалипты — 144 тыс. л в год. Это свойство эвкалиптов — извлекать из почвы своими мощными, широко разветвленными корнями огромное количество воды — уже нашло практическое применение при осушении болот [16].

Взаимодействие растения и почвы весьма существенно отражается на водных свойствах почвы и состоянии воды в ней. Почвенная вода играет особую роль в формировании свойств почвы, прежде всего физико-химических. Она определяет также тепловые свойства почвы и в целом существенно влияет на ее плодородие. Поэтому водные свойства почвы должны находиться в центре внимания при выборе системы земледелия в конкретных почвенно-климатических зонах.

## ВОДНЫЕ СВОЙСТВА И ВОДНЫЙ РЕЖИМ ПОЧВ

Водные свойства почвы характеризуются, прежде всего, водоудерживающей способностью, влагоемкостью, водопроницаемостью и водоподъемной способностью. Водный режим почв определяется совокупностью всех явлений поступления влаги в почву, ее передвижением по почвенному профилю, удержанием в почвенных горизонтах и потерями (испарением) воды.

Изучению водных свойств и водного режима почв посвящены исследования ряда известных отечественных ученых — А. А. Измаильского, Г. Н. Высоцкого, П. С. Коссовича, А. Ф. Лебедева, А. А. Роде, Н. А. Качинского, С. И. Долгова, Ф. Цункера и др. [207].

Вода, поступившая в почву в результате осадков, взаимодействует с твердой фазой почвы. В зависимости от условий (количества воды, механического и химического состава твердой фазы и структуры почвы) преобладает влияние тех или иных сил взаимодействий молекул воды с твердой фазой. В связи с этим почвенная вода находится в разном состоянии. Она делится на фракции (формы, категории). В настоящее время выделяют следующие формы (фракции) почвенной влаги: химически связанную, сорбированную (прочную и рыхлосвязанную), свободную, парообразную и твердую (неподвижную). Эти фракции почвенной влаги различаются между собой прочностью связи, а следовательно, и доступностью для растений [207, 213, 214, 231—233].

### ФРАКЦИОННЫЙ СОСТАВ ПОЧВЕННОЙ ВЛАГИ

**Химически связанная вода.** Эту категорию воды можно разделить на конституционную и кристаллизационную. Первая входит в состав вторичных минералов. Она настолько прочно

связана, что для ее удаления требуется применение температуры до  $200^{\circ}$  и выше. Естественно, что эта форма воды недоступна для растений. К конституционной воде следует также отнести воду, входящую в состав органических веществ почвы.

Кристаллизационная вода менее прочно связана, нежели конституционная. Она входит в состав гипса и других минералов. Ее можно удалить путем продолжительного прогревания при температуре около  $100^{\circ}$ . Эта вода также недоступна для растений.

**Сорбированная вода** (рис. 18, 19). Сорбированную воду делят на прочносвязанную (гигроскопическую) и рыхлосвязанную (пленочную). Обе эти формы непосредственно облекают почвенные частицы и удерживаются на их поверхности силами адсорбции.

Гигроскопическая вода удерживается с силой до 1 000 МПа и более и передвигается только после перехода в парообразное состояние. Удаляется из почвы при нагревании до  $105^{\circ}$  в течение 6 ч. Наличие такой воды обусловлено гигроскопичностью почвы, т. е. способностью твердой фазы своей поверхностью поглощать из воздуха водяные пары. Гигроскопичность зависит от механического состава почвы и содержания в ней органического вещества. Максимальное содержание гигроскопической влаги наблюдается при полном насыщении воздуха водяными парами, т. е. при 99—100%-ной относительной влажности. Это содержание гигроскопической влаги называют наибольшей или максимальной гигроскопичностью почвы.

Адсорбированный на поверхности почвенных частиц слой гигроскопической влаги теряет свою подвижность и сильно уплотняется. Плотность достигает  $1,2\text{--}1,7\text{ г}\cdot\text{см}^{-3}$ . В результате высокой плотности гигроскопическая вода изменяет свою естественную структуру и ряд физико-химических свойств. Такая вода обладает повышенной по сравнению с чистой водой вязкостью, не замерзает даже при  $-70\text{--}78^{\circ}$ , не обладает электропроводностью. Она представляет собой «нерастворяющий объем». Это последнее свойство имеет важное значение при изучении почвенного раствора [207]. Энергия поглощения почвой водяных паров, достигающая  $700\text{--}1400\text{ эрг}\cdot\text{см}^{-2}$ , определяет прочность связывания почвой гигроскопической влаги. Поэтому данная форма почвенной воды недоступна растениям, так как силы связывания воды превышают сосущую силу корней.

Количество гигроскопической воды зависит не только от поверхностной энергии почвенных частиц, но и от температуры (обратная зависимость). Однако максимальная гигроскопическая влажность почвы является величиной, относительно стабильной для данной почвы. Это объясняется тем, что данный показатель определяется при постоянных внешних условиях — при постоянной температуре и относительной влажности воздуха (около 100%). При определении максимальной гигроскопической влажности в термостатированных условиях четко выявля-



РИС. 18. Схема различных состояний воды в почве [233]

1 — почвенная частица с неполной гигроскопичностью; 2 — частица почвы с максимальной гигроскопичностью; 3 и 4 — частицы почвы с пленочной водой; частица 4 окружена пленкой воды максимальной толщины; вода движется от частицы 4 к частице 3 (окруженной более тонкой пленкой) до тех пор, пока толщина пленок на обеих частицах не уравнивается; 5 — частица почвы с гравитационной водой

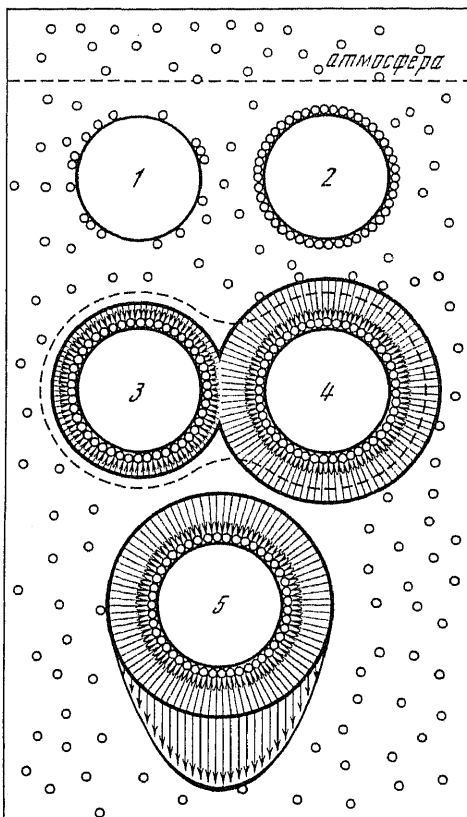
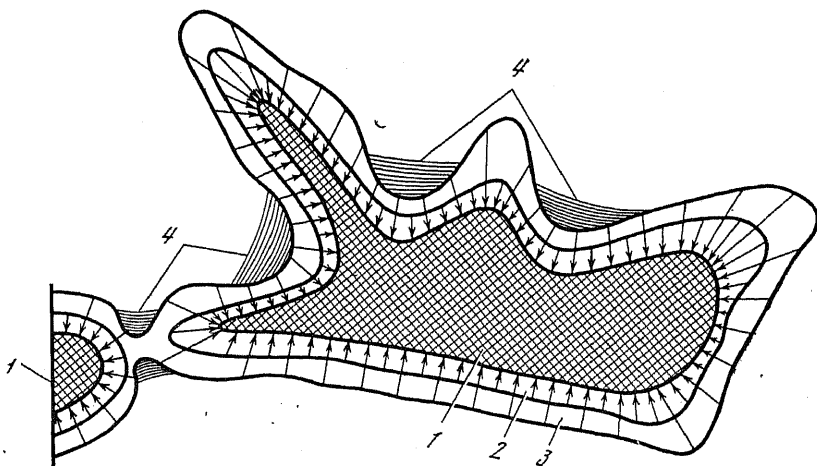


РИС. 19. Сорбция воды почвой [216]

1 — почвенная частица; 2 — слой прочносвязанной, строго ориентированной воды; 3 — слой рыхлосвязанной, слабо ориентированной воды; 4 — вода капиллярной конденсации



ется ее зависимость от дисперсности и удельной поверхности почвы: чем выше дисперсность, тем выше удельная поверхность и выше максимальная гигроскопичность почвы. Хотя гигроскопическая влага и недоступна для растений, но ее образование имеет большое значение, так как сокращает непроездивительный расход капельно-жидкой влаги, поступающей в почву [210].

Пленочная вода. Парообразная влага, конденсируясь на поверхности почвенных частиц при определенных условиях температуры и давления, дает начало образованию водной пленки. Процесс поглощения водяных паров почвой рассматривается как переходный к адсорбции воды [218]. Таким образом, часть сорбированной воды, которая связывается менее прочными силами, и представляет собой рыхлосвязанную воду (см. рис. 18, 19). Она удерживается на поверхности тонких пленок прочносвязанной (гигроскопической) воды. Эта дополнительно связанная сорбционными силами вода носит название пленочной. Часть этой влаги принадлежит водным оболочкам коллоидных частиц почвы, с которыми связь воды более прочная, чем с грубо дисперсными элементами. Эту часть пленочной влаги называют коллоидной водой [210]. Н. А. Максимов [234] прочносвязанную коллоидную воду называет имбибиционной.

Толщина водной пленки может достигать десятков молекулярных диаметров воды. Пленочная вода, как и гигроскопическая, не передвигается в почве под влиянием силы тяжести, но может переходить от одной почвенной частицы к другой в сторону более тонкой пленки, окружающей эти частицы (см. рис. 18).

Пленочная и гигроскопическая вода представляет собой связанную почвенную влагу, удерживаемую молекулярными силами притяжения. Максимальная толщина водной пленки, удерживаемой твердыми почвенными частицами и коллоидами, представляет максимальную пленочную влагоемкость почвы.

Пленочная вода отличается по своим физико-химическим свойствам и подвижности от свободной воды. Точка замерзания такой воды находится в интервале от  $-4$  до  $-78^{\circ}$ . Она имеет повышенную вязкость и пониженную растворяющую способность. В отличие от гигроскопической пленочная вода проявляет меньшую растворяющую способность — она содержит некоторое количество электролитов и обладает электропроводностью. В пленке происходит постепенное нарастание концентрации растворенных веществ, начиная от нуля у поверхности частиц (гигроскопическая влага) и постепенно увеличиваясь до концентрации свободного раствора. Пленочная влага частично доступна для растений. И. В. Тюрин [210] полагает, что явление смачивания должно распространяться и на корневые волоски при их соприкосновении с пленкой влаги, окружающей твердые частицы почвы. При этом создается возможность поглощения пленочной воды корнями. П. Д. Крамер [13], основываясь на исследованиях ряда авторов, полагает, что пленочная влага на-

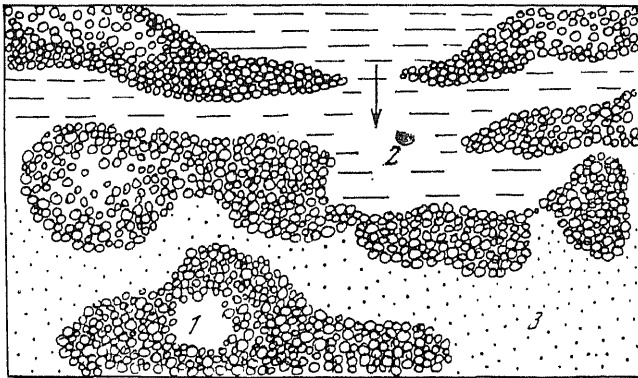


РИС. 20. Схема заполнения почвенного пространства  
 1 — почвенная частица; 2 — почвенная вода; 3 — полости, заполненные воздухом

столько плотно связана с почвенными частями и движется так медленно, что она недоступна для растений. Н. А. Максимов [234] считает, что растения с трудом усваивают пленочную воду.

**Свободная вода.** Почвенный профиль имеет большой процент свободного пространства, т. е. он порист. Доля пор зависит от типа почвы. В основном половина объема почвы является свободным пространством, которое заполняется воздухом или водой (рис. 20). Свободное пространство имеется и в почвенных агрегатах (структурах), где оно представлено капиллярами.

В период выпадения осадков или при поливе свободное пространство заполняется водой. Эту воду, считающуюся свободной, дифференцируют на капиллярную и гравитационную. Она доступна для растений.

**Капиллярная вода** (см. рис. 19). Как известно, водная поверхность в капиллярах имеет вогнутую форму. Поверхностное давление вогнутой формы меньше нормального, т. е. меньше давления под плоской поверхностью. В результате возникновения добавочного давления под искривленной поверхностью в капиллярах при их погружении происходит поднятие воды. Высота этого поднятия пропорциональна поверхностному натяжению и обратно пропорциональна радиусу капилляра: чем тоньше капилляры, тем уровень воды в них выше по сравнению с уровнем воды, в которую капилляр опущен. Поэтому уровень капиллярной воды в почве всегда выше уровня грунтовой воды и вода по капиллярам может продвигаться из нижних в верхние слои почвы. Высота поднятия капиллярной воды зависит от механического состава почвы: с увеличением дисперсности почвенных частиц капилляры утончаются, и это обуславливает более значительную высоту поднятия грунтовой воды. Однако

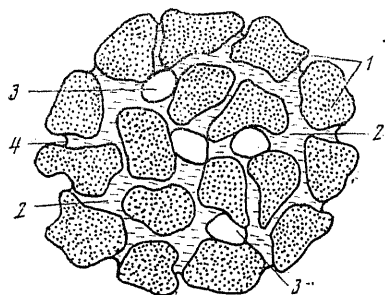


РИС. 21. Внутриагрегатная капиллярно подвешенная влага [207]

- 1 — микроагрегаты или механические элементы;
- 2 — внутриагрегатная капиллярно подвешенная влага;
- 3 — поры, заполненные воздухом;
- 4 — мениски, удерживающие подвешенную влагу

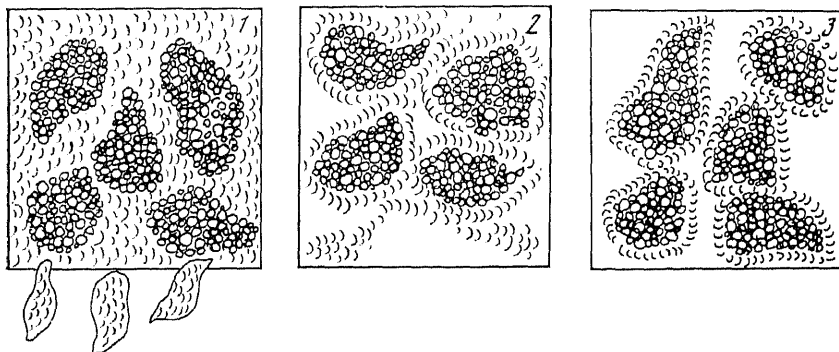


РИС. 22. Соотношение между водой и воздухом при различной степени увлажнения почвы

- 1 — при полной влагоемкости; 2 — при полевой влагоемкости; 3 — при влажности устойчивого завядания

в слишком тонких капиллярах вся вода находится в адсорбированном (прочносвязанном) состоянии и теряет подвижность, что мешает ее подъему. Максимально возможная высота поднятия капиллярной воды в естественных условиях достигает 5—6 м (в глинистых почвах). Однако такой уровень капиллярной влаги устанавливается редко. Обычно этот уровень не превышает 3—4 м, а для почв легкого механического состава и того меньше [218]. Эту воду называют капиллярно подпертой водой [214, 232].

Явление подтягивания воды по капиллярам из нижних горизонтов почвы используется в практике земледелия. В случае иссушения почвы в зоне заделки семян ее уплотняют специальными катками. В результате разрушенные рыхлением при посеве капилляры восстанавливаются, и вода подтягивается в зону прорастания семян. Удерживаемая капиллярная вода может образовать в почве внутриагрегатную капиллярно подвешенную влагу [207] (рис. 21).

Существует еще одна категория влаги — сорбционно-замкнутая [232], которая находится в некапиллярных пространствах,

перекрытых перемычками или пробками из связанной воды. Она локализована в виде скоплений, удерживается сорбционными силами. Эта категория воды или недоступна для растений, или же частично доступна в зависимости от сил связывания с поверхностью пространств, в которых она находится.

Капиллярная вода составляет, во-первых, ту часть доступной для растений влаги, которая сконцентрирована в верхней части почвы и удерживается силами, сравнительно легко преодолеваемыми корнями, а во-вторых, влагу, образующую капиллярную кайму выше зеркала грунтовых вод; в случае проникновения корней в глубину такая вода становится доступной для растений.

Гравитационная вода (рис. 18, 22). Это одна из форм свободной воды, легко доступной для растений. Она содержится в некапиллярных пространствах, заполняя поры после дождя, полива, таяния снега. Передвигается под действием силы тяжести, легко стекает вниз. Задерживаться может только водоупорным (непроницаемым) слоем. Эта форма воды недолговременная: быстро стекает вниз. Если на пути просачивания гравитационной воды возникает водоупорный слой, то в результате накапливается определенный объем воды, называемой грунтовой.

Грунтовая вода является резервом доступной для растения влаги при неглубоком ее залегании: она пополняет капиллярную кайму почв в случае потери в ней воды (испарение, поглощение растениями). Поэтому пористость почв (суммарный объем всех пор между частицами твердой фазы) имеет важное значение для накопления в почве доступной растениям влаги. Особенно важным при этом является оптимальное соотношение капиллярных и некапиллярных пространств в почвенных горизонтах. Этим условиям соответствует твердая фаза черноземных почв, особенно целинных, с неразрушенной естественной зернистой (мелкозернистой) структурой, обуславливающей наличие капилляров в структурных агрегатах и некапиллярных пространств между ними.

Гравитационная вода находится в конкурентных отношениях с аэрацией почв: она вытесняет почвенный воздух из некапиллярных пространств (см. рис. 22) и тем самым ухудшает воздушный режим почвы, особенно в бесструктурных почвах, что негативно влияет на ряд почвенных процессов и особенно на жизнедеятельность корневой системы. Однако избыточное количество гравитационной воды вредно сказывается не на всех растениях. Болотные растения и ряд сельскохозяйственных, например рис, активно функционируют и при избытке воды, даже при затоплении территории.

**Парообразная влага.** Представлена в почве в форме водяного пара и передвигается по градиенту абсолютной упругости пара; может также пассивно передвигаться с током воздуха. Содержание в почве парообразной влаги зависит от ряда фак-

торов, в первую очередь от влажности, скважности и температуры почвенной среды. Эта форма почвенной влаги имеет некоторое значение в водоснабжении растений, так как парообразная влага при определенных температуре и давлении может конденсироваться и дополнять содержание в почве свободной или пленочной воды.

**Твердая влага.** Эта форма воды присутствует в почве при снижении температуры до  $0^{\circ}$  и ниже. Она неподвижна и недоступна для растений, но является резервом доступной влаги, которая возникает после таяния льда.

#### ПОЧВЕННО-ГИДРОЛОГИЧЕСКИЕ КОНСТАНТЫ (ВЛАГОЕМКОСТЬ ПОЧВЫ)

А. А. Роде [232], рассматривая категории и формы почвенной влаги, охарактеризовал их пределы (границы) почвенно-гидрологическими константами. Их можно представить как точки на шкале влажности почвы, при которой изменения подвижности воды соответствуют изменениям ее качественного состояния. Эти состояния почвенной влаги характеризуют ее доступность для растений. Следовательно, почвенно-гидрологические константы имеют и агрономический смысл. Их называют еще влагоемкостью. Выделено пять таких констант, измеряемых содержанием воды в почве, выраженной в процентах от ее веса и объема.

1. Максимальная адсорбционная влагоемкость, характеризуемая максимальным количеством воды, удерживаемой в почве силами адсорбции. Эта вода недоступна для растений.

2. Максимальная гигроскопичность, характеризуемая максимальной способностью почвы впитывать парообразную влагу при высокой степени насыщенности воздуха водяным паром (при относительной влажности воздуха более 94%). Эта влага недоступна для растений.

3. Влажность устойчивого завядания растений — запас влаги, при котором наблюдается постоянное завядание растений, причем растения не восстанавливают тургор даже после переноса во влажную атмосферу. Следовательно, в почве остается только недоступная для растений вода. Это количество влаги называют также коэффициентом завядания.

4. Наименьшая, или полевая, влагоемкость (НВ). Ей соответствует то количество воды, в которое включаются все виды почвенной влаги, кроме гравитационной и капиллярно-подпертой. Это верхний предел доступной растениям почвенной влаги после стекания гравитационной воды.

5. Полная влагоемкость (ПВ) — ее называют еще предельной влагоемкостью — наибольшее количество влаги, удерживаемое почвой через несколько дней после поливов или обильных осадков, когда все почвенные пространства заполнены водой, а поглощающая способность почвы полностью реализована.

Таким образом, интервал доступной растениям влаги ограничивается двумя величинами — полной (или предельной) влагоемкостью и влажностью устойчивого завядания. Стало быть, для растения существенно не общее содержание воды в почве, а количество воды, доступной ему.

**Коэффициент завядания** — физиологический показатель, а не физическая константа. Разность между полевой влагоемкостью и содержанием влаги в почве в момент определения представляет собой водный дефицит почвы. Как уже отмечалось, водный дефицит, вызывающий постоянное завядание растений и не прекращающийся даже при перемещении растений во влажную атмосферу, соответствует влажности устойчивого завядания, или коэффициенту завядания. Остающийся при этом запас влаги в почве часто называют «мертвым запасом», ибо он недоступен растению.

Данному вопросу посвящено много исследований [33, 207, 213, 232, 234—237]. Доказано, что влажность устойчивого завядания не является физической константой, как думали сначала, основываясь на данных Бриггса и Шанца [234, 238], а зависит как от свойств почв, так и от биологических особенностей растений. С увеличением плотности почв влажность устойчивого завядания значительно повышается, особенно в почвах, механический состав которых характеризуется высоким содержанием мелкодисперсной фракции, например в тяжелосуглинистых почвах [207]. О зависимости влажности устойчивого завядания растений от их биологических особенностей свидетельствуют данные табл. 24.

ТАБЛИЦА 24. Влажность устойчивого завядания (в % от сухой массы почвы) для различных растений [207]

Растение	Чернозем обыкновенный тяжелосуглинистый	Подзолистая супесчаная почва	Растение	Чернозем обыкновенный тяжелосуглинистый	Подзолистая супесчаная почва
Огурцы	16,50	3,87	Пшеница	14,20	2,52
Лен	15,16	4,80	Солерос	14,13	3,98

Таким образом, при одних и тех же почвенных условиях предел доступной влаги для разных растений различен, например, у подсолнечника и сходных с ним мезофитов коэффициент завядания соответствует водному потенциалу почвы, равному  $-1,5$  МПа [236], у бирючины  $-7,0$  МПа, у ряда других растений  $-1,5$  МПа [237].

**Влажность разрыва почвенных капилляров и движение влаги.** Доступность почвенной влаги для растений во многом зависит от ее подвижности. По данным [232], эта подвижность при полевой влагоемкости практически не обнаруживается, если

нет испарения и притока воды со стороны. В случае же испарения возникает движение в направлении зоны иссушения. Это имеет важное значение для поглощения почвенной влаги корнями, поскольку последние иссушают почвенные участки при всасывании воды. При этом осуществляется приток влаги к корням из более увлажненных участков почвы. Такой приток к зоне иссушения возможен при содержании влаги в почве, близком к полевой влагоемкости [213].

Однако при иссушении отдельных почвенных участков восстановление влажности наблюдается лишь до определенной степени иссушения, после чего приток воды к иссушенной зоне резко замедляется (практически прекращается). Влажность почвы, при которой наблюдаются подобные явления, условно названа влажностью разрыва почвенных капилляров. При такой влажности почвы нарушается непрерывность водной фазы, появляются разобщенные места скопления влаги. Приток влаги к зоне корневого иссушения, естественно, затрудняется.

#### ОБОБЩАЮЩИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ВОДНЫХ СВОЙСТВ ПОЧВ

Обобщающими показателями водных свойств почв являются водоудерживающая способность, водопроницаемость и водоподъемная способность. В основном они определяются механическим составом почвы, ее структурой, содержанием и качеством гумуса.

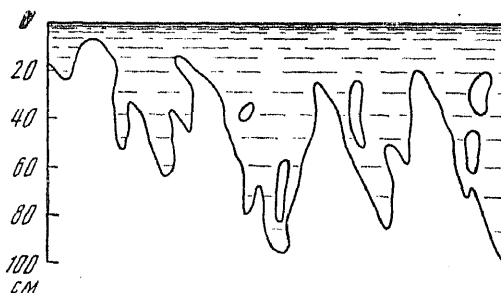
**Водоудерживающая способность.** Является функцией количества воды в почве [238]. При высоком содержании воды водоудерживающая способность низка, а по мере уменьшения этого содержания быстро возрастает.

**Водопроницаемость** — способность почвы пропускать воду, движущуюся под действием силы тяжести. Процесс водопроницаемости делят на впитывание и фильтрацию. Впитывание проявляется при неполном насыщении почвы влагой, т. е. когда поры почвы лишь частично заполнены водой. Оно обусловлено также сорбционными и капиллярными силами. Фильтрация возникает при максимальном насыщении почвы влагой, когда капиллярные, а также некапиллярные пространства заполняются водой и под действием силы тяжести свободная вода стекает сплошным потоком.

Интенсивность впитывания у почв с низкой водопроницаемостью незначительна. Причиной могут быть поверхностные корки, характерные для глинистых и особенно для засоленных почв, плужные подошвы (плужная подошва возникает в результате влияния многократного давления на почву при ее вспашке на одну и ту же глубину, особенно если почва имеет высокое содержание тонкодисперсных фракций), глинистые прослойки, различные другие уплотненные участки почвенного профиля, а также заполнение трещин почвы тонкодисперсными фракциями.



РИС. 23. Неравномерное промачивание почвы, связанное с гетерогенностью сложения почвенного профиля, его механического и химического состава



Водопроницаемость почвы в целом измеряется объемом воды, протекающей через единицу площади поперечного сечения за единицу времени. Н. А. Качинский [216] следующим образом классифицирует проницаемость почв по количеству пропускаемой влаги за час при гидравлическом напоре столба жидкости высотой 5 см и температуре 10°: более 1000 мм воды — провальная водопроницаемость, от 1000 до 500 мм — излишне высокая, от 500 до 100 мм — наилучшая, от 100 до 70 мм — хорошая, от 70 до 30 мм — удовлетворительная и менее 30 мм — неудовлетворительная.

Водопроницаемость по почвенному профилю неравномерна (рис. 23).

Водопроницаемость является агрохимической характеристикой почв, так как она определяет проникновение в почву осадков или поливной воды. Оптимальная водопроницаемость обусловливает формирование запасов доступной растениям воды в почве. Поэтому водопроницаемость является важным критерием при разработке агротехнических мероприятий. Мульчирование почвы (покрытие водопроницаемой прослойкой), внесение органического вещества, формирование зернистой (агрономически ценной) структуры, безотвальная вспашка, действие различных землеробов, а также ходы, сделанные растущими корнями, положительно влияют на поверхностную проницаемость почвы, а следовательно, и на водоснабжение растений.

**Водоподъемная способность.** Имеет немаловажное значение для водного режима почв и для создания в них запасов доступной растениям воды. Обусловлена эта способность капиллярным поднятием грунтовой воды, которая может подтягиваться к корневой зоне в зависимости, конечно от глубины залегания грунтовых вод и строения почвенного профиля.

Водоподъемная способность играет определенную роль в почвообразовании (процессах формирования почвенного профиля, передвижения солей по профилю) и в водном балансе почв. Однако подъем грунтовых вод может вызвать засоление почвы. Это происходит в случае высокой их минерализации. При низком залегании грунтовых вод благодаря капиллярному поднятию может возникнуть переувлажнение почвенной среды и создание анаэробных условий. Как засоление, так и анаэробные

условия отрицательно влияют на плодородие почвы, что необходимо учитывать при орошении посевов.

Итак, водный режим почв определяется совокупностью явлений, обуславливающих поступление влаги в почву, ее передвижение, связывание (удерживание) и потери. Количественно водный режим почв характеризуется водным балансом, который зависит от многих факторов, и прежде всего от атмосферных осадков, глубины залегания грунтовых вод, инфильтрации воды, интенсивности ее испарения и водоудерживающей способности почв, рельефа местности. Водный баланс почв рассматривается как итог, учитывающий начальные и конечные запасы воды в почве, все статьи расхода и притока влаги в почву. Водный баланс разных почв в одинаковых климатических зонах имеет свои отличительные особенности.

**Типы водного режима почв.** Климатические условия существенно влияют на водный баланс почв, численное значение которого прежде всего определяется соотношением величин инфильтраций и испарения воды из почвы. Г. Н. Высоцкий — основоположник учения о типах водного режима [207] — выделяет в зависимости от почвенно-климатических зон такие типы водного режима: промывной, непромывной, периодически промывной и выпотной. При промывном (пермацидном) типе водного режима испарение меньше инфильтрации воды в почву. Вода осадков проникает вплоть до грунтовых вод (например, лесная зона, подзолистые почвы). При непромывном (замкнутом) типе испарение равно инфильтрации. Влага осадков распределяется в верхних горизонтах почвы, она находится как бы в подвешенном состоянии (степная зона, черноземные почвы). При периодически промывном типе чередуется ограниченное промачивание почвенного профиля со сквозным промачиванием. Характерен он для лесостепной зоны (серые лесные, некоторые оподзоленные почвы). Наконец, при выпотном (экссудативном) типе преобладает восходящий ток от грунтовых вод. Влага в почвенном профиле находится в виде поднятой от грунтовых вод капиллярной каймы (капиллярно подпертая влага). Такой тип водного режима обуславливает первичное засоление почв и характерен для засушливой зоны (гидроморфные солончаки, пойменные, плавневые и некоторые другие почвы). Особенности этого типа водного режима следует учитывать при поливах, чтобы не вызвать вторичного засоления поливных почв.

А. А. Роде [214] выделил еще два типа водного режима почв — мерзлотный (криогенный) и ирригационный. Последний определяется числом и нормой поливов.

## ПОГЛОЩЕНИЕ ВОДЫ КОРНЕВЫМИ СИСТЕМАМИ

Водные свойства и водный режим почв определяют поглощение воды корневыми системами и во многих отношениях водный режим растений в целом.

## СТАТИЧЕСКИ И ДИНАМИЧЕСКИ ДОСТУПНАЯ ВОДА

Д. А. Сабинин, анализируя поглотительную деятельность корневой системы, обратил внимание на то, что скорость перемещения воды в почве крайне мала и поэтому исходное содержание воды в местах иссушения восстанавливается очень медленно [238]. Иными словами, почва является средой, где быстро возникают и устойчиво держатся значительные градиенты содержания воды; это происходит благодаря низкой скорости перемещения воды к зонам иссушения. «Чем ниже содержание воды в почве, тем меньше скорость восстановления исходного содержания воды в зоне иссушения, и эта величина опускается до столь малых значений, что скорость отнятия воды из почвы становится ничтожной. В почвах разных типов уже при поглощении с 1 см<sup>2</sup> поверхности 1 мг воды в час достигается такая скорость отнятия воды, когда быстро нарастает иссушение почвы. Поэтому, если интенсивная транспирация воды надземными органами вызывает сильный ток воды в растении, то поглощение воды корнями из почвы остановится, несмотря на наличие в ней значительных запасов воды, удерживаемой с незначительной силой. Статически доступная вода становится недоступной» [238, С. 113].

Имея все сказанное выше в виду, по процентному содержанию всей воды в почве или отдельных ее фракций еще нельзя судить об обеспеченности растений влагой, ибо, как правило, передвижение воды в почве в создаваемые корнями зоны иссушения протекает медленно — даже при наличии больших запасов влаги в почве, и скорость иссушения превышает скорость передвижения воды из более увлажненных участков. Поэтому для поддержания способности корня поглощать воду первостепенное значение приобретает восстановление исходного содержания воды в местах иссушения. О том, какими путями корни находят выход и добывают нужную растению воду, речь пойдет позже.

П. Крамер [13], анализируя данные ряда исследований, также пришел к выводу о том, что судить о доступной или недоступной воде по содержанию разных фракций почвенной влаги и общему ее количеству следует с большой осторожностью, поскольку количество доступной для растений воды зависит от ряда переменных. Так, в любой почве увеличение глубины проникновения корней в почвенный профиль компенсирует низкий уровень содержания воды в основном корнеобитаемом слое или даже в нескольких почвенных горизонтах.

## ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Возможность поглощать воду из почвы обуславливается наличием градиента водного потенциала между почвой и корневой системой, или, как теперь принято говорить, в системе «почва — растение — атмосфера» [13, 133, 239].

Наиболее высокий водный потенциал устанавливается при полной влагоемкости почвы; активность воды при этом приближается к активности чистой воды. В ряде случаев (в легких по механическому составу почвах при их иссушении) водный потенциал почв в основном соответствует матричному потенциалу, так как осмотическое связывание воды незначительно и им можно пренебречь (равно как и другими составляющими), т. е.  $\Psi = \Psi_m$ . Матричный потенциал находится в зависимости от диаметра пор и поверхностного натяжения воды. Следовательно, влияние матричных сил особенно велико в тонких порах. Оно сильно возрастает при подсыхании почвы, когда воду содержат только тонкие поры.

Количество воды, поступающее из почвы в растение, можно выразить следующим уравнением:

$$W_a = A \frac{\Psi_1 - \Psi_2}{\Sigma r},$$

где  $W_a$  — количество воды, поглощаемое корневой системой в единицу времени,  $A$  — обменная поверхность корня, которая представляет собой произведение активной поверхности корней в единице объема почвы и корнеобитаемого объема почвы,  $\Psi_1$  — водный потенциал почвы,  $\Psi_2$  — водный потенциал корня,  $\Sigma r$  — сумма сопротивлений, возникающих на пути транспорта воды в почве и при переходе в клетки корня [205].

При высыхании сопротивление почвы быстро возрастает. Одно время полагали, что при этом оно существенно сказывается на передвижении воды по направлению к корням [230, 239, 240]. Однако, по данным [236, 241] повышенная плотность корней уменьшает путь движения к ним воды, поэтому возрастающее сопротивление может сказаться лишь в ограниченных размерах. Сопротивление почвы оказывается решающим, когда ее водный потенциал приближается к влажности устойчивого завядания.

Следовательно, поступление воды из почвы в растение контролируется двумя группами факторов: во-первых, теми, которые определяют разность водного потенциала в системе почва — растение, и, во-вторых, теми, которые определяют сопротивление почвы (строение почвенного профиля, состав твердой фазы и т. д.) и сопротивление корней (кутинизация, суберинизация клеточных стенок, проницаемость плазматических мембран) водному току из почвенной среды в корневую систему, т. е. поступление воды из почвы в растение определяется разностью водного потенциала между почвой и растением и барьерными факторами, возникающими на пути транспорта [242]. Иными словами, здесь применимы те же самые формулы, которые приведены в главе III:

$$J_w = \Delta \Psi L_p, \text{ или}$$

$$J_w = (\Delta P + \sigma \Delta \pi + \Delta \tau) L_p,$$

где  $J_w$  — скорость водного тока,  $\Psi$  — водный потенциал,  $L_p$  — гидравлическая проводимость (величина, обратная сопротивлению),  $P$  — потенциал давления,  $\pi$  — осмотический потенциал,  $\sigma$  — коэффициент отражения,  $\tau$  — матричный потенциал.

### ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Сопротивление корней и их водный потенциал в значительной степени должны зависеть от скорости восходящего водного тока в растении, связанной с испаряющей деятельностью надземных органов. Вместе с тем, однако, они регулируются физиологическими механизмами самих корней, о чем свидетельствует автоколебательный характер поглощения воды [243—245]. Об автоколебательном характере транспорта воды в растении более подробно речь пойдет в следующей главе. Здесь же мы коснемся лишь вопроса о механизмах поглощения воды корнями. Исключительный интерес для выяснения этого вопроса представляют опыты, проведенные А. П. Петровым [244]. На корневые волоски проростков овса, находившихся в камере с относительной влажностью воздуха около 99%, надевали прямые или кольчатые микропотометры или прикрепляли к поверхности изогнутые очень тонкие капилляры. Ход поглощения воды отсчитывали с помощью микроскопа. Установлено, в частности, что: 1) осмотический потенциал наружного раствора не определяет скорости поглощения воды, так как в водопроводной и дистиллированной воде, в разведенном вдвое и в неразведенном питательном растворе Хогланда — Арнона скорость поглощения воды оказалась одинаковой; 2) скорость поглощения воды не пропорциональна площади контакта волоска с водой; 3) поглощение воды волоском происходит в той зоне волоска, где находится основная масса цитоплазмы; если последняя сосредоточена у основания волоска, то и при полном погружении волоска в потометр сильнее поглощает именно эта зона; 4) поглощение воды снижается с возрастом (длиной) волоска; старые волоски более склонны к выделению воды; 5) зона волоска против центральной вакуоли не поглощает воду, как это показали опыты с кольцевым микропотометром, который можно было укреплять в различных частях волоска; 6) малонат в слабой концентрации ( $1 \cdot 10^{-9}$  М) ускоряет поглощение воды, в концентрации же, подавляющей дыхание ( $1 \cdot 10^{-6}$  М), вызывает сначала кратковременную вспышку поглощения воды, а затем его угнетение с последующей гибелью клетки; другие ингибиторы дыхания — цианид, азид натрия, флюорид — действуют сходно: в слабых концентрациях усиливают, а в более сильных — подавляют поглощение воды; 7) в ходе поглощения наблюдаются примерно двухминутные ритмы.

Эти факты наглядно свидетельствуют о сложной природе процесса поглощения корнем воды. О том же свидетельствует и большая величина температурного коэффициента,  $Q_{10}$ , ско-

рости данного процесса — от 2 до 7 [160, 161, 246]. Выяснение природы этого явления пока что остается делом будущего.

В поглощении воды корневой системой весьма важную, а подчас и решающую роль играют ее быстрый рост и ветвление [203, 238, 247, 248, 249]. Как указывает Д. А. Сабинин [238], благодаря особенности почвы как среды водоснабжения растений — низкой скорости восстановления влажности в местах иссушения — значительные скорости тока воды через растения могут быть обеспечены только за счет роста корней к еще не иссушенным частям почвы. Поэтому решающее значение для функциональной мощности корня как поглощающего воду органа имеет не столько его общая протяженность или поглощающая поверхность, сколько динамичный признак — скорость новообразования и роста новых корней. Корни постоянно находятся в движении, в поисках воды, они сами продвигаются к сосредоточению почвенной влаги благодаря их ростовой реакции — гидротропизму. Н. А. Максимов следующим образом описывает поведение корней в почве: «...вопреки ходячему представлению, корневая система вовсе не неподвижно закреплена в определенном участке почвы, но все время движется в ней вперед и вперёд, словно огромная стая мелких роющих животных, „обсасывающая“ каждую встречную песчинку и „слизывающая“ с нее, если так можно выразиться, те тончайшие пленки воды, которые ее одевают. Таким образом, по крайней мере в более сухой почве не столько вода притекает по почвенным капиллярам к корневым окончаниям, сколько корневые окончания гонятся за водой и ради нее энергично роют почву, не оставляя неиспользованным ни одного кубического ее миллиметра» [235. С. 29].

Многочисленные данные свидетельствуют о том, что площадь активных корней зависит не только от биологических особенностей растительного организма, но и от условий среды, которые влияют на рост корня в целом. К этим условиям относятся влажность и ее изменение в почвенном профиле, запасы и степень рассеянности в почве элементов минерального питания растения, свойства отдельных горизонтов почвенного профиля, механический их состав, кислотность, аэрация, агротехнические приемы обработки почвы и возделывания растения и другие факторы.

Дефицит влаги и элементов минерального питания подавляет образование молодых растущих корней и корневых волосков, снижая тем самым поглощательную способность корневой системы или перемещая ее на отдаленный от основания корня (корневой шейки) участок. Правда, гибель поглощающих корней даже в условиях длительной засухи происходит весьма редко, что объясняется высокой относительной влажностью почвенного воздуха. Последняя значительно снижается лишь при падении влажности почвы ниже гигроскопической, что наблюдается редко, особенно в нижних горизонтах почвы. Однако на глубинах до 10 см в середине дня летом относительная влажность поч-

венного воздуха может снизиться до 96—97%. При этом водный потенциал почвенного воздуха снизится до —4 МПа, что значительно ниже водного потенциала активных корней [204, 229, 250]. В результате происходит их обезвоживание (если вода не поступает к корням из других частей растения), а также суберинизация и снижение поглотительной способности. Все же полной потери поглотительной способности корней даже в таких условиях не происходит: не все клетки подвергаются суберинизации, остаются неопробковевшие клетки [204]. Таким образом, корень обладает очень высокой поглотительной способностью, у однолетних полевых культур вся поверхность корневой системы потенциально способна поглощать воду. Реализация этой способности зависит от почвенных условий, и в первую очередь от влажности [251, 252].

Благодаря гидротропизму и геотропизму корень может изменять интенсивность и направленность своего роста и тем самым углубляться в почву, концентрироваться в наиболее плодородных или увлажненных ее участках, хотя сплошь и рядом основная масса корней большинства полевых культур все же размещается в пахотном и гумусовом слое почвы, не глубже 1—2 м. Дальнейшее углубление корней затруднительно из-за слишком большой плотности и сухости почвы. Н. З. Станков [203], ссылаясь на данные Симбилевской опытной станции, отмечает, что при установившейся 6%-ной влажности почвы в пахотном ее слое при засухе и 50%-ной влажности на глубине 50 см в связи с высокой плотностью почвы корни полевых культур не проникли к слою с относительно высоким запасом воды. Тем не менее водный дефицит, аэрация почвы так или иначе способствуют образованию более мощной корневой системы и проникновению ее в более глубокие слои почвенного профиля. Это подтверждено многими исследованиями как с травянистыми, так и древесными растениями [216, 231, 250, 251, 253]. Но повышенное разрастание корневой системы отрицательно сказывается на приросте надземной массы, биологическом урожае и продуктивности растений в целом. Поэтому достаточное водобеспечение наряду с оптимальным питанием сельскохозяйственных растений необходимо для высокой их продуктивности [254—256]. Обеспеченность растений основными элементами питания и водой — залог оптимального соотношения надземной и подземной массы.

Итак, почва является средой корнеобитания растений, существенно влияющей на поступление воды в растительный организм и на водообмен последнего. Благоприятные водные свойства почвы — важнейшее условие оптимального водного режима растений, а следовательно, залог высокой их продуктивности.

## ТРАНСПОРТ ВОДЫ В РАСТЕНИИ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

### ТРАНСПОРТ ВОДЫ КАК ВАЖНЕЙШАЯ ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ

С поступления в корневую систему, рассмотрением которого мы закончили предыдущую главу, начинается путь воды по растению.

Различают поступление воды в клетку, межклеточный и дальний транспорт, а также восходящий и нисходящий водные токи. При восходящем токе дальний транспорт осуществляется по ксилеме, при нисходящем — по флоэме. С восходящим током переносятся главным образом минеральные соединения (хотя солидную долю составляют и синтезируемые в корне органические вещества, в том числе физиологически высокоактивные), с нисходящим — органические соединения, преимущественно ассимиляты.

Когда заходит речь о транспорте воды в растении, обычно имеют в виду почему-то лишь восходящий ток, хотя значение нисходящего отнюдь не меньше, да и оба эти тока — восходящий и нисходящий — между собой морфологически и функционально взаимосвязаны, образуя единую гидродинамическую систему [9, 257, 258]. Более того, все еще широко распространено представление, согласно которому восходящий водный ток (рассматриваемый в полном отрыве от нисходящего) своим происхождением обязан лишь особым условиям существования наземных растений, вынужденных непрерывно терять воду при транспирации, а для восполнения своего водного запаса — поглощать ее из почвы. Поэтому-то направляется и регулируется восходящий ток главным образом действием внешних факторов, хотя показана возможность передвижения воды в растении при отсутствии градиента водного потенциала между листом и атмосферой [257].

При подобном механистическом объяснении значения восходящего тока полностью игнорируется важнейшая специфическая черта, свойственная всем живым существам и проявляющаяся в непрерывной циркуляции по организму водных растворов. У высших животных и человека подобная циркуляция осуществляется по системам крово- и лимфообращения, отдаленно



напоминающим проводящую систему растений. Эта циркуляция, представляющая собой неотъемлемый атрибут жизни животного и человека [8], имеет место, несмотря на то что условия их существования мало похожи на таковые наземных растений. Циркуляция жидкостей наблюдается далее не только у наземных, но и у погруженных водных растений, для которых водоотдача вряд ли может быть вынужденным чисто физическим актом.

Причину непрерывного движения воды у наземных растений нужно искать, по-видимому, не только и даже не столько в действии внешних факторов, в том числе в присасывающем действии транспирации (хотя эти факторы в совокупности с целым рядом других факторов действительно играют весьма важную роль), сколько во внутренней потребности такого движения. Выше (во введении) мы частично уже касались этого вопроса. Согласно одному из основных положений общей биологии, активное проявление жизнедеятельности возможно только в водной среде, которая к тому же непременно должна быть проточной, т. е. постоянно циркулировать по организму. Живой организм, стало быть, подобен не изолированному водоему со стоячей водой, а проточному водоему, в котором вода все время обменивается. Циркулируя по организму, вода доставляет клеткам субстраты и метаболиты, необходимые для их функционирования, и одновременно удаляет продукты их жизнедеятельности, в том числе токсические отбросы. Именно благодаря такой циркуляции осуществляются взаимосвязи между отдельными частями клеток, между отдельными клетками в пределах ткани, между различными тканями в пределах органа, наконец, между различными органами, и тем самым обеспечивается общая взаимосвязь физиологических процессов, поддержание гомеостаза и функционирование организма как единого целого. Это объединяющая, транспортная функция воды имеет первостепенное значение для жизнедеятельности любого живого организма, в том числе и наземного растения.

Несмотря на очевидность сказанного, многие современные авторы, преимущественно биофизики и физики, продолжают рассматривать транспорт воды в растении чуть ли ни как простое физическое явление, механизм которого заключается в ультрафильтрации и массовом токе под давлением, создаваемым градиентом водного потенциала в системе почва — растение — атмосфера при участии сил сцепления и благодаря непрерывности водной фазы в растении. Само растение выполняет с такой точки зрения всего-навсего роль канала между почвой и атмосферой.

Основываясь на данном представлении, нашедшем отражение в ряде учебников и обзоров [10—13], восходящий водный ток уподобляют пассивному движению по непрерывному градиенту водного потенциала. Полагают, что восходящий ток имеет два концевых двигателя — нижний (корневое давление) и верхний (присасывающее действие транспирации), причем

ведущая роль принадлежит последнему. Роль корневого давления несоизмеримо меньше, да и к тому же оно функционирует только у медленно транспирирующих растений. При интенсивной транспирации вода просто протягивается через корни как пассивные поглощающие поверхности [13]. Никаких промежуточных двигателей восходящего тока в стебле нет, и при движении по нему воды ложе водного тока остается совершенно пассивным, как пассивны трубы наших водопроводов. Живые же клетки, для функционирования которых, собственно говоря, и транспортируется вода, не только не способствуют водному току, но, напротив, лишь оказывают ему сопротивление. Поэтому водный ток направляется в основном в обход живых клеток, по апопласту, где сопротивление, по-видимому, меньше.

Однако имеется уже немало фактов, не укладывающихся в схему транспорта воды в растении как простого физического процесса и даже попросту противоречащих ей. Рассмотрение этих фактов и составит нашу непосредственную задачу. Начнем мы с транспорта воды в корневых системах, поскольку именно при изучении корневого давления многие интересующие нас вопросы получили наиболее полное освещение.

## НАГНЕТАЮЩАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ. КОРНЕВОЕ ДАВЛЕНИЕ

Корень не только поглощает подавляющее количество потребляемой растением воды, но и подает воду в надземные органы. Развиваемое при этом давление называется корневым.

Корневое давление было открыто еще в первой половине XVIII в. и с тех пор довольно интенсивно изучается. Высказан ряд весьма противоречивых гипотез относительно его природы. Диапазон этих гипотез достаточно широк — от объяснений Гэльса и Найта, относящихся соответственно к 1727 и 1801 гг. [259], Л. В. Можяевой и Н. В. Пильщиковой [260—265], Д. Боса [266], А. П. Петрова [244], согласно которым воду нагнетают главным образом живые клетки корня, до сформулированных в конце прошлого столетия представлений, согласно которым живые клетки не принимают активного участия в движении воды через корневые системы или даже препятствуют этому движению [259]. Особенно широкое распространение получила предложенная в 1920-х годах схема Пристли [267, 268], уподобляющая нагнетающую деятельность корня работе осмометра. В наши дни эта схема в несколько модифицированном виде известна как осмотическая концепция экссудации. Она неизменно упоминается во всех учебниках и обзорах. Согласно данной концепции, роль находящегося внутри осмометра концентрированного раствора выполняет ксилемный сок, а роль полупроницаемой перегородки, препятствующей выходу наружу осмотически действующих веществ ксилемного сока, отводится

Эндодерме в совокупности со всеми паренхимными клетками корня. Таким образом, получается, что воду насасывает лишь ксилемный сок, а живые клетки корня передвижению воды только препятствуют [10—13]. Уравнение экссудации представляют себе следующим образом:

$$J_w = L_p (\sigma_i \Pi_i - \sigma_e \Pi_e),$$

где  $J_w$  — объем водного потока,  $\Pi_i$  и  $\Pi_e$  — осмотическое давление ксилемного сока и наружного раствора соответственно,  $L_p$  — гидравлическая проводимость корня,  $\sigma_i$  и  $\sigma_e$  — коэффициенты отражения для растворенных веществ ксилемного сока и наружного раствора соответственно, или  $J_w = L_p \sigma \Delta \Pi$ .

Между тем целый ряд фактов противоречит подобному упрощенному представлению, свидетельствуя о несостоятельности осмотической концепции, активном участии паренхимных клеток в транспорте воды и сложной природе корневого давления. Как будет показано ниже, последнее суммируется из двух принципиально различных по своим свойствам составляющих, пока что условно называемых метаболической (или неосмотической) и осмотической. Уравнение экссудации в таком случае примет вид

$$J_w = L_p \sigma \Delta \Pi + \Phi_w,$$

где  $\Phi_w$  — водный поток, не зависящий от осмотического градиента или

$$J_w = L_p \sigma \Delta \Pi + MC,$$

где  $L_p \sigma \Delta \Pi$  — осмотическая составляющая,  $MC$  — неосмотическая (метаболическая) составляющая.

#### ДОКАЗАТЕЛЬСТВА СУЩЕСТВОВАНИЯ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ

По осмотической концепции, движущая сила экссудации определяется разницей осмотического давления ксилемного сока ( $\Pi_i$ ) и наружного раствора ( $\Pi_e$ ); следовательно, в гипертонических по отношению к ксилемному соку растворах (когда  $\Pi_e > \Pi_i$ ) экссудация невозможна, а при  $\Pi_e = \Pi_i$  она должна прекращаться.

Еще в 1923 г. Д. А. Сабинин предположил, что движущая сила экссудации (т. е. корневое давление) должна равняться осмотическому давлению наружного раствора, останавливающего выделение экссудата. Аналогичная точка зрения вскоре была высказана Н. А. Максимовым [235]. Однако, когда подобные измерения, наконец, были произведены, оказалось, что их результаты не согласуются с осмотической концепцией экссудации, так как экссудация продолжается и в явно гипертонических растворах, останавливаясь лишь тогда, когда  $\Pi_e$  примерно вдвое превышает  $\Pi_i$ . Авторы, обнаружившие подобное явление

[260, 262, 264, 265, 269—273], сделали вывод о существовании метаболической (неосмотической) составляющей (*МС*) корневого давления. *МС* они вычисляли как разницу между  $\Pi_e$  в момент остановки экссудации (обозначим его как  $\Pi'_e$ ) и  $\Pi_i$  и выражали в процентах от  $\Pi'_e$ . Доля *МС* доходила до 70%.

Отметим попутно, что осмотическое давление сока гуттации обычно ниже, чем у наружного раствора [273а].

Однако приверженцы осмотической концепции не признали обоснованности данных о существовании неосмотической составляющей [11, 274—276]. Их возражения сводились в основном к следующему. 1. По всей вероятности, по длине корня существует градиент  $\Pi_i$ . Не исключено, что в непосредственно поглощающей воду зоне  $\Pi_i$  больше, нежели в зоне пенька или корневой шейки, в которых как раз и собирали экссудат авторы цитированных выше работ. 2. Авторы, обнаружившие *МС*, применяли в качестве осмотически действующих агентов (о.д.а.), останавливавших экссудацию (т. е. уравнивавших корневое давление), сахарозу и маннит. Но хорошо известно, что перенесение корня в более концентрированный раствор часто сопровождается обратимым повышением  $\Pi_i$  [238]; следовательно, не исключено, что в момент остановки экссудации  $\Pi'_e = \Pi_i$ , тем более что сахароза и маннит могут проникать в корень.

Нельзя не признать серьезность указанных возражений. Единственная возможность отвести их заключалась в том, чтобы: 1) определить градиент  $\Pi_i$  по длине корня; 2) измерить  $\Pi_i$  в момент погружения корней в гипертонический раствор того о.д.а., в котором затем производится остановка экссудации; 3) использовать для остановки экссудации о.д.а., молекулы которого не проникают в корни (например, полиэтиленгликоль с молекулярной массой свыше 4000); 4) продемонстрировать наличие *МС* при работе не только с целой корневой системой, когда экссудат собирают с пенька, но и с непосредственно поглощающей воду зоной корней.

Результаты опытов, выполненных с 25—45-дневными растениями *Helianthus annuus* L. и 8—9-дневными проростками *Zea mays* L., отвели все перечисленные выше возражения [277—279]. При сборе экссудата в разных зонах корней установлено, что градиент  $\Pi_i$  по длине корня действительно существует, однако он направлен не в ту сторону, как предполагали сторонники осмотической концепции, а в противоположную — в непосредственно поглощающей воду средней части корневой системы  $\Pi_i$  ниже, чем в любой расположенной выше зоне корня. Следовательно, при сборе экссудата с пенька получают даже заниженные величины *МС*. При погружении корней в не останавливавшие экссудацию, а только замедлявшие ее гипертонические растворы полиэтиленгликоля с молекулярной массой от 6000 до 40 000 не отмечалось возрастания  $\Pi_i$ . В опытах как с целыми корневыми системами, так и с интенсивно поглощавшими воду частями корней величина  $\Pi'_e$  неизменно оказывалась значитель-

ТАБЛИЦА 25. Осмотическое давление наружного раствора, останавливающего экссудацию ( $\Pi'_e$ , в кПа), осмотическое давление экссудата ( $\Pi_i$ , в кПа) и метаболическая составляющая корневого давления ( $\Pi'_e - \Pi_i$ ) у *Helianthus annuus* L. и *Zea mays* L. [277]

Объект	$\Pi'_e$	$\Pi_i$	$\Pi'_e - \Pi_i$	
			кПа	% от $\Pi'_e$
Целая корневая система 25—45-дневных растений <i>Helianthus annuus</i> L.	160±8,1	80±5,2	80	50
	160±11,3	70±6,4	90	56
	230±12,6	80±7,1	150	65
	220±9,6	60±7,3	160	73
	130±10,0	70±8,7	60	46
Средняя часть корней 8—9-дневных проростков <i>Zea mays</i> L.	310±5,9	100±3,6	210	68
	140±3,8	80±1,9	60	43
	120±4,7	70±2,4	50	42
	230±2,8	70±2,5	160	70
	220±3,2	80±2,3	140	64

но выше, чем  $\Pi_i$ . В среднем  $MC$  равнялась примерно половине  $\Pi'_e$ . Выборка из полученных данных приведена в табл. 25.

Следует отметить, что в этих опытах  $\Pi_i$  определяли не только непосредственно перед остановкой экссудации, но и после ее остановки и последующего переноса корней из раствора полиэтиленгликоля снова на воду, когда экссудация возобновлялась: в этом случае  $\Pi_i$ , как правило, оказывалось ниже, чем до остановки экссудации, что опять-таки не в пользу сторонников осмотической концепции.

#### ОСОБЕННОСТИ МЕТАБОЛИЧЕСКОЙ СОСТАВЛЯЮЩЕЙ И РОЛЬ ЖИВЫХ КЛЕТОК

Таким образом, возражения сторонников осмотической концепции как будто были отведены и факт существования метаболической (неосмотической) составляющей подтвержден. Последняя оказалась весьма чувствительной к действию ряда метаболических регуляторов и к агентам, влияющим на структурную целостность мембран [260, 262, 264, 269, 271, 272, 277—286]. Так, цианистый калий подавляет, а аденин, напротив, увеличивает  $MC$ ; 2,4-дихлорфеноксиуксусная кислота в слабых концентрациях увеличивает, а в более сильных подавляет  $MC$ .

На рис. 24 приведены результаты опытов, поставленных с целыми корневыми системами 30—40-дневных растений *Helianthus annuus* L. Прежде всего выяснилось, что  $MC$  энергезависима, ибо 2,4-динитрофенол (ДНФ) сильно уменьшал ее. При действии пипольфена — анестетика, вытесняющего ионы кальция и

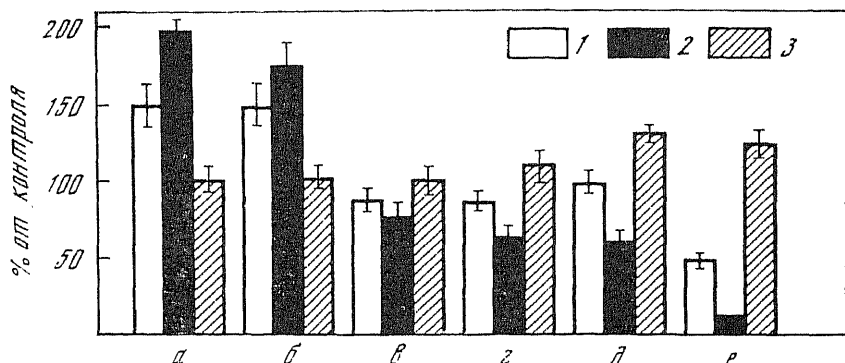


РИС. 24. Влияние  $\text{CaCl}_2$  ( $1 \cdot 10^{-3}$  М, а), ацетилхолина ( $1 \cdot 10^{-3}$  М, б), ЭДТА ( $7 \cdot 10^{-3}$  М, в), *d*-тубокурарина ( $1,5 \cdot 10^{-4}$  М, г), ДНФ ( $5 \cdot 10^{-4}$  М, д), пипольфена ( $4 \cdot 10^{-4}$  М, е) на корневое давление (1), его метаболическую составляющую (2) и осмотическое давление экссудата ксилемного сока (3) у отделенной корневой системы *Helianthus annuus* L. В качестве контроля служила вода [277]

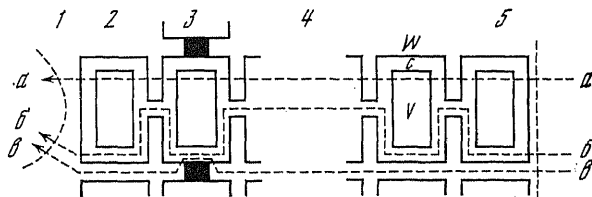


РИС. 25. Возможные пути радиального тока воды в корне [287]

а — трансвакуолярный (трансмембранный); б — симпластный; в — апопластный пути; w — клеточная стенка; с — цитоплазма; v — вакуоль; 1 — сосуд; 2 — перичикл; 3 — эндодерма; 4 — кора; 5 — эпидермис

«разжижающего» липидную фазу мембран, *МС* исчезала полностью. При выдерживании корней в растворе ЭДТА, который избирательно связывает кальций и другие двухвалентные катионы, величина *МС* уменьшалась. Хлористый кальций, стабилизирующий клеточные мембраны и являющийся в этом отношении антагонистом пипольфена, оказал отчетливо выраженный положительный эффект. Несколько неожиданным оказалось действие *d*-тубокурарина (препарат, расслабляющий мышцы и лишающий животных способности к движению) и его антагониста — ацетилхолина (медиатор нервного возбуждения, образующийся в окончаниях двигательных нервов у животных): первый снижал, а второй, напротив, сильно увеличивал *МС* [277, 279].

Чувствительность *МС* к ацетилхолину и *d*-тубокурарину согласуется с результатами экспериментов, в которых установлено, что: 1) камфора (стимулятор сердечных сокращений) значительно увеличивает *МС* [262], 2) экссудация чувствительна к цитохалазину Б и колхицину — специфическим ингибиторам со-

кратительных белков [281—286]. Эти факты, к которым мы еще вернемся, делают весьма вероятным участие двигательных и сенсорных систем клеток в транспорте воды по растению.

При рассмотрении данных рис. 24 обращает на себя внимание одинаковая направленность индуцированных примененными воздействиями изменений суммарного корневого давления ( $\Pi_e$ ) и метаболической составляющей ( $MC$ ), тогда как  $\Pi_i$  может изменяться в противоположном направлении. Подобные корреляции послужили основанием придавать  $MC$  ведущую или даже исключительную роль в создании корневого давления [262].

Приведенные результаты недвусмысленно свидетельствуют об активном участии живых (т. е. паренхимных) клеток в создании корневого давления. Но если транспорт воды в корне связан с участием живых клеток, то вода, очевидно, должна передвигаться именно через эти клетки, а не только по апопласту. Как известно, возможны три пути радиального транспорта воды в корне: апопластный, трансвакуолярный (или трансмембранный) и симпластный (рис. 25). Вполне возможно, что в движении воды принимают участие все три названных пути, причем доля каждого из них меняется в зависимости от условий. Данные последнего времени, однако, определенно указывают на то, что в отделенной корневой системе (как раз и являющейся объектом изучения природы корневого давления) вода движется главным образом по живым клеткам, причем преимущественно по симпласту [80, 133, 135, 271, 287—289].

#### КАКИМ ОБРАЗОМ ПАРЕНХИМНЫЕ КЛЕТКИ УЧАСТВУЮТ В НАГНЕТАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРНЯ?

Вместе с тем это и вопрос о том, что представляет собой метаболическая составляющая корневого давления.

Энергозависимость, чувствительность к ряду метаболических ингибиторов и стимуляторов, зависимость от структурной целостности мембран (о чем только что шла речь) уже свидетельствуют о достаточно сложной природе  $MC$ .

Дальнейшую информацию можно получить, определив величину  $Q_{10}$  скорости экссудации при функционировании  $MC$ . Соответствующие данные приведены в табл. 26, из которых нетрудно заметить, что после воздействия ДНФ, цитохалазином Б (специфический блокатор актомиозинподобных белков, разрушающий микрофиламенты) или колхицином (специфический блокатор турбулинодинеиновых белков, разрушающий микротрубочки), т. е. при нарушении энергоснабжения и функционирования сократительных белков, экссудация не прекращается, хотя и замедляется; однако  $Q_{10}$  ее скорости снижается с 3 почти до 1. Столь сильное снижение величины  $Q_{10}$  скорости экссудации, свидетельствующее о коренном изменении ее механизма, как раз и может быть связано с выпадением чувствительной к данным химическим агентам  $MC$  [281]. Очевидно, что при на-

ТАБЛИЦА 26. Влияние химических агентов на скорость и температурный коэффициент ( $Q_{10}$ ) экссудации корней 6—8-дневных проростков *Zea mays* L. [281]

Вариант	$J_v$ , мкл·ч <sup>-1</sup>	$Q_{10}$
Контроль	1,3±0,1	3,1
ДНФ, 2,5·10 <sup>-4</sup> М, 1 ч	0,7±0,2	1,0
Цитохалазин Б, 1·10 <sup>-6</sup> М, 2 ч	0,8±0,1	1,1
Колхицин, 1·10 <sup>-3</sup> М, 2 ч	0,3±0,1	1,2

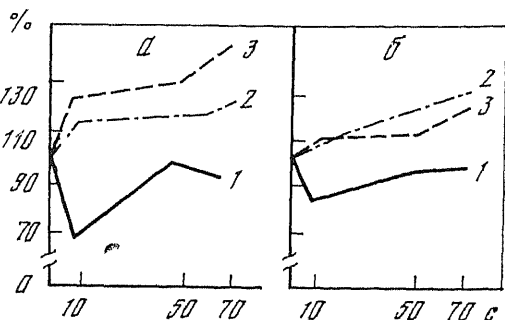
рушении энергоснабжения и внутриклеточного сократительного аппарата экссудация продолжается лишь за счет одной осмотической составляющей, определяющейся, судя по близкой к единице величине  $Q_{10}$ , относительно простыми, преимущественно физическими процессами. При функционировании же одновременно и осмотической, и метаболической составляющих  $Q_{10}$  равен примерно 3. Поскольку эта величина суммируется из двух, у одной из которых  $Q_{10}$  близок к 1, можно полагать, что  $MC$  имеет  $Q_{10}$  значительно больше 3 (так оно и есть, как мы увидим дальше). Стало быть,  $MC$  действительно имеет достаточно сложную природу и связана, вероятно, с процессами цепного характера.

Согласно предположению Л. В. Можяевой и Н. В. Пильшиковой [260], процесс транспорта воды в корне состоит из двух последовательных фаз: поступления воды в клетки (фаза расслабления) и выталкивания воды в направлении сосудов ксилемы (фаза сокращения). Экскреция воды приводит к уменьшению водного потенциала клеток, создавая тем самым предпосылку для поглощения следующей порции воды, т. е. транспорт воды в корне обнаруживает импульсную ритмичность. При этом показано, что чередование выделения экссудата и поглощения воды сопровождается сокращением и расслаблением паренхимных клеток коры и центрального цилиндра: максимуму выделения экссудата соответствует сокращение, минимуму — расслабление клеток [260, 261]. Для того чтобы вызвать упомянутые изменения в масштабах, доступных для измерения, использовали специальный прием — резкую смену температуры в зоне корней (например, с 20 до 35° или с 15 до 30°). На рис. 26 показаны изменения площади поперечного сечения корня 3-дневного проростка кукурузы при подобной смене температур, влияние ДНФ и парахлормеркурибензоата (ПХМБ подавляет активность тиоловых ферментов, в том числе АТФазную активность сократительных белков) на этот процесс. В норме вслед за резкой сменой температуры наступал выброс экссудата, сопровождавшийся сокращением корня, особенно коры. В присутствии ДНФ и ПХМБ не было ни выброса экссудата, ни сокращения корня.



РИС. 26. Изменения площади поперечного сечения корня *Zea mays* L. при резкой смене температуры [261]

а — кора;  
б — центральный цилиндр;  
1 — контроль (вода),  
2 — ДНФ,  
3 — ПХМВ



Следовательно, при выпадении *МС* ритмичность деятельности корня нарушалась.

Из корней *Cucurbita Pepo* и *Helianthus annuus* выделены актомиозинподобный и актиноподобный белки [263, 277, 290—292], с которыми непосредственно и связаны сокращения клеток.

Итак, транспорт воды в корневой системе носит автоколебательный характер, о чем уже упоминалось в последнем разделе предыдущей главы. Сравнительно недавно опубликованы данные об автоколебаниях гидравлической проводимости клеток корня [293], имеющих, очевидно, самое прямое отношение к автоколебаниям водопоглощения и водоотдачи этого органа.

Для выяснения природы автоколебаний водообмена и их функционального значения испытано действие ряда химических агентов на кинетику всасывающей и нагнетающей деятельности корня [284].

Автоколебания физиологической деятельности корневой системы известны давно [161, 294—296 и др.]. Однако раньше сообщали о колебаниях со значительно более продолжительным периодом (вплоть до суток). У нас же речь идет об автоколебаниях с коротким периодом (2—3 мин). Именно подобные, короткопериодные автоколебания и могут быть составной частью непосредственного механизма транспорта воды. Данные об импульсном характере переноса воды в корне подтверждаются в ряде работ [243—245], а короткопериодным автоколебаниям уделяют в современной биологии все большее внимание.

#### АВТОКОЛЕБАТЕЛЬНЫЙ ХАРАКТЕР ВСАСЫВАЮЩЕЙ И НАГНЕТАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРНЯ

Опыты проводили с корнями 6—8-дневных проростков кукурузы (*Zea mays* L.) [284]. Поглощение воды и экссудацию клеточного сока измеряли у одного и того же корня одновременно в специально сконструированном устройстве, состоявшем из потометра и двух манометров аппарата Варбурга. Последние были герметично соединены с потометром. Верхнюю часть корня вставляли в манометр и тщательно заклеивали смесью парафи-

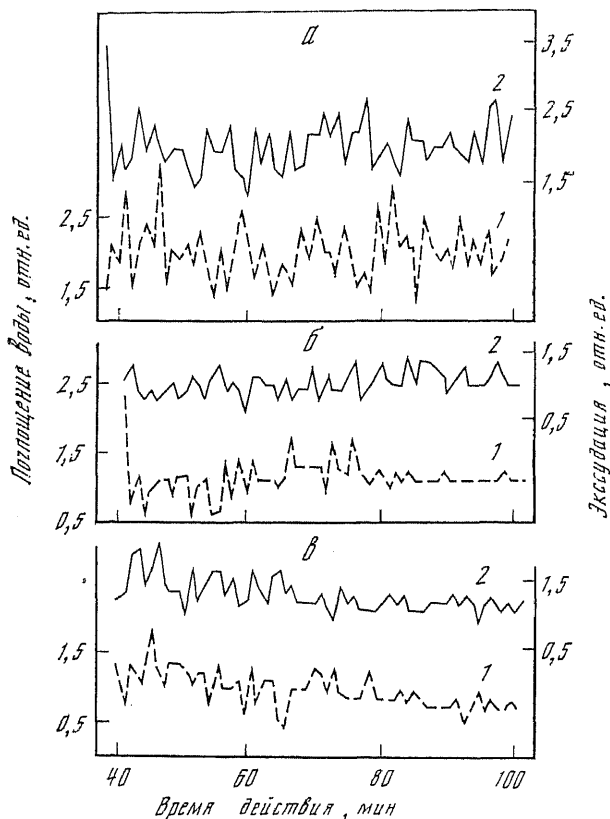


РИС. 27. Влияние ДНФ и карбонилцианид-3-хлорфенилгидразона (СССР) на кинетику поглощения воды и экссудации киселемного сока у отделенных корней проростков *Zea mays* L. [284]

а — контроль (вода); б —  $2,5 \cdot 10^{-4}$  М ДНФ; в —  $6 \cdot 10^{-6}$  М СССР; 1 — поглощение воды, 2 — экссудация киселемного сока. Стандартная ошибка составляет в среднем 20 %

на и канифоли (1 : 1); нижнюю часть погружали в заполненный соответствующим раствором (в контроле — отстоявшейся водопроводной водой) потометр, который соединяли со вторым манометром. О скорости поглощения воды и выделения экссудата судили по смещению менисков в манометрах, показания которых снимали через 1 мин. Часть полученных данных представлена на рис. 27—29.

Из хода кривых нетрудно заметить, что в норме как экссудация киселемного сока, так и поглощение корнем воды обнаруживают автоколебания с периодом около 3 мин, причем ритмы поступления воды чередуются с ритмами выделения экссудата; иными словами, поступление воды и выделение экссудата в известной мере находятся в противофазе. Под влиянием химических агентов, подавляющих МС корневого давления, автоколебания

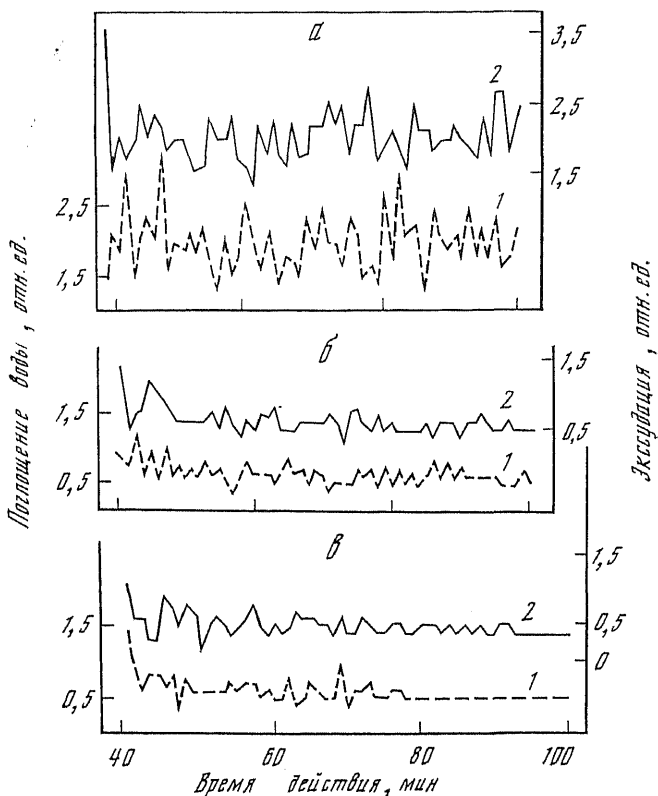


РИС. 28. Влияние цитохалазина Б и колхицина на кинетику поглощения воды и экссудации клеточного сока у отделенных корней проростков *Zea mays* L. [284]

*а* — контроль (вода); *б* —  $1 \cdot 10^{-6}$  М цитохалазин Б; *в* —  $1 \cdot 10^{-3}$  М колхицин; 1 — поглощение воды, 2 — экссудация клеточного сока. Стандартная ошибка составляет в среднем 20 %

постепенно затухают: их амплитуда уменьшается, период увеличивается, асинхронность сменяется синхронностью. При этом величина  $Q_{10}$  как поглощения, так и экссудации снижается с 3 до 1; следовательно, остается одна осмотическая составляющая корневого давления, которая, по-видимому, с автоколебаниями не связана. Подобную картину мы наблюдали при действии ДНФ и карбонилцианид-3-хлорфенилгидразона (*СССР*), нарушающих энергетический обмен; цитохалазина Б, колхицина и парахлормеркурибензоата натрия, блокирующих работу сократительных белков; пипольфена и абсцисовой кислоты, нарушающих структурную целостность и проницаемость мембран. О нарушении абсцисовой кислотой гидравлической проводимости корней и прежде всего клеток эндодермы сообщалось в работах [297—299].

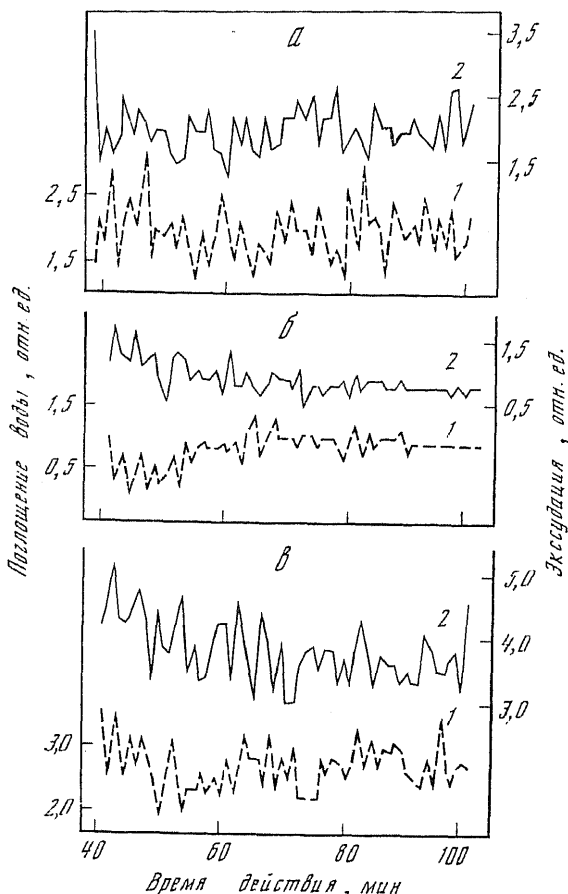


РИС. 29. Влияние пипольфена и  $\text{CaCl}_2$  на кинетику поглощения воды и экссудации киселемного сока у отделенных корней проростков *Zea mays* L. [284] а — контроль (вода); б —  $1 \cdot 10^{-3}$  М пипольфен; в —  $1 \cdot 10^{-3}$  М  $\text{CaCl}_2$ ; 1 — поглощение воды, 2 — экссудация киселемного сока. Стандартная ошибка составляет в среднем 20 %

Из всех испытанных нами агентов лишь хлористый кальций, стабилизирующий мембраны, активирующий актомиозинподобные белки и увеличивающий МС корневого давления, даже несколько усиливал автоколебания, сохраняя их противофазность. Ранее было показано, что кальций играет весьма существенную роль во внутриклеточном энергетическом обмене: он способствует повышению уровня этого обмена, улучшая энергетический баланс при дыхании, и вместе с тем стимулирует процессы трансформации освобождаемой при окислении энергии в физиологическую работу [300]. Кальций активно участвует в передаче возбуждения у растений [301]. Принимая все сказанное

во внимание, отмеченное действие  $\text{CaCl}_2$  на кинетику водообмена корней не должно вызывать удивления.

На рис. 27—29 приведены наиболее типичные для каждой группы испытанных агентов усредненные кривые, отражающие влияние ДНФ, СССР, цитохалазина Б, колхицина, пипольфена и хлористого кальция на кинетику поглощения воды и экссудации.

Данные по кинетике всасывающей и нагнетающей деятельности отделенной корневой системы подтверждают обоснованность предположений о двухфазности транспорта воды в корне, о движении воды преимущественно по живым клеткам, о ведущей роли *МС* корневого давления в водообмене корня и о связи короткопериодных автоколебаний водного обмена корня с функционированием именно этой составляющей.

### ОПЫТЫ С «РУКАВЧИКАМИ»

Удобной моделью для изучения природы корневого давления и транспорта воды в корне оказались «рукавчики» — корни проростков *Zea mays* L., лишенные центрального цилиндра. При удалении последнего разрыв происходит по клеткам эндодермы. Стало быть, «рукавчик» состоит из эпидермиса, клеток коры, остатков стенок разорванной эндодермы и образовавшейся после удаления центрального цилиндра продолговатой пустой полости. Если «рукавчик» вертикально фиксировать в воде таким образом, чтобы его верхняя часть находилась над водной поверхностью, в эту полость начинает секретироваться жидкость. Экссудация возникает, несмотря на отсутствие в данной полости какого-либо раствора, т. е. в условиях, исключающих возможность работы корня подобно осмометру. Поэтому можно полагать, что на первых порах поступление в «рукавчик» воды осуществляется за счет одной метаболической составляющей; осмотическая же составляющая включается в транспортные процессы постепенно, по мере заполнения полости «рукавчика» экссудатом.

Очевидно, что сопоставление ряда параметров экссудации «рукавчиков» в самый начальный ее период с аналогичными параметрами экссудации целых корней и особенно сопоставление влияния различных метаболических ингибиторов и стимуляторов на экссудацию «рукавчиков» и целых корней может прояснить роль паренхимных клеток, осмотической и метаболической составляющих корневого давления в нагнетающей деятельности корня.

«Рукавчики» особенно удобны в данном случае, поскольку к ним, как полагают [136], неприменима так называемая гипотеза «асимметричной двойной мембраны», авторы которой не признают существования метаболической составляющей корневого давления [11, 302].

«Рукавчики» удобны также еще и потому, что в них отсут-

ствуется центральный цилиндр с его предполагаемыми апопластными каналами, функционированием которых некоторые авторы пытаются объяснить чуть ли не весь механизм корневого давления [303].

Опыты [285, 286] проводили с 5-дневными проростками *Zea mays* L. Корни разрезали поперек на две части. Использовали нижнюю половину длиной 5—6 см. Хотя наблюдения велись на протяжении 2 ч, основное внимание было сконцентрировано на самом начальном периоде, когда у «рукавчиков» только-только успевает собраться экссудат в количестве, достаточном для измерения интенсивности его выделения и осмотического давления; последнее определяли на микроосмометре. Этот период составлял 20 мин, считая от момента погружения «рукавчика» в воду. Именно об этом периоде и пойдет ниже речь.

Оказалось (табл. 27), что интенсивность экссудации у «рукавчиков» более чем вдвое превышает таковую целых корней.

ТАБЛИЦА 27. Интенсивность ( $J_w$ ) и температурный коэффициент ( $Q_{10}$ ) экссудации киселемного сока, осмотическое давление экссудата ( $\Pi_i$ ), гидравлическая проводимость ( $L_p$ ) у «рукавчиков» и целых корней 5-дневных проростков *Zea mays* L. [285] (экспозиция 20 мин)

Объект	$J_w$ , мкл · ч <sup>-1</sup> · см <sup>-2</sup>	$\Pi_i$ , МПа	$L_p$ , мкл · ч <sup>-1</sup> · см <sup>-2</sup> · МПа <sup>-1</sup>	$Q_{10}$
Целые корни	2,0±0,2	0,21±0,01	8,9±0,8	3,2±0,2
«Рукавчики»	4,3±0,3	0,06±0,01	9,6±1,0	5,0±0,3

$Q_{10}$  скорости экссудации «рукавчиков» (в пределах 20—30°) около 5, тогда как целых корней — около 3. Столь существенное возрастание  $Q_{10}$  дает основание полагать, что в экссудации «рукавчиков» метаболические процессы играют явно более значительную роль, чем у целых корней. Это и не удивительно, если исходить из того, что экссудация «рукавчиков» происходит в основном (а в самый начальный период — даже исключительно) за счет метаболической составляющей. По-видимому,  $Q_{10}$  скорости экссудации за счет метаболической составляющей как раз и близок к 5. Поскольку же у целых корней одновременно функционируют обе составляющие — метаболическая и осмотическая, а  $Q_{10}$  последней близок к 1, средняя величина  $Q_{10}$  скорости экссудации целых корней и оказывается около 3, о чем уже упоминалось выше.

Весьма примечательно, что вдвое повышенная экссудация у «рукавчиков» наблюдается на фоне более чем втрое сниженного по сравнению с целыми корнями осмотического давления экссудата и почти одинаковой гидравлической проводимости (последнюю измеряли с помощью камеры давления [304]), что явно не укладывается в рамки осмотической концепции.

Опыты с применением метаболических ингибиторов и стимуляторов выявили следующее (табл. 28, 29).

1. Нарушение энергоснабжения путем ослабления сопряжения окисления с фосфорилированием под влиянием ДНФ, блокирование работы сократительных белков (актомиозинподобных — цитохалазином Б, тубулинодинеиновых — колхицином)

ТАБЛИЦА 28. Влияние химических агентов на интенсивность экссудации ксилемного сока ( $J_w$ ) и ее температурный коэффициент ( $Q_{10}$ ), осмотическое давление экссудата ( $\Pi_i$ ), гидравлическую проводимость ( $L_p$ ) у «рукавчиков» и целых корней 5-дневных проростков *Zea mays* L. [285] (экспозиция 20 мин)

Вариант	Целые корни			
	$J_w$	$\Pi_i$	$L_p$	$Q_{10}$
ДНФ, $2,5 \cdot 10^{-4}$ М	$0,5 \pm 1$	$0,33 \pm 0,02$	$19,5 \pm 2,0$	$1,0 \pm 0,1$
	25	157	216	31
Цитохалазин Б, $1 \cdot 10^{-6}$ М	$1,2 \pm 0,1$	$0,38 \pm 0,02$	$24,0 \pm 2,3$	$1,3 \pm 0,1$
	60	181	266	40
Колхицин, $1 \cdot 10^{-3}$ М	$1,0 \pm 0,1$	$0,27 \pm 0,02$	$22,0 \pm 2,0$	$1,2 \pm 0,1$
	50	130	244	37
CaCl <sub>2</sub> , $1 \cdot 10^{-3}$ М	$2,4 \pm 0,2$	$0,22 \pm 0,02$	$8,0 \pm 0,6$	$3,3 \pm 0,2$
	120	105	88	103
ИУК, $1 \cdot 10^{-7}$ М	$3,4 \pm 0,2$	$0,15 \pm 0,01$	$3,2 \pm 0,3$	$3,6 \pm 0,2$
	170	71	29	112
Аденин, $1 \cdot 10^{-4}$ М	$3,1 \pm 0,2$	$0,13 \pm 0,02$	$8,2 \pm 0,4$	$3,3 \pm 0,1$
	155	62	90	103

р ант	«Рукавчики»			
	$J_w$	$\Pi_i$	$L_p$	$Q_{10}$
ДНФ, $2,5 \cdot 10^{-4}$ М	$0,2 \pm 0,0$	$0,25 \pm 0,02$	$21,0 \pm 1,8$	$1,1 \pm 0,1$
	5	416	210	22
Цитохалазин Б, $1 \cdot 10^{-6}$ М	$1,7 \pm 0,2$	$0,32 \pm 0,02$	$34,0 \pm 3,4$	$1,2 \pm 0,1$
	40	533	340	24
Колхицин, $1 \cdot 10^{-3}$ М	$1,2 \pm 0,1$	$0,10 \pm 0,01$	$26,0 \pm 3,1$	$1,2 \pm 0,1$
	28	166	260	24
CaCl <sub>2</sub> , $1 \cdot 10^{-3}$ М	$5,0 \pm 0,3$	$0,05 \pm 0,01$	$10,0 \pm 0,2$	$5,3 \pm 0,2$
	116	83	100	106
ИУК, $1 \cdot 10^{-7}$ М	$7,3 \pm 0,4$	$0,04 \pm 0,01$	$2,4 \pm 0,2$	$5,8 \pm 0,2$
	170	67	24	116
Аденин, $1 \cdot 10^{-4}$ М	$7,2 \pm 0,3$	$0,03 \pm 0,01$	$8,0 \pm 0,6$	$5,4 \pm 0,2$
	167	50	80	108

Примечание.  $J_w$  — мкл · ч<sup>-1</sup> · см<sup>-2</sup>,  $\Pi_i$  — МПа,  $L_p$  — мкл · ч<sup>-1</sup> · см<sup>-2</sup> · МПа<sup>-1</sup>. В знаменателе указаны соответствующие величины в % от контроля.

ТАБЛИЦА 29. Влияние ацетилхолина на интенсивность экссудации киселевого сока ( $J_w$ ) и ее температурный коэффициент ( $Q_{10}$ ), осмотическое давление экссудата ( $\Pi_i$ ), гидравлическую проводимость ( $L_p$ ) у «рукавчиков» и целых корней 5-дневных проростков *Zea mays* L. [286] (экспозиция 20 мин)

Вариант	Целые корни			
	$J_w$	$\Pi_i$	$L_p$	$Q_{10}$
Контроль (вода)	$1,8 \pm 0,4$	$0,22 \pm 0,01$	$12,0 \pm 1,0$	$2,4 \pm 0,3$
	100	100	100	100
Ацетилхолин, $5 \cdot 10^{-5}$ М	$3,1 \pm 0,3$	$0,21 \pm 0,00$	$12,6 \pm 0,8$	$2,9 \pm 0,2$
	169	92	104	121

Вариант	«Рукавчики»			
	$J_w$	$\Pi_i$	$L_p$	$Q_{10}$
Контроль (вода)	$4,3 \pm 0,3$	$0,06 \pm 0,00$	$13,0 \pm 1,0$	$4,4 \pm 0,2$
	100	100	100	100
Ацетилхолин, $5 \cdot 10^{-5}$ М	$7,2 \pm 0,4$	$0,05 \pm 0,00$	$12,3 \pm 0,9$	$5,6 \pm 0,3$
	167	96	95	127

Примечание.  $J_w$  — мкл·ч<sup>-1</sup>·см<sup>-2</sup>,  $\Pi_i$  — МПа,  $L_p$  — мкл·ч<sup>-1</sup>·см<sup>-2</sup>·МПа<sup>-1</sup>. В знаменателе указаны соответствующие величины в % от контроля.

тормозит экссудацию и снижает  $Q_{10}$  ее скорости у «рукавчиков» в значительно большей степени, чем у целых корней; величина  $Q_{10}$  скорости экссудации при этом как у «рукавчиков», так и у целых корней падает до 1.

2. При воздействии упомянутых химических агентов экссудация тормозится на фоне возрастания как осмотического давления экссудата, так и гидравлической проводимости, причем диспропорция между скоростью экссудации, с одной стороны, осмотическим давлением экссудата и гидравлической проводимостью — с другой, значительно сильнее выражена у «рукавчиков», чем у целых корней. Стало быть, экссудация тормозится при таких условиях, когда согласно осмотической концепции она должна была бы возрасть.

Увеличение осмотического давления экссудата в данных опытах следует рассматривать, по всей видимости, как результат обусловленного токсическим действием ингибитора уменьшения способности паренхимных клеток корня удерживать растворенные вещества, которые усиленно выделяются в сосуды киселемы. Подобное явление отмечено, например, при водном дефиците [98, 305]. Возрастание гидравлической проводимости может быть следствием вызванного примененными ингибиторами повреждения мембран.

3. ИУК,  $\text{CaCl}_2$ , аденин, ацетилхолин стимулируют экссудацию и увеличивают  $Q_{10}$  ее скорости как у «рукавчиков», так и у целых корней. При этом, однако, осмотическое давление экссудата большей частью снижается, а гидравлическая проводимость



остаётся почти неизменной или даже (особенно при воздействии ИУК) уменьшается. Снижение водопроницаемости под влиянием ИУК не должно вызывать удивления: на смену прежней точке зрения, согласно которой ИУК индуцирует увеличение проницаемости [230], пришла прямо ей противоположная [306]. Что же касается ацетилхолина, уже упоминавшегося выше в связи с его стимулирующим действием на метаболическую составляющую корневого давления, то присутствие этого медиатора нервного возбуждения животных показано и в растениях [244, 307].

Таким образом, при действии метаболических стимуляторов — ИУК,  $\text{CaCl}_2$ , аденина, ацетилхолина — экссудация интенсифицируется при таких условиях, когда, согласно осмотической концепции, она должна была бы не усиливаться, а наоборот, замедляться.

Опыты с «рукавичками» ясно продемонстрировали: 1) непосредственное участие паренхимных клеток в создании корневого давления и реальность его метаболической составляющей, 2) сложную природу метаболической составляющей, 3) особенно тесную зависимость функционирования метаболической составляющей от энергоснабжения, внутриклеточного сократительного аппарата, целостности клеточных мембран.

Роль сократительных белков в регулировании транспорта воды заслуживает особого внимания, особенно в аспекте всеобщего распространения этих белков цитоскелета. Вероятно, их функционирование связано с короткопериодными автоколебаниями транспорта воды, включая ритмические микроколебания потенциала давления паренхимных клеток, т. е. их пульсации, или же попеременное открывание и закрывание специальных каналов в симпласте. Согласно [266, 308], восходящий водный ток в растениях невозможен без пульсаций паренхимных клеток (речь идет, разумеется, о микропульсациях). О сокращении клеток при выделении из них воды свидетельствовали приведенные выше данные [261].

В настоящее время большое внимание уделяется обратимому открыванию и закрыванию каналов в плазмодесмах, модификациям конформационного состояния каналов при изучении межклеточных контактов, регуляции транспорта воды и ионов [309, 310]. В данном случае уместно напомнить, что выше (см. главу III) при анализе данных, полученных при изучении клеточного водообмена, авторы пришли к выводу: создается впечатление, что в клеточных мембранах существует «заслонка», которая регулирует ток воды в клетку и из нее.

#### РОЛЬ КЛЕТОЧНОЙ ПОЛЯРНОСТИ В ВОЗНИКНОВЕНИИ И ПОДДЕРЖАНИИ ОДНОСТОРОННЕГО ВОДНОГО ТОКА

Возникновение и поддержание одностороннего водного тока при сокращении паренхимных клеток или обратимом открывании и закрывании плазмодесм возможны лишь при наличии по-

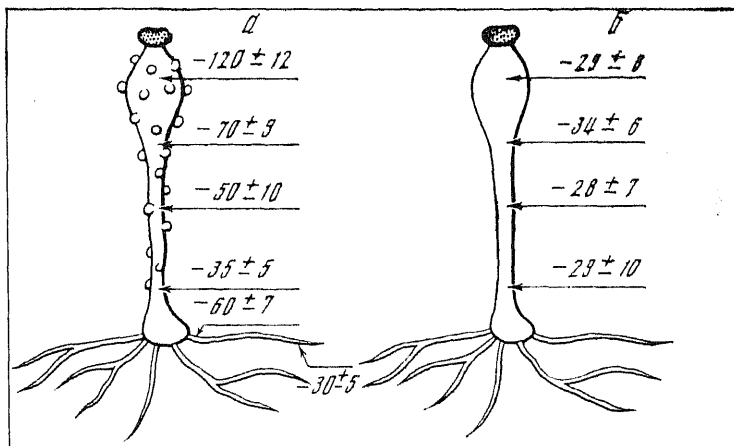


РИС. 30. Взаимосвязь между гуттацией и градиентом мембранного потенциала (в мВ) у клетки *Pilobolus umbonatus* Buller [282]  
 а — контроль, б — действие серного эфира или хлороформа (10 мин)

лярности как отдельных клеток, так и всего симпласта в целом. Необходимость полярности, выражающейся в местных различиях проницаемости и характера обмена веществ, для транспорта воды в корне (даже если рассматривать его как осмотический процесс) подчеркивал Д. А. Сабинин [238, 248]. В современной литературе проблеме клеточной полярности уделяется много внимания [311—318].

В экспериментах с муковым грибом *Pilobolus umbonatus* Buller действительно выявлена взаимосвязь между электрической поляризованностью клетки и односторонним водным током. *Pilobolus* известен обильной гуттацией. Своими гифами, погруженными во влажный субстрат, он поглощает воду, а через гигантскую клетку, из которой в основном и состоит его тело, секретирует воду в виде многочисленных капель. Измерения, проведенные с помощью микроэлектродной техники [282, 319, 320], показали, что в клетке *Pilobolus* имеется отчетливо выраженный апикально-базальный градиент мембранного потенциала, причем движение воды осуществляется в направлении возрастания этого потенциала. Интенсивность гуттации положительно коррелирует с величиной указанного градиента. При воздействии анестетиков (паров серного эфира или хлороформа) одновременно исчезают и гуттация, и градиент мембранного потенциала (рис. 30).

Упоминание об активной роли паренхимных клеток в создании корневого давления иногда ассоциируется с активным транспортом воды, т. е. транспортом против градиента водного потенциала. У нас нет оснований проводить подобную аналогию. Сокращение клеток или закрывание плазмодесм должно быть

связано с увеличением потенциала давления, а следовательно, с увеличением водного потенциала (поскольку потенциал давления — величина положительная), увеличением до такой степени, что водный потенциал превращается из величины отрицательной в положительную, что и приводит к выделению воды из клеток. Стало быть, вода выделяется в направлении уменьшения водного потенциала, т. е. по его градиенту, а не против. Таким образом, при участии автоколебаний и клеточной полярности создаются локальные градиенты водного потенциала, направляется и регулируется водный ток.

Вопрос об энтодермальном скачке водного потенциала [281, 282] пока что остается дискуссионным.

### О ДВУХ СОСТАВЛЯЮЩИХ КОРНЕВОГО ДАВЛЕНИЯ

Суммируя все сказанное о двух составляющих корневого давления — метаболической и осмотической — можно охарактеризовать их следующим образом.

#### КОРНЕВОЕ ДАВЛЕНИЕ

##### Метаболическая составляющая

1. Энергозависима
2. Зависит от функционирования внутриклеточного сократительного аппарата
3. Имеет автоколебательный характер с периодом 2—3 мин, причем ритмы поступления воды чередуются с ритмами ее выделения, т. е. находятся в противофазе
4. Имеет  $Q_{10}$  около 5, что свидетельствует о сложной природе данной составляющей, связанной, по-видимому, с процессами ценного характера
5. Водный ток проходит по живым клеткам (симпластным или трансвакуолярным путями)

##### Осмотическая составляющая

1. Непосредственно не зависит ни от эндогенного энергоснабжения, ни от работы сократительных белков
2. Не обнаруживает автоколебаний
3. Имеет  $Q_{10}$  около 1, т. е. определяется относительно простыми, преимущественно физическими процессами
4. Водный ток проходит, главным образом, по апопласту

Приведенные выше факты противоречат осмотической концепции, отождествляющей нагнетающую деятельность корня с работой осмометра. Эти факты свидетельствуют о сложной природе корневого давления, суммирующегося из двух принципиально различных составляющих — метаболической (неосмотической) и осмотической, характерные черты каждой из которых мы только что отметили.

Теперь уже не вызывает никаких сомнений, что существование метаболической составляющей реально выражается в активной роли паренхимных клеток в создании корневого давления, роли, в чем-то сходной с секреторной. Участие этих клеток в транспорте воды непосредственно зависит от метаболизма и энергетики, целостности клеточных мембран, наконец, от двигательных и сенсорных систем и, возможно, координирующего действия медиаторов.

Соотношение между двумя названными составляющими меняется в зависимости от конкретных условий. Поэтому в корнях, безусловно, должна существовать система соответствующей регуляции, без которой функционирование корневого давления, особенно его метаболической составляющей, вообще невозможно. В связи с этим мы не случайно упомянули о медиаторах, ибо в настоящее время, во-первых, выделено уже несколько групп короткопериодных автоколебаний различных физиологических процессов у самых различных организмов (водный обмен растений в этом отношении не занимает какого-то исключительного положения); во-вторых, показано, что механизм регуляции таких автоколебаний включает сложную иерархию звеньев. У животных это прежде всего нервно-рефлекторные, а также гормонально-гуморальные механизмы, причем участие гуморальных механизмов является твердо установленным фактом, особенно у децентрализованных систем [321]. У растений в первую очередь можно говорить, по-видимому, о гуморальных и электрофизиологических факторах регуляции, хотя не исключены и другие. Во всяком случае, данные по влиянию ацетилхолина, тубокурарина, ИУК на водообмен, как и данные о взаимосвязи электрической поляризованности клетки с возникновением и поддержанием через нее одностороннего водного тока, подтверждают справедливость подобного предположения. Действительно, сравнительно недавно обнаружена целая группа соединений, участвующих в регуляции тургора у растений и названных тургорактивными [322].

Для более детального выяснения механизмов, посредством которых при функционировании метаболической составляющей паренхимные клетки направляют и регулируют ток воды, необходимы дальнейшие углубленные исследования.

## МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ВОДОПОГЛОЩАЮЩЕЙ И НАГНЕТАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

### ПОТОМЕТРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОГЛОЩЕНИЯ ВОДЫ

При изучении поглощения воды за небольшие промежутки времени используют приборы, называемые потометрами. Простая модель потометра (рис. 31) представляет собой сосуд (1), сообщающийся с градуированной капиллярной трубкой (2). В мягкой каучуковой пробке (3) имеются отверстия для монтажа термометра (4) и стеклянной трубки (5), которая служит для доливания воды. В центре пробки делают третье отверстие, пробку разрезают по радиусу и через разрез вводят в него растение (6). Потометр доверху заполняют прокипяченной и

РИС. 31. Потометр  
Обозначения см. текст

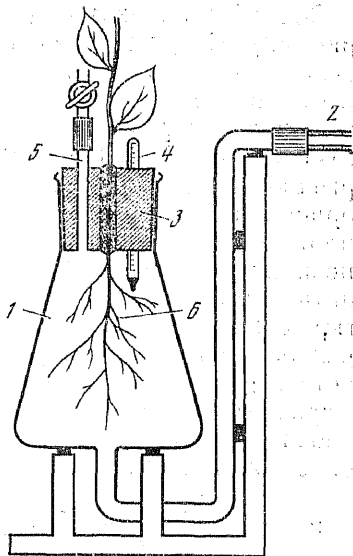
охлажденной водой или питательным раствором. В приборе не должно быть ни пузырька воздуха, его необходимо герметизировать вакуумной замазкой или смесью воска и обезвоженного ланолина (1:2) и поместить в ультратермостат для поддержания постоянной температуры.

При изменении объема воды в сосуде мениск жидкости в капилляре перемещается. О скорости поглощения воды растением судят по количеству делений, пройденных мениском за определенный промежуток времени. Во время наблюдения нельзя допускать, чтобы мениск жидкости вышел за последнее деление. Возвращение мениска к исходному положению достигается приливанием воды. Продолжить измерение после повторного заполнения капилляра можно только в том случае, если в замкнутом пространстве не появилось пузырьков воздуха. Длина и диаметр измерительного капилляра определяются требуемой чувствительностью прибора и желательным временем наблюдения.

Предложены модификации классического потометра для введения в него без изъятия растения из прибора различных агентов: осмотически активных веществ, ингибиторов дыхания, регуляторов роста [115].

Потометры привлекают внимание исследователей высокой чувствительностью и безынерционностью. Но их недостатки, заключающиеся в невозможности аэрации корнеобитаемой среды, в чрезвычайной чувствительности к колебаниям температуры, в необходимости герметизации вегетационного сосуда и т. д., ограничивают выбор видов растений и экспозиции опыта.

Описаны устройства для определения поглощения воды растением, не требующие герметизации сосуда, так называемые открытые потометры, в которых регистрируется снижение уровня жидкости корнеобитаемой среды, а не изменение объема замкнутого пространства. Прибор, предложенный И. А. Куперманом с сотр. [323], основан на использовании сообщающихся между собой и атмосферой сосудов, в один из которых помещается растение, а другой, снабженный капилляром с риской, служит для определения поглощения воды. Измерительная часть устройства выполнена из стандартных узлов: медицинского шприца и микрометра типа МК 25-50.



Способ пользования устройством заключается в следующем (рис. 32). Сосуды (1, 2) и цилиндр (3), соединенные резиновой трубкой (6), заполняют водой или раствором при открытом кране (5), после чего фиксируют положение поршня, например,  $n_1$ , по шкале микрометрического винта (4). После помещения объекта в сосуд (1) и установления равновесия кран (5) перекрывают и одновременно отмечают начало экспозиции. Затем поршень с помощью микрометрического винта перемещают в цилиндре (3) до тех пор, пока мениск жидкости не достигает риски на капилляре. Взяв отсчет по шкале микрометрического винта —  $n_2$ , поршень возвращают в исходное положение  $n_1$  и открывают кран (5). По окончании экспозиции кран вновь перекрывают, а поршень перемещают до совмещения мениска жидкости с риской на капилляре и делают новый отсчет по шкале микрометрического винта —  $n_3$ . Разность  $n_2 - n_3$  будет характеризовать объем поглощенной растением воды. Объем воды, удаленный из системы  $V$ , рассчитывают по формуле

$$V = \frac{S_n(S_1 + S_2 + S_x)}{S_2} (n_2 - n_3),$$

где  $S_n$ ,  $S_1$  и  $S_2$ ,  $S_x$  — площади поперечного сечения соответственно поршня, сосудов 1, 2 и стебля.

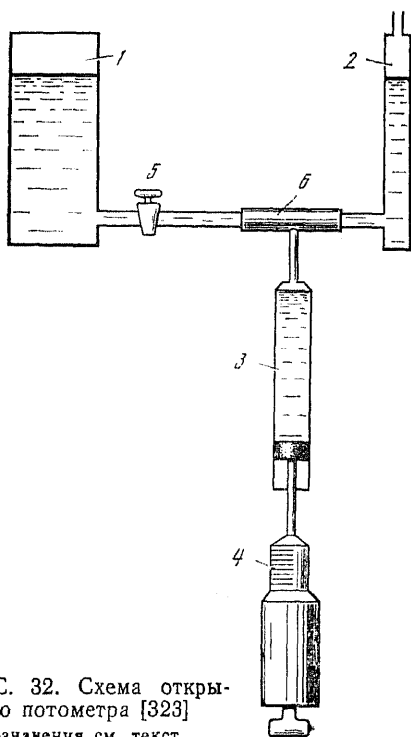


РИС. 32. Схема открытого потометра [323]  
Обозначения см. текст

Если  $S_1 + S_2 \gg S_x$ , то величиной  $S_x$  можно или пренебречь, или измерить ее приблизительно (поскольку большинство растений имеет круглый стебель и для вычисления площади поперечного сечения достаточно измерить диаметр с помощью штангенциркуля).

Предложена также регистрация поглощения воды с 1—2-минутным интервалом по небольшим изменениям концентрации декстрина в корнеобитаемой среде, которые измеряются пропусканием раствора через поляриметр [115].

Приборов и методов, позволяющих провести прямые измерения поглощения воды корнями растений в почвенной или песчаной культуре, предложено сравнительно немного. В простейшем случае измеряют

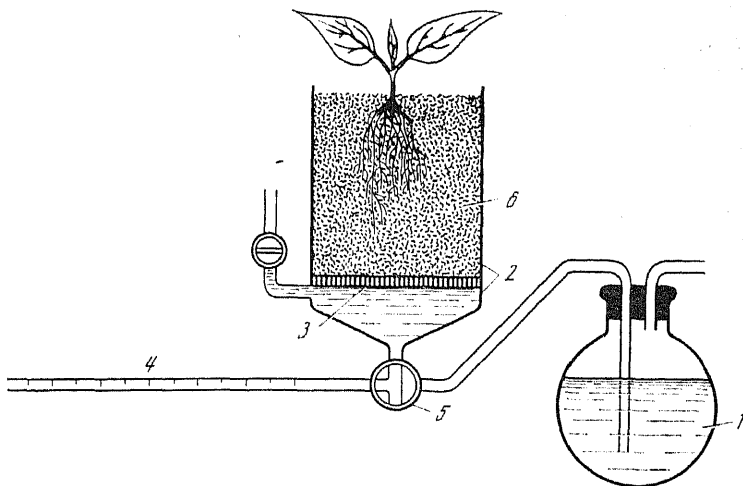


РИС. 33. Почвенный потометр [324]

Обозначения см. текст

поглощение воды из переувлажненной почвы (на дне сосуда находится слой воды).

Для того чтобы поддерживать оптимальную влажность почвы, Г. В. Лебедевым с соавторами разработаны способы дозированного поступления воды в корнеобитаемую среду через пористую пластину [324, 325]. В одном случае (рис. 33) потометрический сосуд (2) с пористым дном (3) (стеклянный фильтр № 2) заполняют почвой (6) и соединяют трехходовым краном (5) с градуированной пипеткой (4) и резервуаром с водой (1). В другом — на одном штативе монтируют несколько приборов и применена конструкция съемных сосудов. В отдельных стаканчиках со съемным дном выращивают растения, и после достижения необходимого возраста они прикрепляются к сборной подставке с пористой пластиной. Это дает возможность вести серийные наблюдения на целом ряде растений, используя одну установку.

Необходимая влажность корнеобитаемой среды поддерживается установкой определенного расстояния между пористым дном сосуда и горизонтально расположенной измерительной пипеткой. Если пипетка находится на одном уровне с пористой пластиной, влажность равна 100% ПВ. С увеличением расстояния влажность, естественно, уменьшается. Экспериментально установлено, что для поддержания влажности песка 80% ПВ расстояние должно быть 22 см.

Для предотвращения испарения воды с поверхности почвы (песка) можно пользоваться разными приемами. Однако герметичное закрытие может привести к нежелательному воздействию на корневую систему. Удобнее проводить мульчирование

парафинированным гравием слоем 1,5—2 см, что снижает испарение более чем на 90%. Оставшееся испарение может быть учтено с помощью контрольного прибора (без растения), который вносит поправку не только на испарение, но также и на температурные колебания влажности грунта.

Подготовка прибора к работе заключается в заполнении водой пространства под стеклянной пористой пластиной и всей системы трубок, связывающих стеклянный фильтр с пипеткой и резервуаром, в котором находится вода. После установления равновесия влажность корнеобитаемой среды поддерживается постоянной за счет компенсации поглощения подачей воды из резервуара. При определении поглощения воды кран (5) поворачивают таким образом, чтобы пипетка (4) была соединена с резервуаром (1), и устанавливают мениск воды у открытого конца пипетки. После этого поворотом крана соединяют сосуд с растением (2) с пипеткой. Изменение интенсивности поглощения воды растением проводится по изменению положения мениска в мерной пипетке за известные промежутки времени, обычно за 15 или 30 мин. В случае необходимости проведения более частых измерений удобно определять время, за которое происходит поглощение растением 0,001 и 0,1 мл воды. Абсолютная ошибка отсчета составляет не более 0,02 см<sup>3</sup>.

Для непрерывной записи поглощения воды может быть использован специальный датчик, позволяющий измерить очень небольшой расход воды [325]. Принцип действия датчика основан на том, что по мере движения воды в измерительной трубке происходит сдвиг термодиффузионного слоя и изменение температуры слоя термопары, что приводит к изменению ее ЭДС. Эти изменения регистрируются самописцем. Чувствительность такой системы очень велика, ее нижний порог составляет  $4 \cdot 10^{-5}$  мл·с<sup>-1</sup>.

Определение водного баланса с использованием потометра включает одновременное измерение поглощения и потери воды. Такое устройство называется «взвешиваемым» потометром. Созданная О. В. Ивановым [326, 327] установка «гравитрон» состоит из регистрирующих весов ТВ-1 для учета транспирируемой воды и террапотометра. В состав последнего входит вегетационный сосуд и микрорасходомер воды весового типа (электронные весы ТВ-2). Для измерения поглощения воды использован так называемый принцип падения: капля воды добавляется в потометрический сосуд автоматически по мере ее поглощения растением. Масса капли (около 20 мл) определяет чувствительность метода. Абсолютная погрешность измерения расхода воды равна 10 мг.

#### ИЗУЧЕНИЕ НАГНЕТАЮЩЕЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В поддержании и регулировании водообмена растений существенная роль принадлежит нагнетательной деятельности корневой системы, одним из проявлений которой является экссуда-



ция ксилемного сока у декапитированных растений («плач»). Наблюдения за экссудацией могут быть использованы как для изучения природы корневого давления, его величины и значения в транспорте воды, так и для характеристики функциональной активности корневой системы, ее активной поверхности, обеспеченности растений водой и элементами минерального питания. Анализ пасоки позволяет решать вопросы, связанные с синтетической деятельностью корня. По составу экссудата можно судить о наборе и количестве веществ, подаваемых корнем в побег [238, 248, 276, 328].

При изучении экссудации обычно используют следующие показатели: скорость процесса, которая выражается в микролитрах, или граммах экссудата, выделенного растением за единицу времени (мин, ч), интенсивность — количество экссудата, выделенного за единицу времени 1 г (или единицей поверхности) корня, корневое давление, осмотическое давление (в кПа или МПа) и химический состав экссудата.

Зависимость экссудации от аэробного дыхания корневой системы и наличия доступной влаги определяет основные требования к условиям сбора экссудата. Прежде всего необходимо обеспечить хорошие и одинаковые во все время опыта условия аэрации корневой системы. Концентрация кислорода не должна быть ниже 5%, а концентрация углекислого газа не превышать 10%, причем избыток углекислого газа опаснее для функционирования корня, чем временный дефицит кислорода. При изучении экссудации растений водных культур через раствор, где находятся корни, непрерывно или периодически, в течение нескольких минут, продувают воздух. Если объем корневой системы небольшой и в сосуде оставлена «воздушная пробка», так что верхняя треть корней находится над поверхностью раствора в воздухе, можно обойтись без продувания. При работе с растениями песчаных или почвенных культур, а также в полевых условиях во время сбора экссудата нужно поддерживать влажность корнеобитаемой среды относительно постоянной, не допуская ни подсушивания, ни избыточного увлажнения. Нижняя граница влажности почвы в этом случае составляет примерно 60% ПВ ( $\Psi = -1$  МПа). При более низкой влажности экссудация отсутствует или наблюдается даже отсасывание воды корневой системой от пенька, так называемый «отрицательный плач». Именно пониженная влажность почвы в летний период является одной из главных причин трудностей наблюдения за экссудацией в полевых условиях. Оптимальная влажность почвы для нагнетающей деятельности корневой системы — 70—80% ПВ.

Важным условием аэробного дыхания корневой системы является достаточно высокое содержание в ней питательных веществ, поступающих из надземных органов. Если перед декапитацией растения находились в условиях низкой интенсивности света, экссудация идет с небольшой скоростью и быстро затухает, ее суточная ритмичность обычно не наблюдается.

Корневое давление в значительной степени зависит от температуры; экссудация обычно наблюдается в интервале 5—45°, с наибольшей интенсивностью при 30—35°. При длительном наблюдении лучше поддерживать температуру 20—25°, которая обеспечивает и достаточно высокую скорость процесса, и более экономное, чем при повышенных температурах, расходование корневой системой дыхательных субстратов.

Поглощение воды корнем зависит от ростовых процессов. Влага в почве диффундирует крайне медленно; в день не больше чем на 1 см, поэтому корни должны постоянно передвигаться из иссушенных слоев почвы к более влажным. Поглощение воды резко ослабевает вместе с затуханием роста. Поэтому в конце вегетационного периода экссудат обычно не удается собирать.

Для сбора экссудата растения срезают скользящим движением острого лезвия на расстоянии 2—3 см от поверхности почвы. Высота пенька влияет на скорость и продолжительность экссудации, качественный состав пасоки. Поэтому в разных вариантах опыта ее необходимо строго выдерживать. У растений, выращенных в водной культуре, есть возможность декапитации в зоне перехода корневой системы в надземную часть и, таким образом, возможность собирать экссудат ксилемного сока корня, когда исключены его изменения в проводящей системе стебля.

У злаков Д. А. Сабинин рекомендует срез делать на узле, что устраняет возможность вытекания экссудата в полость стебля. Если растение имеет несколько побегов кущения, то необходимо срезать все до одного, так как транспирация оставшихся листьев сильно уменьшит количество собранного экссудата. Количественный сбор экссудата необходимо обеспечить на всех побегах. При выращивании растений в песчаной и почвенной культуре срезают все растения данного сосуда. Если необходимо оставить часть растений, вегетационные сосуды на время учета экссудации помещают в условия, тормозящие транспирацию, но не влияющие на корневое давление (затенение, повышенная влажность воздуха). Иначе облиственные растения в часы сильной транспирации иссушают корнеобитаемую среду, что может вызвать замедление выделения экссудата, остановку или даже «отрицательный плач».

На пенек, оставшийся после срезания стебля, осторожно, но плотно надевается каучуковая трубка длиной 2—3 см; при небольшом диаметре пенька удобно пользоваться нипельной резиной. Резиновая трубка служит для укрепления на пеньке дугообразно изогнутого толстостенного капилляра, другой конец которого опускается в градуированную пробирку на 10 мл с ценой деления 0,1 мл. Такая установка позволяет учитывать экссудацию с часовым интервалом. При учете скорости экссудации за более короткие промежутки времени в резиновую трубку вставляется градуированная пипетка на 1 мл или 2 мл с ценой деления 0,01 мл, укрепленная вертикально в штативе. Пипетка

РИС. 34. Схема установки для определения скорости экссудации отрезанных корней [332]

- 1 — ультратермостат  $U=10$ ;
- 2 — кристаллизатор;
- 3 — пластмассовый круг с отверстиями для растений;
- 4 — исследуемый корень;
- 5 — микропипетка длиной 6 см с ценой деления 0,001 мл;
- 6 — резиновое кольцо

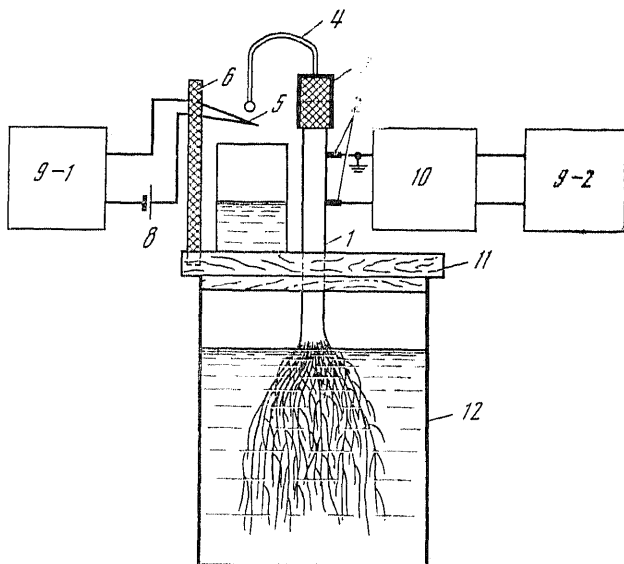
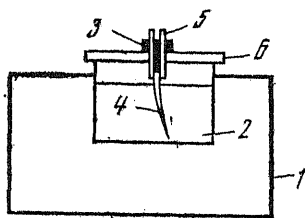


РИС. 35. Схема установки для автоматической регистрации скорости выделения экссудата [301]

- 1 — пенек; 2 — хлорсеребряные электроды ЭВЛ для отведения биоэлектрических потенциалов; 3 — резиновая втулка; 4 — игла от шприца; 5 — две тонкие проволоки, через которые замыкается электрическая цепь падающими каплями экссудата; 6 — эбонитовый держатель для проволок; 7 — стакан для сбора экссудата; 8 — элемент «Марс-373»; 9-1 — первый канал полирекордера EPR-3T; 9-2 — второй канал полирекордера EPR-3T; 10 — усилитель постоянного тока VI-2; 11 — крышка для крепления растения; 12 — фарфоровый стакан

с помощью длинной резиновой трубки, предварительно заполненной прокипяченной водой для предотвращения пузырьков воздуха, может быть укреплена в горизонтальном положении. В таком случае уменьшается возможность влияния водного столба на нагнетание воды корнем.

В лабораторных исследованиях последнего времени, работая с проростками, скорость экссудации все чаще определяют в средней части корня, обладающей наибольшей поглотительной способностью [329, 330], по методике, применявшейся в работах [331, 332]. Схема установки изображена на рис. 34. Корень

5—8-дневного проростка разрезают в капле воды лезвием безопасной бритвы на две равные части. Нижнюю половину длиной 4—6 см вставляют в микропипетку таким образом, чтобы корень входил в нее на 2 мм. Место соединения корня с пипеткой заклеивают жидкой смесью канифоли и парафина (1 : 1), чтобы предотвратить вытекание экссудата из пипетки. Перед началом определения экссудации корни выдерживают 20 мин во влажной камере, в противном случае экссудация оказывается либо очень слабой, либо вовсе отсутствует. О движении экссудата судят по смещению мениска в микропипетке. Интенсивность экссудации выражают в  $\text{мкл} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$ , учитывая площадь поверхности корня [273]. Для определения осмотического давления экссудат собирают при помощи микропипеток, используя одновременно 25—50 корней, из экссудата которых составляет 1—2 пробы.

И. И. Гунаром и Л. А. Паничкиным [301] предложен простой и надежный способ автоматической регистрации экссудации, основанный на замыкании электрической цепи падающей каплей экссудата и записи этого момента на самописце (рис. 35). К пеньку декапитированного растения с помощью эластичной резиновой трубки присоединяется дугообразно изогнутая игла от медицинского шприца (1), через которую вытекает экссудат. На пути падающей в стаканчик (2) капли укрепляют в наклонном положении на эбонитовом держателе (3) два игольчатых электрода (4). Они должны быть ориентированы так, чтобы капля пасоки, попадая на них, на короткое время замыкала цепь (5), вызывая отклонение пера самописца, и скатывалась. В качестве электродов могут быть использованы проволочки из нержавеющей стали или тонкие иглы от шприца, включенные в электрическую цепь с источником постоянного тока и высокоомным самописцем. Пенек с системой для сборки пасоки и электродов во время опыта накрывают стеклянным колпаком для предотвращения испарения воды в момент образования капли и подсыхания ее на электродах.

Для расчета абсолютных величин скорости плача определяют объем капли. Для этого собирают 100 капель в маленькие градуированные пробирки и рассчитывают среднюю величину капли. Ее объем зависит главным образом от размеров полости иглы и принимается неизменным в течение опыта. Затем рассчитывают по вариантам среднее расстояние между пятью штрихами на ленте и находят время образования четырех капель пасоки. Зная скорости движения ленты самописца (обычно устанавливают  $15 \text{ см} \cdot \text{ч}^{-1}$ ), определяют время образования одной капли и, умножив эту величину на объем, рассчитывают скорость экссудации (в  $\text{мл} \cdot \text{ч}^{-1}$  или  $\text{мкл} \cdot \text{мин}^{-1}$ ).

Выбор техники количественного сбора экссудата необходимо проводить с учетом видовых особенностей и возраста растений, мощности развития и интенсивности роста корневой системы, условий предварительного выращивания растений и опыта, а также желательной продолжительности и периодичности наблю-

дения. В качестве ориентировочных можно использовать следующие данные: скорость экссудации травянистых растений до 2-недельного возраста измеряется десятими долями миллилитра в час, месячных — от одного до нескольких миллилитров в час. После цветения торможение роста корневой системы приводит к затуханию экссудации. Вследствие больших индивидуальных различий растений, особенно в полевых условиях, учет экссудации необходимо проводить с большой повторностью. В вегетационном опыте для каждого варианта берут 12—15, в полевом — 20—30 растений.

Анализ экссудата желательно проводить сейчас же после его сбора. Но если это невозможно, то в собранный экссудат добавляют 1—2 капли хлороформа и толуол слоем 1—2 мм на поверхности и хранят при температуре 1—3°.

Если сбор экссудата продолжается больше суток, то во избежание развития микроорганизмов 1 раз в сутки со стебля снимают резиновую трубку, срезают пенек на 3—5 мм, промывают поверхность стебля водой и вновь укрепляют на пеньке промытую систему для сбора экссудата. Анализируя органические вещества экссудата при длительном его сборе, необходимо пользоваться простерилизованными приемниками, а перед срезанием растений протирать руки, бритву и наружную поверхность стебля спиртом.

Существует несколько способов определения корневого давления. Наиболее старым является прямое измерение с использованием ртутного манометра. Ф. Уайт [259] усовершенствовал эту методику, положив в основу манометрическое измерение давления воздуха, останавливающее экссудацию. В современной модификации этот способ разработан В. Н. Жолкевичем и И. В. Дьяченко [333]. Для определения корневого давления к пеньку декапированного растения присоединяют установку, состоящую из градуированного капилляра, соединенного через тройник, заканчивающийся краном, с медицинским манометром ММП-60 с ценой деления 2 мм рт. столба и резиновой грушей, сдавливаемой винтом (рис. 36). По достижении мениском пасоки определенного деления капилляра закрывают кран и поворотом винта сдавливают грушу, тем самым увеличивая давление воздуха в системе. Регистрируют давление, при котором мениск пасоки остается неподвижным в течение 3 мин, определение повторяют 2—3 раза. Измерение корневого давления у одного растения этим способом занимает в среднем 20 мин. Обязательным условием манометрического определения корневого давления является строгая герметичность установки и соединения ее с пеньком растения. Достоинство этого метода состоит в том, что он может быть использован как в вегетационных, так и полевых опытах.

Для определения движущей силы экссудации растений, выращенных в водной культуре, Д. А. Сабинин [334, 335] предложил динамический метод, основанный на сравнении скорости

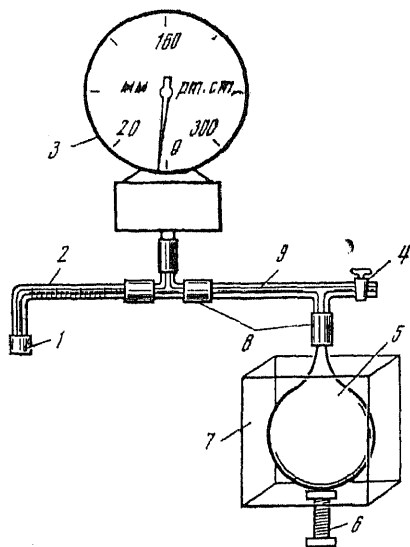


РИС. 36. Установка для манометрического измерения корневого давления [333]

- 1 — эластичная резиновая трубка для соединения прибора с пеньком;
- 2 — толстостенный капилляр — изогнутая микропипетка на 0,1 мл;
- 3 — манометр ММП-60;
- 4 — кран;
- 5 — резиновая груша;
- 6 — винт с пластинкой;
- 7 — камера из оргстекла для груши;
- 8 — соединительные трубки из вакуумной резины;
- 9 — тройник

экссудации в воде и растворе с известным осмотическим давлением, и компенсационный — по величине осмотического давления окружающего раствора, останавливающего экссудацию. Параллельные оп-

ределения показали преимущества компенсационного метода, которые состоят в лучшей воспроизводимости экспериментальных данных, возможности получить характеристики осмотической и неосмотической составляющих движущей силы экссудации, более полное выявление различий между вариантами опыта. Динамический метод, вероятно, имеет ограничения из-за отсутствия пропорциональности между скоростью экссудации и осмотическим давлением среды [336].

При определении движущей силы экссудации компенсационным методом с помощью о. д. а. пенек декапитированного растения просушивают фильтровальной бумагой и в корнеобитаемую среду добавляют небольшими порциями концентрированный раствор непроникающего о. д. а. — полиэтиленгликоля (ПЭГ) с молекулярной массой 3000. При сравнении действия ПЭГ с молекулярной массой 3000, 20 000, 40 000, а также сахарозы осмотическое давление растворов, останавливающих экссудацию, оказалось идентичным. Осмотическое давление экссудата, собранного с корней, перенесенных из раствора о. д. а. после остановки экссудации снова на воду, у всех вариантов (ПЭГ, сахароза) было примерно одинаковым. Очевидно, что за сравнительно короткий срок остановки экссудации даже сахароза не проникает в корень. Осмотическое давление раствора, останавливающего экссудацию, и экссудата определяют криоскопическим методом с помощью микроосмометра. Объем экссудата одного растения обычно бывает недостаточно, поэтому для определения осмотического давления объединяют в одну порцию экссудат, собранный с нескольких растений данного варианта. При расчетах осмотического давления необходимо учитывать температуру в зоне корневой системы во время опыта.

По разнице между компенсационным давлением и осмотическим давлением пасоки находят величину неосмотического (метаболического) компонента корневого давления.

## ПЕРЕДВИЖЕНИЕ ВОДЫ ПО СТЕБЛЮ. ВОПРОС О ПРОМЕЖУТОЧНЫХ ДВИГАТЕЛЯХ

Передвижение воды по стеблю — ксилемный, или дальний, транспорт — большей частью представляют себе как пассивное движение по непрерывному акропетальному градиенту водного потенциала при участии двух концевых двигателей — нижнего (корневое давление) и верхнего (присасывающее действие транспирации), полагая, что никаких промежуточных двигателей в стебле нет. Правда, движению воды способствует непрерывность водной фазы в растении — от эпидермальных клеток корня до мезофилла листа — и колоссальное натяжение водных нитей в сосудах за счет свойственных воде огромных сил сцепления (см. главу I). Именно благодаря натяжению водных нитей в сосудах и непрерывности водной фазы всякое воздействие на лист, изменяющее скорость транспирации, или на корневую систему, изменяющее скорость поступления воды, влекут за собой мгновенную гидродинамическую реакцию, улавливаемую с помощью чувствительного датчика и аналогичную пульсовой волне в системе кровообращения. Скорость волны во много раз превышает скорость передвижения самой жидкости. Гидродинамические реакции возникают раньше биоэлектрических и, возможно, выполняют в растении даже какую-то информационную роль [337]. Но гидродинамические реакции к промежуточным двигателям непосредственного отношения не имеют. Теория промежуточных двигателей, как отмечает Н. А. Максимов [234], была опровергнута рядом опытов. Так, Е. Ф. Вотчал в своем обширном труде, опубликованном в 1897 г., установил, что «вода движется по положенному горизонтально живому отрезку древесного ствола в несколько метров длиной с одинаковой скоростью как от нижнего конца к верхнему, так и наоборот, от верхнего к нижнему и что, следовательно, в древесине отсутствуют какие-либо клапаны, не пропускающие воду вниз; а без таких клапанов не могли бы работать предполагаемые двигатели. Подобные же наблюдения были сделаны и другими учеными. Страбургеру (1893) и другим исследователям удалось показать, что введенные в перерезанные сосуды ядовитые растворы, например растворы пикриновой кислоты, беспрепятственно поднимаются по древесному стволу на много метров вверх, вплоть до самых листьев, хотя и отравляют на своем пути живые клетки. Точно так же удалось наблюдать беспрепятственное поднятие воды через участки травянистого стебля, убитые нагреванием, замораживанием или действием ядовитых веществ. Через некоторое время, однако, такие убитые участки стеблей пере-

стают пропускать воздух. Точной причины этого пока установить не удается. Некоторые исследователи полагают, что это происходит в силу изменения свойств клеточных оболочек под влиянием нагревания или химических веществ; другие же думают, что живые клетки паренхимы, не участвующие прямо в поднятии воды, имеют, однако, косвенное влияние на этот процесс, поглощая появляющийся в сосудах воздух. Вопрос этот еще нуждается в дальнейшей разработке» [234. С. 116].

В результате ряда современных исследований, однако, транспорт воды в стебле представляется несколько иначе. Иначе ставится и вопрос о промежуточных двигателях. Так, вместо непрерывного, плавного акропетального градиента водного (или химического) потенциала ксилемного сока обнаружены локальные градиенты в каждом отдельном междуузлии, причем в колебаниях этих градиентов по междуузлиям в любое время суток не проявляется какой-либо определенной закономерности. То же самое касается и паренхимного сока из клеток различных междуузлий (рис. 37), причем колебания химического потенциала ксилемного и паренхимного соков могут даже идти в противоположных направлениях. Но, пожалуй, самое интересное заключается в том, что с помощью специального гидравлического датчика объемных изменений (рис. 38) установлены локальные колебания тургора паренхимных клеток стебля, внешне выражающиеся в периодических микроколебаниях диаметра стебля и тургорного давления самих паренхимных клеток (рис. 39) [46, 338]. Фазы микроколебаний диаметра стебля по междуузлиям не совпадают, т. е. объемные градиенты носят сугубо локальный характер, отражая, видимо, аналогичный характер градиентов химического потенциала ксилемного и паренхимного соков, а также тургорного давления клеток в различных междуузлиях (рис. 40). Таким образом, каждое междуузлие ведет себя автономно (когда одно сжимается, другое расслабляется, и наоборот), изменения же диаметра всего стебля в целом подобны бегущей волне и отдаленно напоминают перистальтические движения кишечника [321] или стенок кровеносных сосудов [8] у животных.

Как видно из данных рис. 40, автор уловил только автоколебания диаметра стебля с периодом, составляющим, как минимум, 2—3 ч. В корнях и листьях установлены значительно более короткопериодные автоколебания транспорта воды. Остается предположить, что или в стебле действительно нет таких автоколебаний, или же (что более вероятно) чувствительность использованного автором датчика не позволила ему их обнаружить. Так или иначе, но периодические микроколебания диаметра стебля могут иметь самое непосредственное отношение к его транспортной функции. В самом деле, благодаря таким колебаниям ложе водного тока в процессе ксилемного транспорта не остается пассивным, как пассивны трубы водопроводов при прохождении по ним воды. Так вновь возникает, казалось бы,



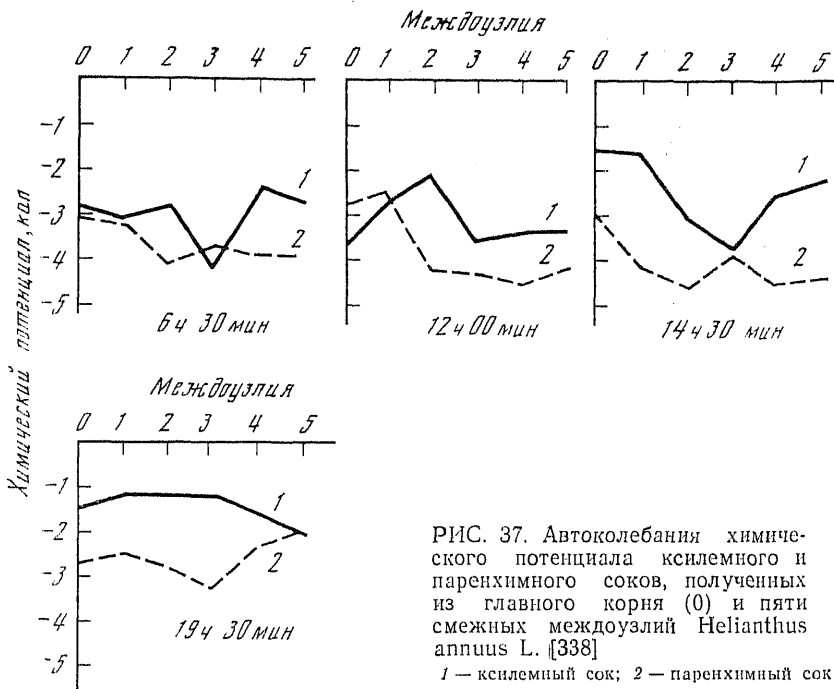


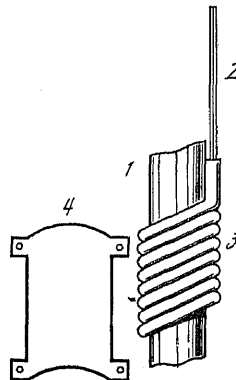
РИС. 37. Автоколебания химического потенциала ксилемного и паренхимного соков, полученных из главного корня (0) и пяти смежных междоузлий *Helianthus annuus* L. [338]

1 — ксилемный сок; 2 — паренхимный сок

окончательно закрытый вопрос о промежуточных двигателях восходящего водного тока: подобными двигателями могут быть микроколебания объемов паренхимных клеток стебля, изменяющие просветы сосудов ксилемы и тем самым регулирующие скорость водного тока. В связи с этим вспоминаются старые данные Д. Ч. Боса [266], который, применив зонд, регистрировавший электрические сигналы в стебле, заметил их колебания, свидетельствовавшие, по его мнению, о пульсациях клеток. Колебания появлялись по мере проникновения зонда в глубь стеб-

РИС. 38. Гидравлический датчик объемных изменений [46]

- 1 — стебель растения;  
2 — капилляр;  
3 — эластичный патрубок;  
4 — створка





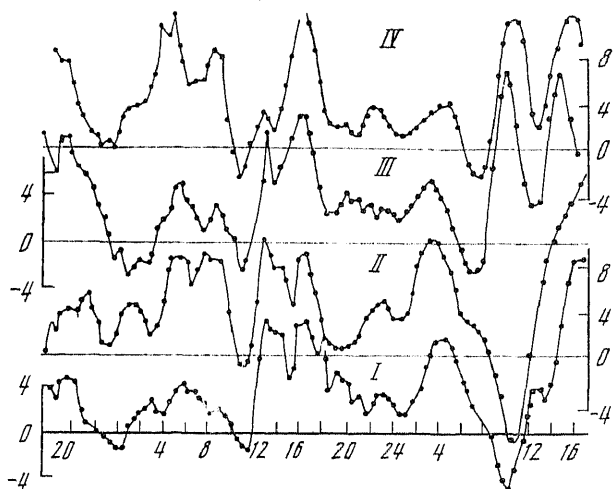


РИС. 40. Автоколебания диаметра стебля *Helianthus annuus* L. [46]  
По оси абсцисс — время суток, по оси ординат — изменения диаметра стебля (в мкм);  
I—IV — номера междоузлий

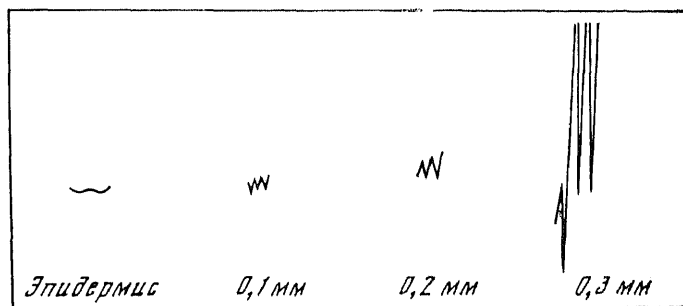


РИС. 41. Запись электрических сигналов клеток стебля по мере углубления в него регистрирующего зонда [266]  
На расстоянии 0,3 мм от поверхности амплитуда сигналов внезапно увеличивается. Это соответствует внутреннему слою клеток коры, граничащим с молодой сосудистой тканью

По-видимому, транспорт воды в стебле, так же как и в корне, суммируется из двух составляющих — метаболической и осмотической. Метаболическая составляющая, в частности, проявляется в том, что сосуды ксилемы и паренхимные клетки при проталкивании воды вверх действуют как единое целое, чему, кстати, способствует большая площадь соприкосновения водопрводящей системы стебля с живыми клетками. Что же касается осмотической составляющей, то, вероятно, именно за счет и поднимались по растениям ядовитые вещества. Эта со-

ставляющая играет, бесспорно, ведущую роль при очень интенсивной транспирации.

В целом, транспорт воды в стебле изучен значительно слабее, чем в корнях. Но и то, что уже известно, указывает на известную общность закономерностей транспорта воды в столь, казалось бы, различных органах растения. Во всяком случае, транспорт воды в стебле оказался не совсем таким (вернее, совсем не таким), как многие исследователи до сих пор его себе представляют.

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ТРАНСПИРАЦИИ И СОСТОЯНИЯ УСТЬИЦ

### ИЗМЕРЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТИ ТРАНСПИРАЦИИ

Методы измерения интенсивности транспирации растений можно разделить на две основные группы. Первую составляют методы, которые основаны на измерении массы исследуемого объекта через заданные промежутки времени или непрерывно. В случае, если все другие причины изменения массы, кроме испарения воды, исключены или учитываются отдельно, можно вычислить интенсивность транспирации, продифференцировав кривую изменения массы во времени. Вывод на самописец показаний электронных весов, на которых устанавливается сосуд с растением, позволяет вести автоматическую непрерывную регистрацию процесса [115]. Однако учет изменений массы интактных растений возможен только при выращивании их в сосудах. Чаще для определения транспирации пользуются серьезными побегами или листьями.

В полевых условиях для определения интенсивности транспирации обычно применяют различные модификации предложенного Л. А. Ивановым метода быстрого взвешивания отчлененного от растения листа или побега [339]. Первое взвешивание проводят сразу после срезания, а второе через 3—5 мин, что дает возможность измерять транспирацию при том состоянии насыщенности листа водой, в каком он находился на растении. Для быстрого взвешивания удобно пользоваться торзионными весами. Однако надо иметь в виду, что этот метод не отличается высокой точностью, так как само по себе срезание уже приводит к существенному изменению интенсивности транспирации. В первый момент после срезания она очень сильно возрастает вследствие нарушения непрерывности натянутых водных нитей в сосудах ксилемы. Сейчас же после всплеска интенсивность транспирации падает сначала очень быстро, а затем все медленнее, иногда может несколько подняться. Через некоторое время благодаря снижению содержания воды в листе и увеличению водоудерживающей способности тканей интенсивность транспирации устойчиво снижается. «Скачок» транспирации

можно уменьшить, срезая лист или побег растения под расплавленным парафином, который застывает и удерживает натянутые водные нити от сокращения. Считается, что для большинства растений интенсивность транспирации за время начиная от первой минуты после срезания и кончая четвертой (за 3-минутный интервал) равна интенсивности транспирации неповрежденного растения. Однако характер и выраженность реакции на отчленение и последующее обезвоживание листа могут быть очень различными в зависимости от видовых особенностей, возраста листа, его оводненности, условий внешней среды. Поэтому, начиная работать с новым объектом, необходимо повторить взвешивания с интервалом в 1 мин в течение 10 мин, результаты изобразить графически и установить время, когда заканчиваются альтерации и процесс выходит на кратковременное плато, после которого наблюдается устойчивое снижение транспирации в результате уменьшения оводненности. Этот интервал времени необходимо брать в дальнейшем в качестве экспозиции при определении интенсивности транспирации.

Метод быстрого взвешивания может быть также использован в работе с участками листовой пластинки. Это делает возможным определять интенсивность транспирации крупных листьев и работать с дисками, когда одновременно изучаются и другие параметры или процессы (например, водный дефицит, водный потенциал, интенсивность фотосинтеза и т. д.). Для введения поправки на потерю воды срезанной частью, относительная доля которой в этом случае значительно возрастает, Б. Славик [115] рекомендует определять интенсивность транспирации двух дисков с разным соотношением между площадями интактной поверхности и среза. Например, сравнивали убыль в массе после 5-минутной экспозиции дисков листа диаметром 15,2 мм и колец, изготовленных из дисков того же размера путем высечки центрального круга диаметром 8,2 мм. Диск имеет интактную испаряющую поверхность (верхнюю и нижнюю  $2 \cdot 1,815 = 3,63 \text{ см}^2$  и длину срезанного края 4,77 см; кольцо соответственно  $2 \cdot (1,815 - 0,528) = 2,574 \text{ см}^2$  и  $4,77 + 2,57 = 7,34 \text{ см}$ . Если  $a$  — транспирация интактной листовой поверхности (в  $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2}$ ),  $b$  — потеря воды (в мг на 1 см среза), то убыль в массе диска  $W_d = 3,63 \cdot a + 4,77 \cdot b$ , кольца  $W_k = 2,57 \cdot a + 7,34 \cdot b$ .

Из этих соотношений  $b$  и  $a$  можно вычислить следующим образом:

$$b = \frac{W_k - 0,71 W_d}{3,96},$$

$$a = \frac{W_d - 4,77b}{3,63}.$$

Для определения интенсивности транспирации испарение воды с единицы интактной листовой поверхности пересчитывают на час.

Методы второй группы основаны на учете величины потока водяного пара, испаряемого растением.

В вегетационных и полевых исследованиях широко применяют методы учета транспирации в токе воздуха. В этом случае всю надземную часть растения или лист помещают в транспирационную камеру, через которую непрерывно протягивается воздух. Пробы воздуха с входа и выхода камеры подаются в измерительное устройство, что позволяет регистрировать увеличение влажности воздуха в результате транспирации ( $\Delta C$ , мг·см<sup>-3</sup>). Интенсивность транспирации рассчитывают по формуле  $I = \frac{\Delta C \cdot V}{S}$ , где  $V$  — объемная скорость движения воздуха через камеру, (в см<sup>3</sup>·с<sup>-1</sup>);  $S$  — площадь транспирирующей поверхности листьев, находящихся в камере (в см<sup>2</sup>).

Для обеспечения достаточной точности определения большое значение имеют создание и поддержание определенной скорости тока воздуха в системе. При транспирирующей поверхности до 20 см<sup>2</sup> используют расход воздуха 50—100 л·ч<sup>-1</sup> (14—28 см<sup>3</sup>·с<sup>-1</sup>), для более крупных объектов — 100—300 л·ч<sup>-1</sup>, иногда больше [115]. Для прокачки воздуха применяют формвакуумные насосы или микрокомпрессоры, в роли «сглаживающей емкости» используют пустой кислородный баллон, скорость потоков воздуха измеряется с помощью газового счетчика ГСБ-500 или ротаметром.

Одним из основных узлов установки для определения транспирации в токе воздуха является листовая камера. В литературе описано множество самых различных конструкций камер [115, 340], однако требования к ним таковы, что их чрезвычайно трудно выполнить. С одной стороны, условия внутри камеры (влажность и температура воздуха, интенсивность и спектральный состав света, концентрации СО<sub>2</sub> и паров воды, скорость потока воздуха и т. д.) не должны существенно различаться с условиями вне камеры, чтобы физиологические процессы не отличались от естественных, а это очень сложно поддерживать в ограниченном пространстве. С другой стороны, на выходе камеры необходимо иметь отличающуюся от входной концентрацию паров воды для ее точной регистрации. Совместное выполнение этих условий очень сложно, поэтому приходится искать компромиссное решение. Обычно исследователь выбирает форму, объем и конструкцию листовой камеры, исходя из конкретной задачи исследования, особенностей изучаемого объекта и возможностей измерительной системы.

В качестве измерительного устройства чаще используются дифференциальный психрометр [115, 341, 342] или инфракрасный газовый анализатор [115, 343, 344], которые позволяют с высокой точностью измерять разность концентраций водяных паров и обладают малой инерционностью. Постоянная времени при мгновенном изменении измеряемой величины на 50% рав-

няется примерно 20 с для дифференциального психрометра и примерно 40 с для инфракрасного газоанализатора.

Дифференциальный психрометр представляет собой два непрерывно смачиваемых идентичных датчика температуры, помещенных в два цилиндрических канала измерительного устройства, через которые с одинаковой скоростью пропускают воздух, предварительно нагретый до одинаковой температуры. В первый канал поступает воздух с входа, а во второй — с выхода листовой камеры. Для измерения интенсивности транспирации растений в камерах искусственного климата, где влажность воздуха на входе относительно постоянна и известна, можно пользоваться дифференциальными термопарами. Для непрерывной регистрации транспирации растений в естественных условиях, когда влажность воздуха на входе камеры меняется в довольно широких пределах, рекомендуется использовать микротермисторы конструкции В. Г. Карманова [341].

Температура, а следовательно, и электросопротивление каждого датчика зависят от интенсивности испарения воды батистовым фитилем. Так как скорость и температура воздуха, поступающего в оба канала, постоянны, интенсивность испарения зависит только от содержания в нем водяных паров.

Разность концентраций водяного пара  $\Delta C$  связана с разностью упругости соотношением

$$\Delta C = \rho(T_0) \frac{\Delta e}{e(T_0)},$$

где  $\rho(T_0)$  в  $(\text{кгм}^{-3})$  и  $e(T_0)$  в  $(\text{Па})$  — плотность и упругость насыщенного водяного пара при температуре нагрева воздуха ( $T_0$  — показание сухого термометра). Разность упругости водяных паров в двух каналах измерительного устройства, исходя из стандартного психрометрического уравнения, можно записать как

$$\Delta e = AP\Delta t + [e(t + \Delta t) - e(t)].$$

В этом уравнении  $A$  — психрометрическая константа, зависящая от формы и размеров датчика температуры и линейной скорости движения воздуха,  $P$  — атмосферное давление воздуха (в Па);  $t = T_1$  и  $\Delta t = T_2 - T_1$ , где  $T_1$  и  $T_2$  — показания влажных датчиков температуры для первого (воздух с входа листовой камеры) и второго (воздух с выхода листовой камеры) каналов дифференциального психрометра. Из этих соотношений

$$\Delta C = \frac{\rho(T_0)}{e(T_0)} \{AP\Delta t + [e(t + \Delta t) - e(t)]\}.$$

Здесь  $\rho(T_0)$ ,  $e(T_0)$ ,  $A$  являются параметрами, поддерживаемыми на постоянном уровне путем стабилизации скорости прокачки и температуры нагрева воздуха. Изменяющимися, экспериментально определяемыми параметрами будут  $t$ ,  $\Delta t$  и  $P$ . С помощью электрической измерительной схемы автоматически ре-

гистрируются два основных переменных параметра  $t$  и  $\Delta t$ .  $P$  измеряется стандартным барографом. Насыщающие упругости водяных паров  $e(t)$  и  $e(t+t_0)$  определяются для каждого момента времени по психрометрическим таблицам [345]. В том случае, когда интенсивность транспирации рассчитывается на ЭВМ, в программу вводят формулу для расчета насыщающей упругости водяного пара.

Наиболее перспективными приборами для определения интенсивности транспирации в токе воздуха являются инфракрасные газоанализаторы. За рубежом выпускают ИК-газоанализаторы «URAS» (ФРГ), «Инфралит» (ГДР), предназначенные для регистрации концентрации  $\text{CO}_2$  и паров воды. Отечественные приборы ГИП-7М и ГИМ-10 МБ2 после соответствующей модификации могут быть также использованы при изучении транспирации [343].

Источником инфракрасной радиации в газоанализаторе служат нагретые электрическим током нихромовые спирали. Поток инфракрасного излучения, прерываемый с определенной частотой, проходя через кюветы газоанализатора, ослабляется пропорционально концентрации водяных паров в них и поступает затем в измерительные камеры лучеприемника. Камеры разделены между собой мембранным конденсатором. Так как пучки излучения прерываются, газ в измерительных камерах импульсно нагревается и охлаждается, что вызывает его расширение и сжатие. Эти периодические перепады давления газа воспринимает мембрана конденсатора. В конечном счете ее колебания преобразуются в электрические сигналы, которые усиливаются и поступают далее в регистрирующую часть прибора — самописец КСП. Обычно используется дифференциальная схема, т. е. через контрольную кювету непрерывно пропускается естественный воздух. Прибор регистрирует разницу между концентрацией водяных паров в исходном воздухе и воздухе, прошедшем через камеру с листом.

Необходимо отметить, что установки для определения транспирации в токе воздуха включают несколько систем, работающих в режиме динамического равновесия: система прокачки воздуха; системы термостатирования ( $T_0=35^\circ$ ) и смачивания датчиков для дифференциального психрометра или система освождения воздуха от  $\text{CO}_2$  для инфракрасного газоанализатора. Наличие нескольких самостоятельных систем может внести погрешность в измерении. Это диктует необходимость регистрации «динамического нуля установки», когда в оба канала подается исходный воздух с заведомо одинаковой концентрацией водяных паров ( $\Delta C=0$  и  $\Delta t=0$ ). При обработке результатов величины  $\Delta t$  и  $\Delta C$  на ленте автоматического потенциометра отсчитываются от динамического нуля установки.

Основное достоинство дифференциального психрометра и инфракрасного газоанализатора заключается в том, что они позволяют вести непрерывную автоматическую регистрацию



транспирации на одном и том же объекте, не отчлененном от растения, в течение длительного времени как в лабораторных, так и в полевых условиях.

## МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА

Изучение устьичного аппарата включает учет количества устьиц на единице поверхности листа, их размеров, степени открытости и сопротивления воздушному потоку. Основные методы — микроскопия или микрофотосъемка и газометрия.

При исследовании необходимо учитывать видовые особенности расположения устьиц на листе. Около 1/3 из числа более чем 3000 исследованных видов растений имеет амфиустьичные листья с устьицами с обеих сторон. Обычно устьиц больше на нижней (абакальной) поверхности листовой пластинки, хотя у некоторых злаков их количество преобладает на верхней (адаксальной). Около 2/3 видов имеет устьица только на нижней поверхности листа (гипоустьичные листья). Количество и размеры устьиц зависят также от условий произрастания, яруса листа. Растения сухих мест, светолюбивые и листья более высокого яруса имеют большее количество мелких устьиц, чем растения влажных мест обитания, теневыносливые листья и листья нижних ярусов на растении. Обычно меньше устьиц на апикальной части листовой пластинки, но эти устьица крупнее, чем на базальной части. В зависимости от яруса и расположения на листовой пластинке меняется и степень открытости устьиц, сопротивление потоку водяного пара. Поэтому очень тщательно и обоснованно должны проводиться отбор параллельных проб и сравнение вариантов опыта.

**Количество, размеры и состояние устьиц.** Количественный учет устьиц проводят при среднем увеличении микроскопа ( $\times 40$ ). Для этого исследуют по 3—5 полей зрения на трех препаратах каждого варианта и вычисляют средние значения количества и размеров устьиц. Иногда рассчитывают устьичный индекс как отношение количества устьиц к общему количеству эпидермальных клеток (в %). С помощью окуляра-микрометра находят среднюю площадь устьичной щели и площадь поля зрения микроскопа. Для этого измеряют ширину и длину устьичной щели не менее чем у 20 устьиц и устанавливают среднее значение. Площадь устьичной щели вычисляют по формуле:  $S = lab$ , где  $a$  и  $b$  — малая и большая полуоси эллипса, т. е. половина ширины и длины устьичной щели. По количеству устьиц и средней площади устьичной щели рассчитывают общую площадь устьичных отверстий в поле зрения микроскопа. На основании этого вычисляют площадь, занимаемую устьичными отверстиями, в процентах от поверхности эпидермиса. Апертуру устьиц измеряют непосредственно как ширину щели между двумя замыкающими клетками или вычисляют относительную апертуру

в процентах к значению при полностью открытой устьичной щели.

Для микроскопических исследований могут быть взяты интактные листья или части листа в том, случае, если листовая пластинка достаточно тонкая, без сильного опущения, а устьица крупные (более 15—20 мкм). При работе с интактным листом есть возможность повторить измерения во время эксперимента на одном и том же объекте и, фокусируя на разную глубину, можно наблюдать форму устьичной щели. Применение метода ограничивается чувствительностью устьиц к срезанию листа и интенсивному освещению в микроскопе. Для работы с тонкими бледно-зелеными листьями используется просвечивающее освещение. Быстро срезанные сегменты интактной листовой пластинки помещают на предметное стекло в каплю расплавленного парафина и наблюдают с масляной иммерсией. Темно-зеленые листья удобнее исследовать при освещении через объектив наблюдения с помощью opak-иллюминатора. Для прямого наблюдения, фото- и кино съемки рекомендуется использовать комбинацию кинокамеры и микроскопической оптики, обеспечивающей малое увеличение ( $\times 20$ ).

Чаще работают на фиксированном эпидермисе. Для изготовления препаратов на нижней стороне листа под прямым углом к центральной жилке лезвием делают неглубокие надрезы через 2—3 мм и срезают в том же направлении небольшие участки эпидермиса. Такой способ подготовки эпидермальных полосок предотвращает создание высоких натяжений в замыкающих клетках во время изоляции. Полоски эпидермиса помещают в склянку с абсолютным этиловым спиртом, который быстро фиксирует материал. Для контрастирования стенок замыкающих клеток устьиц препарат обрабатывают раствором хлор — цинк — йода.

Используется также микроскопия отпечатков поверхности листа. Для изготовления реплик применяют вещества, образующие пленку при испарении растворителя или в результате полимеризации. Техника изготовления пленки с отпечатками устьиц очень простая, может применяться как в лабораторных, так и полевых исследованиях, но она не обеспечивает достаточно корректных данных по степени открытости устьиц. На репликах обычно определяют только количество и размеры устьиц, так как на апертуру могут влиять органические растворители и охлаждение листа в результате их испарения. Метод не может быть использован для опущенных листьев, при погруженных устьицах и апертуре менее 1 мкм.

Наиболее распространенным материалом для изготовления реплик является коллодий. Коммерческий 4%-ный раствор коллодия в хлороформе вначале концентрируют примерно в 2 раза испарением растворителя, чтобы образование реплики на листе происходило быстрее. Применяется также раствор метакриловой кислоты, который готовят путем растворения 5—10 г бес-

цветного метакрилата в 100 мл безводного хлороформа. Чтобы избежать возможного сжимания реплики во время высушивания, используется 5%-ный раствор целлулоида в ацетоне. При изготовлении реплик каплю раствора наносят стеклянной палочкой на нижнюю сторону листа и тонким слоем распределяют примерно на 1 см<sup>2</sup> поверхности. После испарения растворителя пленки снимают пинцетом и помещают в воду, где они могут храниться. Препараты исследуют в капле воды под покровным стеклом с opak-иллюминатором или с почти закрытой ирисовой диафрагмой [115].

Артефакты могут быть сведены к минимуму при использовании для изготовления реплик силиконовой смолы, которую применяют дантисты для изготовления слепков [346]. Густой раствор силиконовой смолы, тщательно смешанный с достаточным количеством катализатора, аккуратно наносят тонким слоем на поверхность листа и оставляют для полимеризации на 2—3 мин. «Негатив» снимают с листа, высушивают и покрывают бесцветным лаком, разведенным в 1/3 по объему ацетона. Таким образом, на лаковой пленке, которая легко снимается со слепка, получают позитивное изображение поверхности листа, которое затем исследуют под микроскопом.

В последние годы для изучения поверхности листа и строения устьичного аппарата широко используется сканирующая электронная микроскопия как самой исследуемой поверхности, так и ее реплик [347]. Благодаря большой глубине фокуса сканирующего микроскопа, которая в сотни раз выше, чем у светового, получается почти трехмерное изображение поверхности. При этом видны детали в щелях и отверстиях, а также за выступающими участками поверхности. При исследовании в сканирующем микроскопе наблюдается сложный рельеф листа, взаимодействие поверхностных образований с устьицами. Показано, что на одинаковой по площади поверхности листа в световом и сканирующем электронном микроскопах видно разное число устьиц [348]. Так, на 1 мм<sup>2</sup> поверхности листа земляники в световом микроскопе видно 120—200 устьиц, а в сканирующем — 175—220, у малины соответственно 380—500 и 400—550. Такая же закономерность отмечена для листьев яблони, хмеля, вишни, крыжовника, смородины. Объяснить это можно тем, что в сканирующем микроскопе наблюдается поверхность листа в ее естественном состоянии, со складками, выступами, углублениями и другими образованиями.

В полевых исследованиях для определения состояния устьиц может быть использован метод инфильтрации, основанный на разной способности жидкостей проникать через открытые устьичные щели в ближайшие межклетники, вытесняя из них воздух. При инфильтрации межклетников соответствующие участки листа становятся прозрачными. Способность жидкостей проникать сквозь малые отверстия зависит от их поверхностного натяжения и вязкости. Как известно, еще в 1912 г. было пред-

ложено использовать ксилол, бензол и этанол в порядке уменьшения инфильтрационной способности. Ксилол проникает даже в частично закрытые и мелкие устьица, спирт — только в полностью открытые устьичные щели. Б. Славик [115] приводит список жидкостей для инфильтрации, предложенных позже другими авторами. Среди них серия: петролейный эфир, ксилол, бензол, бальзам, парафин; смесь касторового масла и бальзама в соотношении 1 : 3, та же смесь в соотношении 1 : 2; серия смесей изопропанола и воды в соотношениях от 100% изопропанола до смеси 35% изопропанола и 65% воды с 5%-ным интервалом; для очень мелких устьиц рекомендуется серия из 11 смесей ксилола и расплавленного парафина от 100% ксилола до 100% расплавленного парафина с 10%-ным интервалом.

Жидкости из капельниц наносят на нижнюю сторону листа и отмечают наличие инфильтрации жидкостей. Для увеличения четкости инфильтрационных пятен жидкости можно подкрасить Суданом III. Метод отличается простотой, но его результаты в некоторой степени субъективны и относительны. Данные дают картину степени открытости устьиц, а также отражают размеры, количество устьиц и состояние системы межклетников.

**Порометрия.** Порометры позволяют измерять сопротивление потоку водяного пара в транспирирующем листе. После обзора методов, сделанного Б. Славиком [115], появилось большое количество новых конструкций порометра, представляющих собой в основном усовершенствование классических типов прибора. Важным достижением этого периода является осознание факта существенного влияния на экспериментальные данные свойств материалов, используемых для изготовления порометров. Причем при измерении потока водяного пара существенным является не столько проницаемость, сколько адсорбция материалом паров воды. К. Паркинсон [349] систематизировал свойства наиболее широко используемых пластиков. Оказалось, что все они по индифферентности уступают стеклу. Наиболее пригодными являются полиметилпентен, политетрафлуорэтилен и полиэтилен высокой степени полимеризации. Для изготовления несущих конструкций и трубок предпочтительны листовая латунь, нержавеющая сталь, дюралюминий, полипропилен и полиэтилен.

Имеются два основных типа порометров — приборы, регистрирующие движение воздушного потока через лист в результате наложения градиента давления, и приборы, измеряющие интенсивность диффузии водяного пара или другого газа в направлении рассчитанного или измеренного градиента концентрации газа.

Порометры массового (вязкостного) потока. Этот тип порометров наиболее пригоден для амфиустьичных листьев. Скорость объемного потока воздуха через лист зависит от сопротивления нижнего и верхнего эпидермисов, а также межклеточного пространства. Последнее сопротивление

обычно мало и постоянно. Точность метода выше, когда верхние и нижние устья имеют одинаковые сопротивления и реакцию на изменяющиеся условия. Метод имеет несколько недостатков: во-первых, измеряется сопротивление движению вязкого потока воздуха, тогда как водообмен листа с атмосферой является диффузионным процессом. Во-вторых, часть листа приходится изолировать колоколом на довольно значительный период времени, пока производятся измерения. Еще один недостаток связан с тем, что используются высокие разности давлений, способные непосредственно влиять на ширину устьичной щели. Существует также опасность обезвоживания клеток мезофилла массовым потоком воздуха через межклеточное пространство. По мере совершенствования конструкции прибора, его градуировки и условий определения эти возражения снимаются. Современные конструкции приборов отличаются простотой, небольшой экспозицией листа и использованием разности давлений не выше 10 см водного столба. Параллельные измерения на одних и тех же листьях порометрами массового потока и динамической диффузии позволили установить соотношения между устьичной диффузионной проводимостью ( $g_s$ ) и проводимостью для вязкостного потока ( $k$ ), измеренной в  $\text{мм} \cdot \text{с}^{-1} \text{кПа}^{-1}$ :  $g_s = k^n$ . Значение  $n$  принимают равным 0,4. Показано, что для кукурузы это соотношение равно 0,82; для пшеницы — 0,33; для клецвины — 0,72 [349].

Действие порометра массового потока может быть основано на: 1) измерении скорости воздушного потока, 2) сравнении сопротивления листовой пластинки с известным сопротивлением капилляров, 3) регистрации времени, необходимого для падения давления в камере порометра, вызванного «утечкой» воздуха через лист. Наиболее распространены в настоящее время порометры скорости потока и падения давления. В порометре скорости потока, предложенном Рашке [115], используется измерительная трубка бюретки, куда через впускное отверстие из раствора детергента поступают мыльные пузыри. Измеряется время, которое необходимо для того, чтобы пузырек прошел определенное расстояние. Скорость потока рассчитывается в  $\text{см}^3 \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$  или  $\text{см} \cdot \text{с}^{-1}$ . В качестве источника давления используется надувная подушка, величина накладываемого давления может быть очень большой (15 мм водного столба), что благоприятно с физиологической точки зрения.

Измерение падения давления было использовано еще в порометре Дарвина [350]. Новая простая конструкция прибора описана Мильбурном [351]. На поверхности листа прочно укрепляется камера, соединенная с небольшим подкожным шприцем. Быстрым ходом назад поршня в камере создается разрежение, воздух через лист поступает в шприц. Объем поступившего воздуха измеряется по шкале цилиндра шприца подъемом поршня после его освобождения. Для повышения точности измерений очень важно обеспечение воспроизводимого времени создания

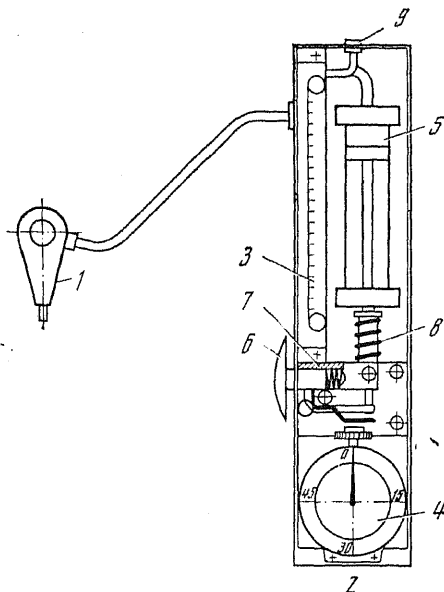


РИС. 42. Схема устройства порометра конструкции Б. И. Гуляева и О. Е. Шведовой [352]

Обозначения см. текст

разряжения и движения освобожденного поршня. Рекомендуется 3-секундный период. Очень быстрое определение позволяет сделать множество отсчетов для статистического анализа до того, как изменится состояние устьиц. Сравнительные измерения сопротивления листа новым прибором и другими вязкостными и диффузионными порометрами, а также оценка состояния устьиц на отпечатках свидетельствуют о надежности этой конструкции. Прибор

калибруется на перфорированных пластинках, проводимость которых определена с помощью равновесного диффузионного порометра.

Портативная и удобная в работе конструкция порометра разработана в Академии наук УССР [352]. Прибор (рис. 42) состоит из камеры-прищепки (1) и измерительного блока (2). Измерительный блок включает водяной манометр (3), секундомер (4), всасывающую камеру (5) и кнопку (6), связанную через рычаг (7) с плунжером (8) всасывающей камеры. Одно из колен манометра соединено с закрытой половинкой листовой камеры и одновременно через колпачок (9) со всасывающей камерой, а другое колено сообщается с внешней атмосферой.

Для измерения сопротивления камеру-прищепку фиксируют в плотно прижатом положении на листе, нажатием кнопки одновременно запускают секундомер и создают разряжение в системе, следя за показанием манометра. После изменения показания манометра на 20 или 30 мм повторным нажатием кнопки останавливают секундомер и записывают его показание.

Сопротивление, измеренное порометром, выражается в виде отношения

$$r_p = \frac{t}{\Delta N},$$

где  $t$  — время, в течение которого показание манометра изменилось на  $\Delta N$ . Параллельные определения значений  $r_p$  и листового сопротивления  $r_l$  с помощью микропсихрометра позво-

лили установить следующую формулу для расчетов листового сопротивления  $r_l$  по показанию порометра  $r_p$ :

$$r_l = 0,083r_p + 0,42.$$

Прибор может быть использован для массовой экспресс-оценки состояния листового аппарата растений.

Ряд авторов дают описание порометров массового потока, оснащенных электрической схемой для непрерывной записи изменений сопротивления листа [353, 354].

**Динамический диффузионный порометр.** Прибор состоит из листовой камеры, содержащей электрический гигродатчик, термисторы для измерения температуры листа и воздуха и регистрирующего устройства. В одних конструкциях в камеру сначала подается сухой воздух, в других — измерения начинают с существующей влажности. Регистрируется время, необходимое для изменения влажности замкнутого в камере воздуха от определенной начальной величины до предварительно установленной более высокой в результате транспирации части листовой поверхности, заключенной в камеру. Обычно выбирают интервал в 1—5% относительной влажности при исходной 50—70%. Порометры могут быть либо невентилируемые с неподвижным воздухом в камере, так что распространение водяного пара от транспирирующего листа к гигродатчику идет путем диффузии, или вентилируемые, где диффузионный поток водяного пара имеет место только в пограничном слое листа, а объем воздуха в камере тщательно перемешивается поступающим в камеру воздушным потоком с определенной влажностью. Гигродатчик должен быть плоским и расположенным параллельно листовой поверхности. В таком случае время прямо пропорционально длине диффузионного пути, которую необходимо подбирать в зависимости от количества и апертуры устьиц.

Диффузионный поток водяного пара ( $E$ , г·с<sup>-1</sup>) можно рассчитать по формуле:

$$E = \frac{(C_2 - C_1) V}{A \Delta t},$$

где  $C_1$  и  $C_2$  — начальная и конечная концентрация водяного пара в камере,  $V$  — объем воздуха (см<sup>3</sup>),  $A$  — площадь листа (см<sup>2</sup>) в камере.

Следовательно, сопротивление устьиц (с·см<sup>-3</sup>)

$$r_{\text{общ}} = \frac{(C_2 - \bar{C}) \Delta t A}{(C_2 - C_1) V},$$

где  $\bar{C}$  — средняя влажность воздуха в камере во время определения ( $\Delta t$ ):  $\ln \bar{C} = 0,5 (\ln C_1 + \ln C_2)$ .

Предполагая, что небольшое уменьшение скорости транспирации, происходящее в результате повышения влажности воздуха в камере, не изменяет температуру листа.

Из-за поглощения водяного пара стенками камеры и гигродатчиком эффективный объем камеры всегда больше, чем измеренный. Это особенно справедливо для ранних моделей, в которых при изготовлении камеры использованы акриловые материалы и хлорид лития в качестве датчика влажности.

Теория диффузных порометров предполагает равенство температур листа и гигродатчика, однако все существующие конструкции имеют заметные температурные эффекты. Ошибка снижается путем уменьшения размера камеры, ее затенения, а также перемешиванием воздуха в камере (вентиляционный тип диффузного порометра). Другая возможность избежать этой ошибки представляется в конденсационном порометре [355] Здесь датчик влажности помещают на поверхность, где смесь лед — вода поддерживается температура 0°. Камера порометра заполняется сухим воздухом и измеряется время, необходимое для начала конденсации водяного пара на охлажденной поверхности.

Диффузионные порометры калибруют по испаряющим стандартам в определенных температурных пределах. Первыми стандартами были серии полых цилиндров разной высоты, расположенные между влажной фильтровальной бумагой и камерой. На основе диффузионной теории рассчитывалось сопротивление цилиндров. Но из-за проникновения сухого воздуха в цилиндры во время цикла высухания их нельзя рассматривать как равновесную систему. В настоящее время более распространена калибровка с использованием перфорированной пластины, отделяющей влажную фильтровальную бумагу от камеры. При работе необходимо соблюдать осторожность, чтобы избежать попадания капельно-жидкой воды и конденсации влаги в порах пластины. Сопротивление пластины на единицу площади ( $R$ ) вычисляют по формуле  $R = (d/\pi \cdot a + 1/4) / aDN$ , где  $a$  и  $d$  — радиус и глубина поры соответственно,  $N$  — количество пор на единицу площади,  $D$  — диффузионный коэффициент водяного пара в воздухе. Выражение внутри скобок представляет основное сопротивление пор, второе выражение — поправка на сопротивление диффузии водяного пара при движении от пластины. Показано, что более точной для вычисления является формула  $R = (d/\pi a + 1/4 - a(N/\pi)^{0.5}) / DaN$ . Разработана таблица определения сопротивления пор и поправки в зависимости от количества пор на единице поверхности для пластины с радиусом и глубиной пор соответственно 0,52 и 1,52 мм при диффузионном коэффициенте водяного пара в воздухе  $25,2 \text{ мм}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ .

Другой методический подход состоит в измерении средней скорости испарения с влажной фильтровальной бумаги, находящейся в камере. Различная скорость испарения достигается варьированием экспонируемой площади. Вода к фильтровальной бумаге подается из калиброванного капилляра, движение мениска в нем является мерой испарения. Эти методы могут быть



использованы для калибровки не только динамических, но и равновесных диффузионных порометров [349].

Динамические диффузионные порометры являются портативными приборами, позволяющими проводить быстрое измерение как в вегетационных, так и в полевых опытах. Их точность находится в пределах  $\pm 10\%$ .

Равновесный диффузионный порометр К. Паркинсон [349] приводит описание этого типа порометра, применяемого с 1980 г. Принцип действия прибора состоит в регистрации влажности воздуха в камере из нержавеющей стали между поверхностью листа и металлической сеткой, за которой циркулирует сухой воздух. При помещении камеры на лист создается диффузионный градиент между насыщенными водяными парами системой межклетников листа и сухим воздухом за сеткой. Следовательно, диффузионный поток водяного пара

$$F = (\chi_l - \chi_p) / (r_l + r_{p1}) = \chi_p / r_{p2};$$

отсюда

$$r_l = r_{p2} (\chi_l - \chi_p) - (r_{p2} + r_{p1}),$$

где  $\chi_p$  — абсолютная влажность, измеренная гигродатчиком;  $r_l$ ,  $r_{p1}$  и  $r_{p2}$  — сопротивления диффузионному потоку водяного пара соответственно в листе, от поверхности листа и от поверхности сухого воздуха до гигродатчика.

Точные измерения сопротивления водяному пару внутри камеры проводят путем калибровки прибора по стандартным сопротивлениям. Если исходить из изотермических условий, можно записать

$$r_l = r_{p2} (1/h_p) - (r_{p2} + r_{p1}),$$

где  $h_p$  — относительная влажность, регистрируемая датчиком. Обычно лист и воздух не имеют изотермических условий, а находятся в термическом равновесии, и можно ввести необходимую поправку на основе энергетического баланса листа. Для повышения точности прибора необходим тщательный подбор размеров камеры и расположения датчика.

Равновесный порометр с непрерывным потоком воздуха. В этом типе порометра измеряется скорость потока сухого воздуха, необходимая для поддержания заданной влажности в камере, укрепленной на транспирирующем листе [115]. Здесь поддерживается баланс между потоком транспирируемой воды и потоком сухого воздуха, поэтому ошибки из-за различий между статическими и динамическими ответами датчика и вследствие адсорбции и десорбции воды внутренними стенками камеры ограничены. Поток водяного пара, обусловленный транспирацией, равен

$$E = \frac{C_1 - C_2}{r} = \frac{VC_2}{A},$$

где  $C_1$  и  $C_2$  — концентрации водяного пара при температуре ли-

ста и воздуха соответственно;  $r$  — общее сопротивление,  $V$  — скорость потока воздуха,  $A$  — площадь листа в камере. Для изотермических условий общее сопротивление вычисляется по формуле

$$r = \left( \frac{100}{h} - 1 \right) \frac{A}{V},$$

где  $h$  — относительная влажность, которая, как и площадь листа, заключенного в камеру ( $A$ ), постоянна. Следовательно, сопротивление водяному пару в изотермических условиях является функцией только скорости входа сухого воздуха ( $V$ ). Поэтому порометр можно непосредственно калибровать в единицах сопротивления.

В настоящее время равновесные порометры комбинируются с измерителями потока  $\text{CO}_2$  для одновременной регистрации фотосинтеза и транспирации. Точность равновесных порометров  $\pm 10\%$ .

Диффузионные порометры с использованием газов. Принцип действия этого типа порометра основан на измерении скорости диффузии через амфиустичную листовую пластинку газов, иных, чем водяные пары [115, 349]. Подбор газов для диффузионных порометров проводят на основе удобства учета изменения концентрации, хотя возможно их существенное влияние на состояние устьиц. Обычно используют водород, окислы азота, гелий, аргон, криптон.

Слейчером и Джарвисом [115, 122] предложен порометр для непрерывного измерения скорости диффузии закиси азота ( $\text{N}_2\text{O}$ ), градиент концентрации которой создается подачей газа в воздух, проходящий через один из двух компарментов газообменной камеры. Изменения концентраций  $\text{N}_2\text{O}$  в воздухе с верхней и нижней сторон листа регистрируют с помощью инфракрасного газоанализатора. Сопротивление, вычисленное, исходя из потока  $\text{N}_2\text{O}$  ( $\text{см}^3 \cdot \text{см}^{-1} \cdot \text{с}^{-1}$ ) и установленной разницы концентраций ( $\text{см}^3 \cdot \text{см}^{-3}$ ), включает сопротивление межклетников, устьиц с обеих сторон листа и обоих пограничных слоев. Последнее может быть уменьшено перемешиванием воздуха в камере или определено экспериментально как общее сопротивление влажной реплики (фильтровальной бумаги) в условиях транспирирующего листа. Метод может быть использован для характеристики устьичной проводимости, если сопротивление листа измеряется в условиях, когда внутреннее сопротивление и сопротивление пограничных слоев постоянны и поддаются измерению. Установленное на модельной перфорированной мембране соотношение коэффициентов диффузии водяного пара и закиси азота  $D_{\text{H}_2\text{O}} : D_{\text{N}_2\text{O}} = 1,54$  позволяет рассчитывать сопротивление потоку водяного пара.

Авторами показано, что закись азота в используемой концентрации не влияет на фотосинтетическую фиксацию  $\text{CO}_2$  и транспирацию.

Предложено также использование газов, имеющих радиоактивные изотопы (криптон, аргон), скорость диффузии которых через лист регистрируют счетчиком Гейгера. Стандартная ошибка определения портативным порометром, использующим  $^{85}\text{Kг}$ , составляет  $\pm 3\%$  [349].

Ошибка определения с помощью диффузионных порометров газов, как и в случае порометров массового потока, возрастает при разном поведении устьиц верхнего и нижнего эпидермиса. Другой возможный источник ошибки может быть связан с разной проницаемостью кутикулы для паров воды и газов.

Несколько иной методический подход применен в тритиевом диффузионном порометре, основанном на измерении скорости диффузии тритиевой воды в лист [349]. Этот тип порометра используется в комбинации с измерением поступления в лист меченой углекислоты. Сухой воздух, содержащий  $^{14}\text{CO}_2$ , пропускают через охлажденную тритиевую воду и подают в камеру с листом. После определенной экспозиции листа в этой атмосфере его отчлняют от растения и определяют содержание  $^3\text{H}$  и  $^{14}\text{C}$ . Исходят из предположения, что поглощение  $^3\text{H}_2\text{O}$  идет идентичным путем, но в противоположном направлении и имеет то же сопротивление, что диффузия водяного пара

$$(r_l + r_a)^{-1} = F_l / \chi_l,$$

где  $r_l$  и  $r_a$  — сопротивления листа и пограничных слоев,  $F_l$  — плотность потока трития в лист, измеренная по скорости распада  $^3\text{H}$  в растительной ткани за единицу времени экспозиции, и  $\chi_l$  — средняя концентрация трития в воздухе, подаваемом в камеру с листом, измеренная по скорости радиоактивного распада на единицу объема. Сопротивление пограничных слоев ( $r_a$ ) измеряют на влажной фильтровальной бумаге, где  $r_l$  равно 0.

Сравнение значений сопротивления диффузии водяному пару, полученных с помощью динамических, равновесных и тритиевых диффузионных порометров, выявило линейную зависимость ( $y = ax + b$ ) между сопротивлениями, измеренными различными порометрами. Если  $x$  — показания динамического диффузионного порометра, а  $y$  — показания других порометров, то значение «а» меньше единицы, т. е. динамический диффузионный порометр всегда регистрирует несколько большее изменение сопротивления;  $b$  может принимать положительные и отрицательные значения. Например, сравнение показаний динамического и тритиевого диффузионных порометров дает уравнение  $y = 0,82x - 0,05$ . Параллельное измерение сопротивления диффузии водяного пара микропористой полипропиленовой пленки с помощью разных порометров дало близкие значения: 0,065 и 0,077 — гравиметрическими методами; 0,067 — равновесным порометром с непрерывным потоком воздуха; 0,087 и 0,106 — динамическими диффузионными порометрами разных моделей.

## ТРАНСПОРТ ВОДЫ В ЛИСТЕ

Во введении к данной книге и в первом разделе настоящей главы мы достаточно резко критиковали все еще широко распространенную в настоящее время упрощенную схему транспорта воды в растении, уподобляющей эту важнейшую физиологическую функцию чуть ли ни простому физическому процессу, регулируемому главным образом действием внешних факторов. При этом мы обещали привести и рассмотреть в V главе факты, не укладывающиеся в такую схему, прежде всего факты непосредственного участия живых клеток в транспорте воды и его эндогенной регуляции.

Мы уже рассмотрели корневую систему («нагнетающий осмометр») и стебель («киндифферентное пассивное ложе водного тока»); соответствующие факты там были приведены. Теперь мы вплотную подходим к заключительному участку пресловутого канала «почва — растение — атмосфера» — листу, присасывающее действие транспирации которого считается верхним, наиболее мощным, концевым двигателем, создающим пронизывающую все тело растения гидростатическую тягу. Не будь этой тяги, вообще не было бы и восходящего водного тока (правда, у погруженных в воду растений, не говоря уже о наземных животных, циркуляция внутренних жидкостей с успехом осуществляется без всякой транспирации).

Листу как главному органу транспирации посвящена обширная и весьма разнообразная литература. Основное внимание ее авторов сосредоточено на таких вопросах, как интенсивность транспирации и ее зависимость от внутренних и внешних факторов (преимущественно последних), механизм устьичных движений, устьичное сопротивление и устьичная проводимость, околоустьичная транспирация, водный дефицит листа. Подробный разбор этих работ не входит в нашу задачу, и мы коснемся их лишь отчасти.

Исследователей в первую очередь интересует не столько сам по себе водообмен живых клеток и регулирующий его механизм, сколько, например, кратчайший и наиболее легкий путь воды от сосудов ксилемы до мест ее испарения. Живые клетки при этом пока что остаются в тени.

### ТРАНСПИРАЦИЯ И МЕСТА ИСПАРЕНИЯ

Общее уравнение транспирации [356, 357] имеет следующий вид:

$$E = \frac{sA + c_p \rho D h_b}{\lambda [s + \gamma(1 + g_a/g_c)]},$$

где  $E$  — скорость транспирации,  $A$  — доступная энергия,  $D$  — дефицит давления пара,  $g_b$  — проводимость пограничного слоя воздуха,  $s$  — скорость ветра,  $g_c$  — проводимость кроны,  $c_p$  —

удельная теплоемкость воздуха при постоянном давлении,  $\rho$  — плотность воздуха,  $\gamma$  — психрометрическая константа,  $\lambda$  — теплота парообразования воды.

С середины 60-х годов это уравнение используется экологами и физиологами для определения скорости транспирации посевов и индивидуальных видов в сообществах. Это уравнение может быть применено для разных периодов — минут, часов, дней и недель [133].

Движущей силой транспирации считается колоссальный перепад водного потенциала между листом и окружающим его воздухом (табл. 30), поскольку суммарный поток воды направлен в сторону меньшего водного потенциала.

Листовые жилки, состоящие из тяжёлой ксилемы и флоэмы, образуют в листе настолько густую сеть, что любая его клетка оказывается достаточно близко от источника воды. Каков же путь воды в листе от сосуда ксилемы до места испарения? Считается, что это путь по клеточным стенкам [10, 12, 13, 46, 358—361], т. е. в обход содержимого живых клеток. Правда, в работе [362] сделана попытка разграничить путь движения по клеточным стенкам с трансцеллюлярным путем; полученные результаты свидетельствовали примерно в равной степени в пользу обоих путей. Однако это никак не сказалось на общепринятой точке зрения, согласно которой вода в листе передвигается по апопласту.

Выше мы цитировали работу Ньюмена [287], который пришел к выводу, что клеточные стенки корня обладают слишком высоким сопротивлением для того, чтобы стать главным путем движения воды. По сути дела, к аналогичному заключению для движения воды через лист пришел Бойер [363], но вместо предположения о движении воды по симпласту он предпочел самый короткий путь с низким сопротивлением из ксилемы прямо до места испарения (не по оболочкам, а в виде жидкостного тока).

В последнее время важную роль в движении воды от ксилемы до мест испарения отводят оболочкам клеток эпидермиса [364]. Предполагается, что наиболее активные места испарения

ТАБЛИЦА 30. Примерные значения водного потенциала ( $\Psi$ ) и разности водных потенциалов ( $\Delta\Psi$ ) для гипотетической системы почва — растение — воздух [12]

Объект	$\Psi$ , бар	$\Delta\Psi$ , бар	Объект	$\Psi$ , бар	$\Delta\Psi$ , бар
Почвенная вода	—0,5	—	Лист	—15	—10
			Воздух	—1000	—985
Корень	—2	—1,5			
Стебель	—5	—3			

Примечание. Предполагаемые условия — сравнительно небольшое дерево, хорошо увлажненная почва, относительная влажность воздуха около 50 % при 22°.

(т. е. места с наименьшим сопротивлением для диффузии водяного пара к устьичной щели) расположены не на стенках клеток мезофилла, а на внутренних стенках эпидермальных клеток, смежных с устьичными щелями. Гипотеза о том, что именно эпидермис является главным путем движения воды, подкрепляется наблюдением, согласно которому внутренние стенки эпидермиса способны поддерживать умеренную скорость испарения во влажную атмосферу [364]. Полагают также, что значительное количество воды теряется через наружные поверхности самих замыкающих клеток (даже когда устьичные щели закрыты). Это так называемая околоустьичная транспирация, которой в последнее время уделяют большое внимание [365—375]. Помимо устьичной и околоустьичной, важное значение придают также кутикулярной транспирации [46].

Итак, по существующим представлениям, вода в листьях из трахеидных окончаний проводящих пучков движется по клеточным стенкам к местам испарения — подустьичному пространству, замыкающим клеткам или эпидермису. Нетрудно заметить, что об участии воды в водообмене клеток мезофилла не говорится почти ничего.

#### АВТОКОЛЕБАНИЯ ПРОЦЕССОВ ВОДООБМЕНА ЛИСТА

При наблюдениях за кинетикой водообмена листа оказалось, что практически все связанные с ним процессы обнаруживают автоколебания. Сначала широкую известность получили суточные (циркадные) ритмы. Однако затем по мере накопления данных период автоколебаний стал прогрессивно уменьшаться вплоть до часов и даже минут [266, 337, 342, 376—387]. Наконец, были обнаружены автоколебания поступления воды в листья и выделения из листьев водяного пара с периодом от 1 до 10 мин [388]. Эти колебания были зарегистрированы у столь различных видов, как картофель, овес, плющ и др. (всего 9 видов).

Оказалось далее, что колебания поступления и отдачи воды не связаны с изменениями сопротивления листа току газа, т. е. со степенью открытости устьичной щели. Это обстоятельство имеет принципиально важное значение. Устьичный аппарат может быть иммобилизован высокой концентрацией газа (в лабораторных условиях), порометр не регистрирует колебаний устьиц, но колебания водного тока в листе продолжают. Подобная ситуация отмечена как у отделенных, так и неотделенных листьев [388]. У отделенных листьев поступление воды учитывали при помощи потометра (листья срезали под водой), у неотделенных — с помощью прибора, описанного в [384]. О транспирации судили с помощью инфракрасного психрометра, измеряя влажность в прилегающем к листу слое воздуха. Для пропускания через лист газов, предназначенных для дезорганизации механизма, регулирующего работу устьиц, имелся

специальный баллон и вакуумный насос. Лист при этом находился в специально сконструированной авторами камере. Пропускание азота или углекислоты через камеру с листом иммобилизовывало устьичный контрольный механизм, однако колебания в поглощении воды, водном токе и влажности прилегающего к листу слоя воздуха происходили без устьичных движений и имели один и тот же короткий период, хотя фазы поглощения воды и транспирации не совпадали [388]. Несмотря на сделанные ими столь важные открытия, авторы все же присоединяются к мнению о движении транспирационного тока после выхода воды из сосудов по клеточным оболочкам [389], поскольку сопротивление транспорту через клетки якобы выше, чем через клеточные стенки [390, 391].

В дальнейшем непосредственно не связанные с внешними воздействиями короткопериодные автоколебания отдельных процессов, из которых складывается водообмен листа, стали все больше привлекать внимание исследователей. Изучение таких автоколебаний, являющихся внешним выражением эндогенной регуляции скорости водных потоков, безусловно, может дать ценную информацию о механизмах транспорта воды в листе.

Еще в работе [388] обращено внимание на несовпадение фаз поступления в лист воды и транспирации, что авторы первоначально объясняли запаздыванием во времени передачи изменений водного потенциала через лист. Предположение о подобном отставании одного процесса (транспирации) от другого (поступления в лист воды) вполне резонно, однако позднее все же наблюдалось не просто запаздывание фаз, а самая настоящая противофазность транспирации и поступления воды при неизменном устьичном сопротивлении и постоянной температуре воздуха (рис. 43) [133].

Такая же противофазность отмечена и в ряде других работ. Ее наблюдали В. Ю. Ушаков и И. Р. Колтунова с периодом колебаний 6 мин (рис. 44), причем под действием анестетика — хлороформа — автоколебания полностью исчезали (рис. 45), хотя процессы водообмена и продолжались, правда, с пониженной скоростью [392, 393].

Противофазность наблюдали также в опытах с фасолью [394], выявивших 2—3-минутные автоколебания как поступления, так и выделения воды, причем более четкая противофазность отмечена в условиях несколько ограниченного водоснабжения (рис. 46). В этой работе опыты ставились как с отделенными листьями, так и с интактными растениями. В опытах с листьями, находившимися на растении, скорость водного потока в черешке регистрировали датчиками ИВП-4, а интенсивность транспирации — датчиками ИРТ-2. Эти специализированные датчики разработаны в АН МССР, равно как и двухуровневая система сбора, регистрации и обработки информации на базе ЭВМ «Электроника 60» и «СМ 4», сопряженных через

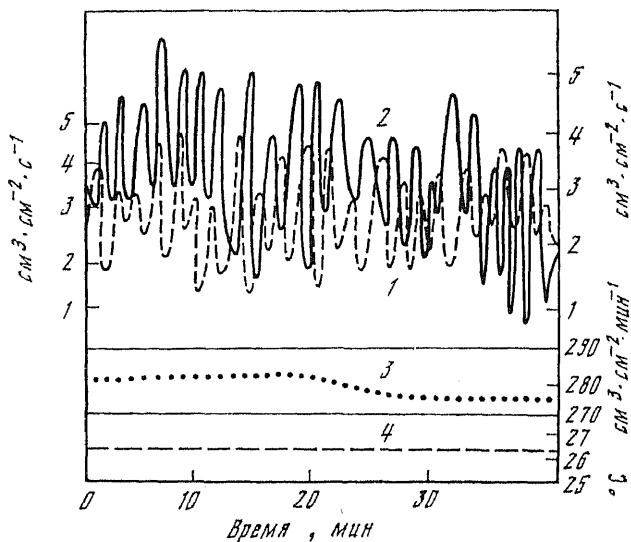


РИС. 43. Автоколебания транспирации и поступления воды в лист *Erythrina variegata* при неизменной апертуре устьиц и постоянной температуре воздуха [133]

1 — поступление в лист воды; 2 — испарение воды листом; 3 — скорость тока воздуха через камеру с листом (характеризует устьичное сопротивление); 4 — температура воздуха

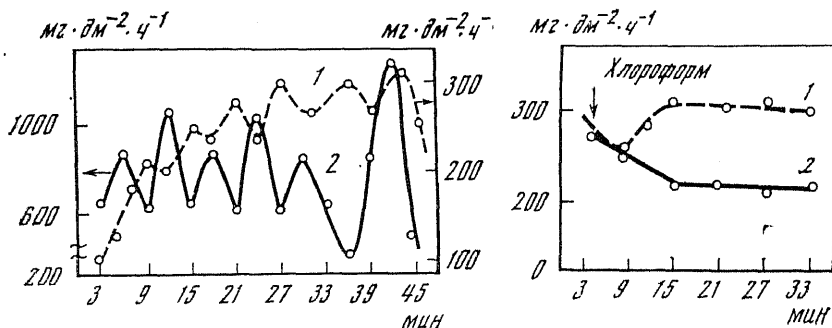


РИС. 44. Автоколебания транспирации и водопоглощения листьев *Vicia faba* [392]

1 — водопоглощение; 2 — транспирация

РИС. 45. Реакция листьев *Vicia faba* на действие паров хлороформа: полное исчезновение автоколебаний и задержка воды в листьях [392]

1 — водопоглощение; 2 — транспирация

обеспеченную соответствующей программой аппаратуры. При работе с отделенными листьями, погруженными черешками в воду, водопоглощение учитывали с помощью потометров, а транспирацию — весовым методом на весах АДВ-200. Поскольку ритмические колебания транспирации и водопоглощения за-



отн. ед.

$2 \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$

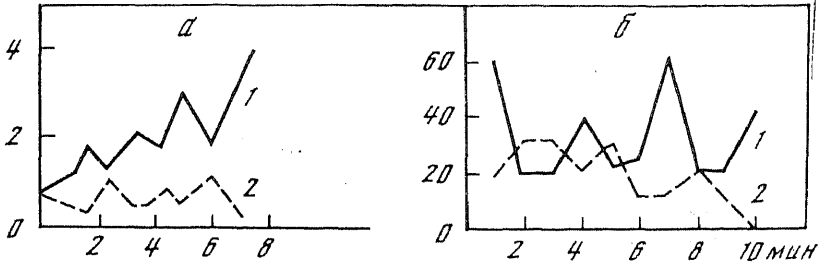


РИС. 46. Автоколебания транспирации (1) и поступления воды (2) у неотделенных от растения (а) и отделенных (б) листьев растений *Phaseolus vulgaris*, культивировавшихся при влажности почвы 40 % от ПВ [394]

$\text{мг} \cdot \text{дм}^{-2} \cdot \text{мин}^{-1}$

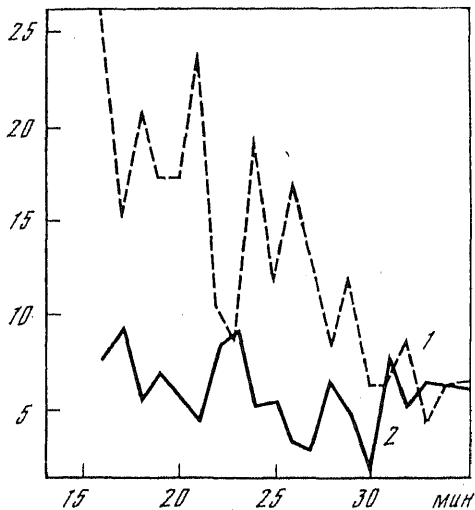


РИС. 47. Автоколебания водопоглощения (1) и транспирации (2) у листа *Hordeum vulgare*, перенесшего почвенную засуху

регистрированы не только у интактного растения, но и у отделенных листьев, эти колебания вряд ли можно рассматривать как отражение сопровождающих транспорт воды соответствующих колебаний в корневой системе [244, 260, 266, 283, 284] или в стебле [338]; причина этих колебаний связана, очевидно, с функционированием самих листьев.

Интересные наблюдения были проведены Н. В. Балиной и Т. А. Лобановой во время самого начального этапа водообмена листа, перенесшего почвенную засуху (неопубликованные данные). В этом опыте растения ячменя (*Hordeum vulgare*) выращивали в вегетационном домике в почвенной культуре при влажности почвы 70 % ПВ. Засуху создавали прекращением полива в фазу выхода в трубку, причем влажность почвы довели до 20 % ПВ. Срезали 4-й лист, считая снизу (тургор его был ослаблен, а самый кончик пожелтел), погружали его нижним концом в воду и регистрировали ход водопоглощения и транс-

пирации. Поглощение воды учитывали с помощью потометра, транспирацию — весовым методом, на весах АДВ-200. Первая точка отсчета была взята через 15 мин. Результаты представлены на рис. 47. Из хода кривых нетрудно заметить, что водопоглощение перенесшего обезвоживание листа явно превышало транспирацию, особенно в первые 15 мин наблюдений; затем лист восстановил тургор и положение выровнилось. Однако на протяжении всего периода наблюдений сохранялась четко выраженная противофазность водопоглощения и транспирации.

Полученные данные показывают, что в процессе своего движения по листу вода не просто пассивно протягивается через его ткани к «местам испарения» (в основном по апопласту), как принято считать, но что в водообмене активно участвуют живые клетки, через которые вода и проходит.

Противофазность транспирации и поступления воды может свидетельствовать о том, что водообмен листа складывается из двух относительно самостоятельных, ритмически чередующихся фаз: 1) поступления воды в клетки листа и 2) выделения воды из тех же клеток. Следовательно, намечается явная аналогия с транспортом воды через корневую систему, также имеющим двухфазный характер [260]. Более того, данные, полученные В. Ю. Ушаковым и И. Р. Колтуновой при испытании действия хлороформа на автоколебания поступления и отдачи воды листом [392, 393], наводят на мысль, что по аналогии с корневой системой в листе также существуют две составляющие транспорта воды: метаболическая и осмотическая. В самом деле, при действии хлороформа, элиминирующего метаболическую составляющую, водообмен листа все же продолжается, хотя и со сниженной скоростью, но только без всяких автоколебаний. Очевидно, он продолжается за счет одной осмотической составляющей, поскольку автоколебания, как и в корневой системе, представляют собой атрибут именно метаболической составляющей. При функционировании одной осмотической составляющей водный ток направляется, по-видимому, по апопласту, минуя содержимое живых клеток; поэтому автоколебаний и нет.

При рассмотрении рис. 45 из той же работы В. Ю. Ушакова и И. Р. Колтуновой обращает на себя внимание еще одно обстоятельство, а именно: при действии хлороформа транспирация тормозится в большей степени, чем водопоглощение. Это может свидетельствовать о большей энергозависимости и вообще о более сложной природе процесса выделения воды из клеток, чем ее поступления в клетки: при нарушении метаболизма клетки переполняются водой, выделение которой затруднено, возможно, из-за ингибирования внутриклеточного сократительного аппарата. Здесь, вероятно, уместно напомнить о прямой зависимости транспирации от дыхания [395].

## НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ИТОГИ

Приведенные факты свидетельствуют о том, что транспорт воды в растении представляет собой значительно более сложное явление, чем можно было бы ожидать, исходя лишь из бытующих ныне представлений. В продвижении воды по растению на всем пути ее восходящего тока от эпидермиса корня до замыкающих клеток устьиц, помимо факторов, значение которых не вызывает сомнений, определенную роль, по-видимому, играют энергозависимые микроколебания потенциала давления паренхимных клеток, осуществляемые при участии внутриклеточного сократительного аппарата. Участие последнего может быть двояким: 1) изменение объемов клеток, 2) открывание и закрытие водных каналов или пор в плазмодесмах и мембранах. Непременным условием одностороннего водного тока при этом должна быть клеточная полярность. Микроколебания потенциала давления паренхимных клеток являются своеобразным механизмом, регулирующим водный потенциал и создающим его локальные градиенты на пути восходящего тока: в момент сокращения клетки потенциал давления содержащейся в ней воды резко возрастает, возрастает настолько, что суммарный водный потенциал из отрицательного превращается в положительный. Стало быть, экскреция воды будет происходить в направлении градиента водного потенциала. Вопрос о роли короткопериодных ритмических микроколебаний потенциала давления паренхимных клеток представляет собой одну из «горячих точек» в изучении механизмов и движущих сил восходящего водного тока в растении.

В активном участии паренхимных клеток выражается функционирование метаболической составляющей транспорта воды. Эта составляющая наиболее обстоятельно изучена в корневых системах, но она имеется, по-видимому, и в стебле, и в листьях. Кроме метаболической, функционирует еще осмотическая составляющая, имеющая совсем иную природу и иной механизм. В настоящее время, к сожалению, большинство исследователей замечают только одну эту составляющую. Однако, только тогда, когда метаболическая составляющая получит всеобщее признание и будет детально исследована, мы сможем приблизиться к пониманию природы транспорта воды в растении, которая пока что представляется нам во многих отношениях загадочной.

## ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА НА МЕТАБОЛИЗМ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Если для осуществления физиологических функций необходимо столь высокое содержание в тканях воды, как сказано выше, то и продуктивность растения, являющаяся интегральным результатом всех в совокупности физиологических процессов, должна теснейшим образом зависеть от его водного режима. Имеющиеся на этот счет данные не оставляют сомнений в том, что дело именно так и обстоит [13, 28, 33, 95, 98, 133, 230, 234, 235, 244, 254, 396—413]. Показано, что одна и та же культура в разных зонах произрастания или в одном и том же регионе, но в разные периоды вегетации потребляет различное количество влаги на образование вегетативной массы. На синтез единицы сухого вещества растения расходуют тем меньше влаги, чем лучше они обеспечены другими необходимыми условиями для роста и развития [414].

Оптимальной водообеспеченностью для многих сельскохозяйственных культур является наличие влаги в почве в пределах 60—70 % ПВ. Повышение содержания сухого вещества в листьях пшеницы, например, отмечено при увеличении влажности почвы до 70—80 % ПВ, дальнейшее повышение почвенной влажности уже тормозит синтетические процессы [415].

Уровень водообмена растительного организма подвержен значительным колебаниям в течение всего жизненного цикла. Непродолжительность стационарного состояния водного баланса растений обусловлена как неустойчивостью сочетания факторов внешней среды, так и динамичностью метаболических процессов в отдельных клетках и тканях. В зависимости от интенсивности и количества фотосинтетической радиации, величин температурных градиентов в системе почва — растение — атмосфера, относительной влажности воздуха, скорости ветра, запасов продуктивной влаги в почве и других условий распределение влаги по органам одной и той же культуры на разных этапах онтогенеза часто значительно различается в разные вегетационные периоды.

При достаточных запасах влаги в почве оводненность растительных тканей сравнительно высока, хотя полная насыщен-

ность их влагой не является оптимальной для роста и развития растений. Оптимальная оводненность, как правило, характеризуется небольшим водным дефицитом. Например, у пшеницы он составляет 3—10 %. Изменения в оводненности тканей, их водном балансе отражаются на уровне, направленности и взаимосвязи физиологических процессов, определяющих формирование урожая и его качество.

## ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В УСЛОВИЯХ ЗАСУХИ

На рис. 48 представлены изменения водного потенциала листа и корня по мере иссушения почвы. Из хода кривых видно, что водный потенциал как корня, так и листа (особенно последнего) обнаруживает суточные колебания, обусловленные транспирацией и отставанием поглощения воды от ее траты, т. е. нарастанием водного дефицита. Схема на рис. 49 иллюстрирует зависимость водного потенциала, осмотического потенциала и потенциала давления листа от содержания воды: по мере потери воды тургорное давление (потенциал давления) исчезает и водный потенциал становится равным осмотическому [416]; растение достигает точки постоянного завядания.

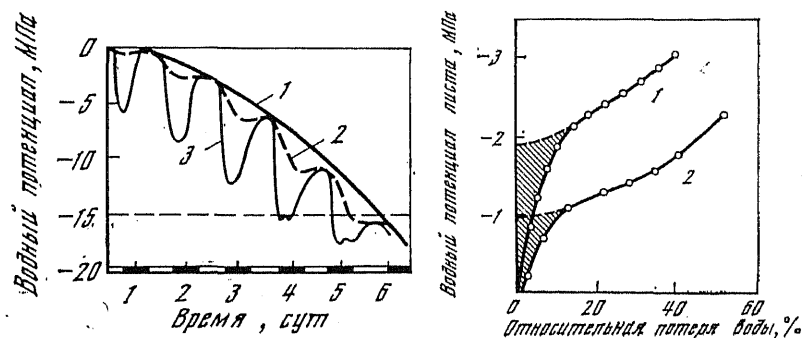


РИС. 48. Диаграмма, показывающая изменения водного потенциала почвы (1), корня (2) и листа (3) растения по мере снижения водного потенциала почвы от величины, близкой к нулю, до влажности устойчивого завядания [133]

Черные участки на оси абсцисс соответствуют темному времени суток

РИС. 49. Схема, иллюстрирующая зависимость водного потенциала, осмотического потенциала и потенциала давления (тургора) от содержания воды в растении [133]

Водный потенциал представлен сплошной линией, осмотический — пунктирной, тургор — заштрихованной зоной. 1 — Ginkgo; 2 — Salix

С физиологической точки зрения чрезвычайно важно установить чувствительность различных процессов жизнедеятельности и последовательность их нарушения при засухе [95, 98, 235, 401, 417—421].

В свое время полагали, что величина урожая определяется прежде всего интенсивностью фотосинтеза, а также соотношением между фотосинтезом и дыханием (поскольку баланс органических веществ в растении зависит именно от этого соотношения); зависимость между урожаем, фотосинтезом и дыханием представляли себе сравнительно несложной и пытались даже выразить одним-единственным уравнением. Правда, ведущая роль фотосинтеза в создании урожая биомассы растения уже очень давно была взята под сомнение В. Н. Любименко и С. П. Костычевым [422]. Однако взгляды этих выдающихся ученых не сразу получили признание, поэтому причину снижения урожая при засухе продолжали искать главным образом в депрессии фотосинтеза. Предполагали, что вследствие снижения оводненности листьев устьица закрываются, поступление углекислоты в межклетники прекращается или очень сильно затрудняется и, как следствие, фотосинтез подавляется. Поскольку именно в процессе фотосинтеза осуществляется новообразование органических веществ, то его приостановка (или даже замедление) неизбежно повлечет за собой снижение урожая. Снижению урожая должна способствовать также усиленная трата ассимилятов при дыхании, которое в условиях засухи сплошь и рядом активируется [98]. Неблагоприятно складывающийся общий баланс органических веществ (пониженное новообразование при фотосинтезе и повышенное расходование при дыхании) может привести к тому, что растение начнет голодать [423]. Подобное предположение оказалось, однако, несостоятельным.

Характер ответной реакции растений при засухе не однотипен. Он определяется всем комплексом сопутствующих факторов, в том числе скоростью, глубиной и продолжительностью обезвоживания или прогрева, биологическими особенностями растений, условиями минерального питания. Кроме того, влияние каждого вида засухи (почвенной, атмосферной или же их сочетания) имеет свои специфические черты. В зависимости от конкретных условий засуха может вызвать подчас прямо противоположные изменения морфологических и физиологических признаков [98]. Поэтому а priori нельзя исключить того, что описанная выше предполагаемая последовательность нарушений физиологических процессов, приводящих к снижению урожая, иногда имеет место. Однако первоначальная причина снижения урожая при засухе в подавляющем большинстве случаев заключается все же не в депрессии фотосинтеза, а в подавлении ростовых процессов [33, 133, 396, 417, 424—436]. Впрочем,

это справедливо в отношении не только засухи, но любых неблагоприятных воздействий: другие физиологические процессы еще продолжают (даже могут усиливаться), а рост уже задержан. Причина первоочередной остановки именно роста заключается, по всей видимости, в нарушении согласованности и взаимной пригнанности между отдельными физиологическими функциями, так как рост представляет собой самый сложный процесс, требующий наиболее точной координации между всеми функциями [234]. Вследствие же подавления ростовых процессов сокращается площадь листьев, т. е. ассимилирующая поверхность, а при меньшей величине этой поверхности, даже интенсивно работающей, общее количество ассимилятов уменьшается, что и является основной причиной снижения урожая при засухе.

Следует отметить, что рост листьев, по-видимому, более чувствителен к водному дефициту, нежели рост корней. Действительно, корневая система обладает колоссальными потенциальными способностями к росту, что мы и отмечали в главе IV. Несмотря на отмирание при водном дефиците верхушек главных корней, вскоре начинается рост боковых корней, которые функционально заменяют главные. Таким образом, корневая система в целом продолжает свое функционирование, борясь с засухой [437—441].

Вопрос о том, какая фаза роста — деление или растяжение — чувствительнее к водному дефициту, является дискуссионным. По более старым данным, чувствительнее деление [396, 442], по более новым — растяжение [430]. Поддержанию полноценного тургора для нормальной жизнедеятельности вообще придается решающее значение [431—435].

Опережающее депрессию фотосинтеза торможение роста наглядно иллюстрируется ходом кривых на рис. 50.

#### ФОТОСИНТЕЗ ПРИ ЗАСУХЕ И РОЛЬ «ПЕРЕКОРМА» ЛИСТЬЕВ

Фотосинтез при засухе тормозится отнюдь не сразу: при неглубокой и (или) непродолжительной засухе его интенсивность даже немного возрастает [443—446] и лишь при сильной и (или) продолжительной — уменьшается [33, 98, 235, 410, 423, 424]. Сказанное иллюстрируется кривой на рис. 51.

Таким образом, интенсивность фотосинтеза по мере прогрессирования обезвоживания изменяется двухфазно: сначала увеличивается, а затем уменьшается, т. е. при переходе от первой фазы ко второй знак реакции меняется на обратный. Аналогичная двухфазность ответной физиологической реакции тканей мезофитов на засуху обнаружена при исследовании не только фотосинтеза, но также и многих других физиологических функций — скорости некоторых биосинтезов (например, синтеза ряда белков, сахарозы), активности некоторых ферментов, транспор-

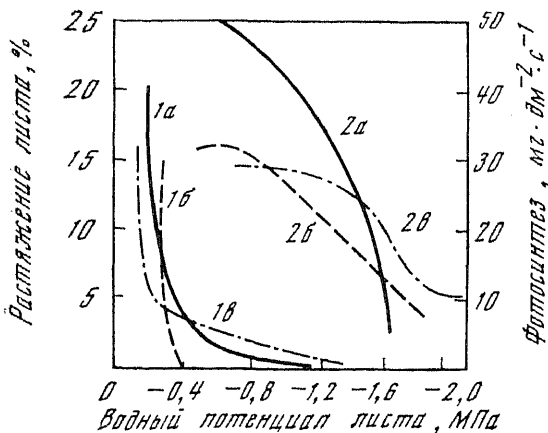


РИС. 50. Рост листьев и интенсивность фотосинтеза при снижении водного потенциала у растений трех различных видов [429]

- 1 — растяжение листа;
- 2 — фотосинтез;
- а — *Zea mays* L.;
- б — *Helianthus annuus* L.;
- в — *Soja hispida* Munch.

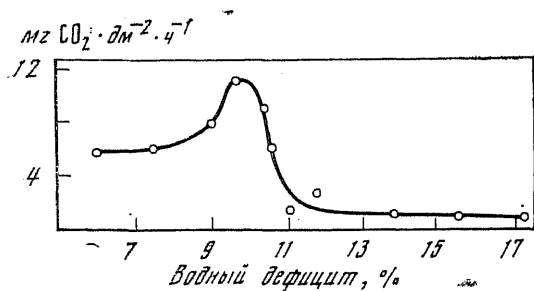


РИС. 51. Зависимость интенсивности фотосинтеза от водного дефицита ассимиляционной ткани у *Solanum tuberosum* L. [446]

та ассимилятов, интенсивности дыхания, сопряжения окисления с фосфорилированием, концентрации свободных радикалов, вязкости цитоплазмы (рис. 52), интенсивности сверхслабого свечения [98, 447, 448]; о подобной двухфазности уже шла речь в главе III.

Подавление фотосинтеза при продолжительной и сильной засухе, особенно если она развивается постепенно и не приводит к резкому падению тургора и водного потенциала (что как раз сплошь и рядом наблюдается в полевых условиях), в значительной степени вызывается не только и даже не столько повреждением самих хлоропластов, которые особенно устойчивы к обезвоживанию [92, 449—451], сколько задержкой оттока из листьев ассимилятов [98, 452—455], связанной с уменьшением их потребления вследствие задержки ростовых процессов. Накопление ассимилятов — конечных продуктов фотосинтеза — приводит к «перекорму» листьев и ингибирующе действует на фотосинтез [9, 456], подобно тому как накопление в избыточном количестве продуктов любой химической реакции начинает тормозить эту реакцию. Таким образом, в условиях засухи продукты фотосинтеза потребляются медленнее, чем они вырабатываются. Об этом свидетельствует и повышенное содержание



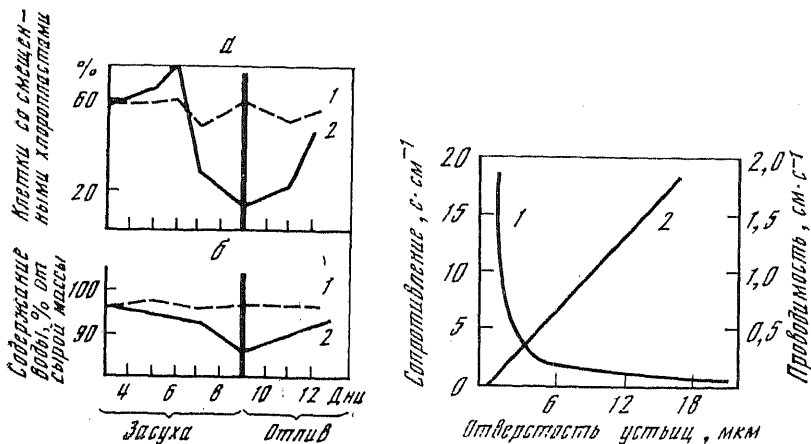


РИС. 52. Кинетика вязкости цитоплазмы паренхимных клеток гипокотилей *Cucumis sativus* при прогрессирующем обезвоживании и после отлива [448]  
 а — количество клеток со смещенными хлоропластами; б — содержание в клетках воды; 1 — контроль; 2 — засуха

РИС. 53. Зависимость между отверстием устьиц, устьичным сопротивлением (1) и устьичной проводимостью (2) [469]

в листьях сахаров — факт, кстати, являющийся веским аргументом против представления о голодании растения, как одной из причин снижения урожаев при засухе [33, 98, 235, 424, 425, 455]. Переполнение листьев ассимилятами, в частности сахарами, способствует не всегда физиологически оправданному подъему дыхания [98, 455].

Зависимость между интенсивностью фотосинтеза, величиной ассимилирующей поверхности, оттоком ассимилятов, рядом других факторов, с одной стороны, и урожаем — с другой, рассматривается в настоящее время в аспекте теории фотосинтетической продуктивности и донорно-акцепторных отношений [457—462].

При этом по возможности всесторонне учитываются различные компоненты формирования урожая — индекс поверхности листьев в ценозе, ассимиляционный потенциал ценоза, чистая продуктивность фотосинтеза, архитектоника ценоза как оптической системы, поступление и распределение ФАР, обеспеченность водой, углекислотой, элементами минерального питания.

В последние годы все чаще употребляется термин «продукционный процесс». Это новый уровень развития теории фотосинтетической продуктивности, на котором предстоит создать такую интегральную концепцию, в которой было бы раскрыто соотношение эпигенетических процессов, фотосинтеза, дыхания, водного режима, минерального питания, субстратно-энергетиче-

ского обеспечения функций, донорно-акцепторных систем целого растения в едином процессе [458].

Возвращаясь к рассмотрению хода физиологических процессов при засухе, отметим, что для многих сельскохозяйственных культур заметное снижение интенсивности фотосинтеза отмечено при уменьшении относительной тургесцентности на 10—19 %, а водного потенциала на 0,6—1,9 МПа [417], и, если водный дефицит наступает быстро и является достаточно продолжительным, то задержка оттока ассимилятов — это не единственная причина депрессии фотосинтеза. Устойчивость самих хлоропластов является не безграничной, и при существенном уменьшении водного потенциала в них начинаются деградационные изменения [436, 463—468].

Деградационные изменения в хлоропластах касаются как структуры, так и функций этих пластид: прогрессирующе снижается фотохимическая активность, активность РБФ-карбоксилазы, нарушаются пигментный комплекс и ультраструктура.

Увеличение водного дефицита нарушает фотосинтетическое фосфорилирование — вызывает замедление, а затем и прекращение синтеза АТФ, нарушает фотосинтетический метаболизм углерода, что проявляется в снижении интенсивности регенерации акцептора  $\text{CO}_2$ , уменьшении количества ассимилированного углерода в белках и сахарозе (определяемого по содержанию  $^{14}\text{C}$ ) и повышении его в аланине и гексозах [410, 467, 468].

Интенсивность фотосинтеза, как известно, связана также с движениями устьиц, степень открытости которых зависит от освещенности, температуры, влажности, концентрации  $\text{CO}_2$  и других условий. Поэтому, помимо изменений на хлоропластном уровне, рано или поздно сказывается и изменение степени открытости устьиц. Имеется много данных о сопряженности между состоянием устьичного аппарата и компенсационной точкой газообмена (равновесием между фотосинтезом и дыханием). Поскольку устьичное сопротивление диффузии  $\text{CO}_2$  зависит от ширины устьичных щелей (рис. 53), а ширина их увеличивается при улучшении водообеспеченности растений и повышении степени тургесцентности замыкающих клеток, ряд исследователей судят о влиянии водообмена на фотосинтез по величине устьичных сопротивлений [469]. Однако данные по этому вопросу противоречивы.

Примеры отсутствия прямой зависимости между интенсивностью фотосинтеза и устьичным сопротивлением различных растений приведены в обзоре Хсиао [417]. Корреляционные связи при этом в ряде случаев усложняются из-за сравнительно высокой интенсивности светового дыхания. Длительное ухудшение водообеспеченности растительных тканей даже при относительно небольшом уменьшении водного потенциала (0,05—0,10 МПа) приводит к нарушению оптимального соотношения между фотосинтезом и дыханием, вследствие чего снижа-

ется уровень синтетических процессов и продуктивности растений.

Изменения в устьичной проводимости, в усвоении и метаболизации углерода при ухудшении водоснабжения различны у  $C_3$ ,  $C_4$  и САМ растений [470].

### ИЗМЕНЕНИЯ ДЫХАНИЯ И ЕГО ЭНЕРГЕТИКИ

Поскольку дыхание является источником свободной энергии для эндотермически протекающих процессов жизнедеятельности — роста, биосинтезов, механических движений (включая ротационное движение цитоплазмы и разнообразные перемещения внутриклеточных компонентов), поглощения, транспорта и удержания веществ, в том числе и воды, поддержания прижизненной внутриклеточной структуры, можно без особого труда предположить, что изменения дыхания и его энергетики в условиях засухи играют весьма важную роль.

Такое предположение кажется особенно вероятным потому, что у растений различных экологических групп (о которых речь пойдет в следующей главе) интенсивность дыхания при водном дефиците изменяется неодинаково. Растения засушливых местобитаний (естественно, приспособленные к засухе) дыхание обычно не усиливают, а у видов, способных переносить полное высушивание, водный дефицит неизменно сопровождается прогрессирующим спадом дыхания; у мезофитов же и гигрофитов, чувствительных к обезвоживанию, изменения интенсивности дыхания по мере усиления действия этого благоприятного фактора носят двухфазный характер: сначала дыхание активизируется, а затем снижается. Вряд ли стоит сомневаться в том, что эти изменения дыхания имеют вполне определенное физиологическое значение, расшифровка которого может понять и смысл других физиологических изменений, индуцируемых засухой, поскольку большинство физиологических процессов энергозависимо.

Выше уже отмечался двухфазный характер ответной реакции мезофитов на засуху: при слабой и (или) непродолжительной засухе на фоне замедленных ростовых процессов большинство физиологических функций (включая фотосинтез и синтез белка) интенсифицируется, а вязкость цитоплазмы уменьшается. Все эти изменения связаны, по-видимому, с адаптационными перестройками метаболизма и структуры протопласта, компенсирующими возникающие повреждения и способствующими выживанию в создавшихся неблагоприятных условиях. Именно в этот период даже синтезируются какие-то необычные белки (вернее, белки, отсутствующие у контрольных растений), названные стрессовыми [471]. Правда, обнаружены эти белки главным образом при действии «теплового шока» — резком и внезапном повышении температуры; но имеются отрывочные данные об их синтезе и при других стрессовых воздействиях, на-

пример при низких температурах. Это низкомолекулярные белки, образующиеся в ограниченном количестве и существующие сравнительно недолго. Распределение их в клетке, а тем более функции неясны. В настоящее время стрессовые белки чрезвычайно интенсивно исследуются [472—479]. И хотя в изменении белкового спектра при любом изменении внешних условий как будто бы нет ничего удивительного, тем не менее многие авторы полагают, что изучение стрессовых белков поможет понять механизм устойчивости.

При сильной и (или) продолжительной засухе начинают преобладать уже деградационные изменения и вся направленность обмена веществ смещается в сторону распада и окисления. Увеличение вязкости цитоплазмы свидетельствует о значительных структурных преобразованиях. Таким образом, при переходе от первой фазы ко второй знак ответной реакции растения меняется на обратный.

С целью выяснения роли изменений дыхания в поведении растения при засухе, в том числе и в адаптационных структурно-метаболических перестройках, была прослежена кинетика сопряжения окисления с фосфорилированием (поскольку полагают, что освобождаемая при дыхании энергия аккумулируется в виде энергии макроэргических связей прежде, чем она может быть превращена в физиологическую работу), энергетического баланса при дыхании (дающего наиболее интегральную характеристику уровня дыхательного энергообмена и косвенно — энергетической эффективности дыхания) и содержания свободных радикалов, которые (особенно термолабильные свободные радикалы), по-видимому, принимают непосредственное участие в биологических процессах передачи энергии и в трансформации аккумулированной при окислительном фосфорилировании энергии в различные формы физиологической работы [98, 480—482].

Оказалось, что во время первой фазы уровень энергообмена при дыхании отчетливо повышается, усиливается сопряжение окисления с фосфорилированием, возрастает концентрация свободных радикалов (особенно термолабильных); энергетический обмен при дыхании интенсифицируется. Поскольку в этих условиях рост — один из ведущих потребителей энергии — уже подавлен, повышенное расходование клетками энергии связано, очевидно, с уже упоминавшимися структурно-метаболическими перестройками, направленными на репарацию возникающих нарушений и выживание растения в создавшихся неблагоприятных для него условиях [98]. Дальнейшее изучение путей использования на этой фазе поставляемой дыханием энергии, вероятно, позволит ближе понять интимные механизмы засухоустойчивости.

На второй фазе уровень энергообмена при дыхании, напротив, снижается, сопряжение окисления с фосфорилированием ослабевает [98, 483—491], концентрация свободных радикалов

уменьшается [98]. Характерно, что нарушение энергетики предшествует нарушению самого дыхательного газообмена, который может оставаться повышенным в сравнении с контролем (дыхательный газообмен, как известно, самый устойчивый из всех процессов жизнедеятельности; с его остановкой прекращается и сама жизнь). Сопоставление изменений сопряжения окисления с фосфорилированием и содержания свободных радикалов показывает, что превращения аккумулированной энергии в физиологическую работу, по-видимому, более чувствительны, чем само окислительное фосфорилирование, судя по тому, что эти превращения нарушаются раньше. Именно нарушение путем передачи энергии, а не ослабление сопряжения окисления с фосфорилированием в первую очередь ответственно за подавление энергозависимых физиологических функций [421].

В свое время возможность нарушения энергетики дыхания при перегреве, да и вообще в неблагоприятных условиях была поставлена под сомнение [492]. Данные позднее проведенных исследований говорят о необоснованности подобных сомнений [493].

Таким образом, энергетика дыхания мезофитов при засухе изменяется, как и большинство физиологических функций, двухфазно. Можно полагать, что ее изменения лежат в основе как структурно-метаболических адаптационных перестроек, во время первой фазы действия засухи, так и деградационных изменений на последующей фазе.

#### БЕЛОКСИНТЕЗИРУЮЩИЕ СИСТЕМЫ И АЗОТНЫЙ ОБМЕН

Вопросам зависимости белкового обмена от водообеспеченности растений посвящено большое количество исследований. Вначале внимание было направлено главным образом на общее содержание белков. При этом выяснилось, что характер его изменения зависит от скорости, глубины и продолжительности засухи. В опытах с быстро наступающим сильным завяданием обнаружен форсированный распад белков [494—498]; первую фазу действия водного дефицита авторы просто не успевали заметить. Однако при умеренном завядании листьев содержание белка, как правило, возрастало [499—502]. Несмотря на неоднозначность наступающих изменений, в учебниках все же прочно обосновалось утверждение о всеобщем распаде белков при засухе.

При изучении зависимости азотного метаболизма от водообеспеченности особое значение имеет выяснение качественных и количественных изменений в аминокислотном составе листьев и других органов. Всего известно около 90 аминокислот, из которых в растительных тканях обнаружено почти 70. Но наиболее часто в растительных белках встречаются 23 аминокислоты. Они образуются из органических кислот путем присоединения

аммиака (первичный синтез) либо превращением одной аминокислоты в другую (вторичный синтез). Особенности протоплазматических структур зависят от наличия тех или иных аминокислотных остатков, которые также определяют, в частности, степень гидрофильности полипептидных звеньев белка. Устойчивость гидратного слоя на некотором расстоянии от боковых звеньев белковой молекулы связана со структурными особенностями аминокислот [503]. Поэтому изменения в аминокислотном составе и водном режиме растений в известной степени взаимосвязаны.

Влияние достаточно глубокого и (или) продолжительного дефицита влаги на аминокислотный состав растений заключается в уменьшении количества связанных (входящих в состав белков) и накоплении свободных аминокислот и амидов. Свободные аминокислоты в листьях, стеблях, корнях и колосьях зерновых культур распределяются при разной водообеспеченности неодинаково. На распределение аминокислот по органам растений влияют даже сортовые особенности. Так, например, при достаточной водообеспеченности суммарное содержание свободных аминокислот было более высоким в листьях, стеблях и колосьях озимой пшеницы сорта Безостая 1, чем в тех же органах двух других сортов — Мироновская 808 и Одесская 16 (табл. 31). Ухудшение водообеспеченности растений (водный

ТАБЛИЦА 31. Суммарное содержание свободных аминокислот в различных органах *Triticum* sp. L. при засухе (в % от абсолютно сухой массы)

Орган	Контроль	Засуха	Отношение засуха : контроль
Одесская 16			
Лист	0,386	1,283	3,3
Стебель	0,631	1,407	2,2
Колос	0,407	1,158	2,8
Мироновская 808			
Лист	0,331	1,172	3,5
Стебель	0,498	1,249	2,5
Колос	0,313	1,096	3,4
Безостая 1			
Лист	0,578	2,372	4,1
Стебель	0,968	2,279	2,3
Колос	0,505	1,850	3,7

дефицит листьев составлял 32—34 %) обусловило увеличение количества свободных аминокислот у всех трех сортов, что, вероятно, связано с нарушением синтеза белков и с их гидролизом, а также с задержкой оттока аминокислот в колосья.

Избыточное накопление свободных аминокислот при силь-

ном завядании приводит к стимуляции окислительного дезаминирования. Процессы окислительного дезаминирования обычно усиливаются в неблагоприятных условиях наряду с процессами декарбоксилирования и циклизации, когда энергии, освобожденной при дыхании, недостаточно для синтеза белковой молекулы; поэтому эндотермические реакции аминирования сменяются экзотермическими реакциями дезаминирования. Стимуляция окислительного дезаминирования в условиях значительного обезвоживания, по всей видимости, связана с дезорганизацией энергетической системы дыхания [98, 504, 505].

Увеличение дефицита влаги, приводящее к резкому завяданию растений, обуславливает не только повышение содержания свободных аминокислот, но и накопление токсичного для растений аммиака. Обезвреживание его происходит при образовании амидов — аспарагина и глутамина, количество которых при почвенной засухе значительно увеличивается. Дополнительное связывание аммиака происходит также при образовании аланина из фосфоенолпирувата, которому отводится роль основного акцептора аммиака в световых реакциях фотосинтеза [410].

При ухудшении водообеспеченности растений в особенно больших количествах накапливается пролин. О его накоплении в растениях под влиянием различных неблагоприятных условий в литературе имеется много данных. Так, при недостатке азотного питания содержание пролина в растениях ячменя увеличилось в 3 раза [506]; оно сильно увеличивалось также при сульфатном засолении почв у хлопчатника [507]. Накопление пролина при засухе рассматривается как результат такого изменения направленности аминокислотного метаболизма, которое способствует уменьшению вероятности аммиачного отравления.

Среди первых сообщений об отрицательном влиянии неблагоприятных условий (температуры и дефицита влаги) на метаболизм нуклеиновых кислот была работа, в которой показано нарушение синтеза нуклеиновых кислот и белков [508]. Уменьшение содержания суммарной РНК по мере обезвоживания тканей томатов, фасоли, гороха, яблони и других культур, как показали исследования Кесслера [509], связано с нарушением ее синтеза и особенно с усилением ее распада вследствие возрастания активности рибонуклеазы. Правда, на начальных этапах содержание нуклеиновых кислот не только не снижается, но, напротив, возрастает [510]. Впрочем, это и неудивительно, принимая во внимание возможную интенсификацию белкового синтеза в подобных условиях. При более сильной засухе, однако, полисомы распадаются, появляются свободные рибосомы и димеры, резко снижается синтез белка и уменьшается содержание РНК, в первую очередь информационной. Уменьшение водного потенциала от  $-3,6$  до  $-7,8$  бар в течение 15 мин, например, снижало содержание полирибосом, замедляло синтез белка и простот листьев кукурузы [511]. Регидратация же спо-

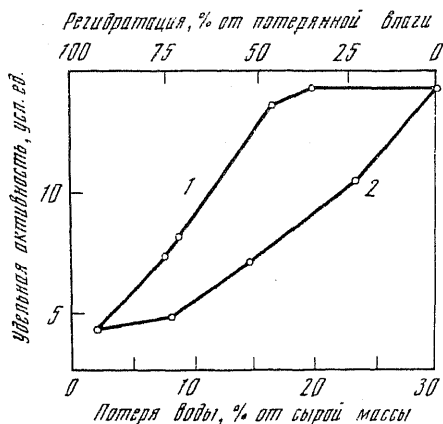


РИС. 54. Изменения рибонуклеазной активности при обезвоживании и регидратации листьев *Triticum* sp. L. [512]

1 — обезвоживание; 2 — регидратация

способствует восстановлению рибонуклеазной активности, сниженной во время обезвоживания (рис. 54) [512].

По данным Шматко и Рубанюк [513], суммарное содержание РНК и ДНК в четырехдневных проростках пшеницы под влиянием значительного дефицита влаги (до 53 %) уменьшалось на

7—10 % и более. Дифференцированное определение содержания РНК показало, что в результате повышения активности рибонуклеазы в первую очередь уменьшалось количество информационной РНК, причем у растений менее устойчивого к засухе сорта Белоцерковская 23 интенсивнее, чем у более устойчивого сорта Одесская 16 (табл. 32). По-видимому, белок,

ТАБЛИЦА 32. Влияние водного дефицита на фракционный состав РНК проростков *Triticum* sp. L. [513]

Вариант	Фракция РНК	Содержание РНК, мг % на абсолютно сухую массу	Отношение конт-роль / засуха
Одесская 16			
Контроль	Рибосомная	37,7±1,4	—
	Информационная	19,5±1,5	—
Водный дефицит	Рибосомная	16,0±0,6	2,2
	Информационная	3,9±0,1	5,1
Белоцерковская 23			
Контроль	Рибосомная	47,9±1,4	—
	Информационная	25,7±1,5	—
Водный дефицит	Рибосомная	14,5±0,5	3,3
	Информационная	4,2±0,1	6,1

с которым связана рибосомная РНК, в какой-то степени предотвращает разрушение ее рибонуклеазой. Возможной причиной отмеченного в табл. 32 особенно значительного уменьшения количества информационной РНК под влиянием сильного водного дефицита могло быть нарушение ее синтеза на матрице ДНК. Известно, что не все участки молекулы ДНК могут быть мат-



рицей для синтеза мРНК и осуществлять передачу генетической информации. Показана не только гетерогенность клеточной ДНК, но и разная функциональная роль отдельных ее фракций [514]. При исследовании метаболической активности конденсированного (компактного) и диффузного хроматина интерфазных ядер выяснено, что основное включение меченых предшественников синтеза РНК и белков происходит именно в диффузном хроматине, несмотря на то что 80 % ДНК клетки находится в конденсированном хроматине. С увеличением водного дефицита повышается содержание фракции прочносвязанной с гистонами ДНК, метаболически менее активной по сравнению с другими фракциями [513]. Увеличение фракции прочносвязанной ДНК свидетельствует о повышении степени спирализации хроматина, который приобретает компактное высокоспирализованное состояние под влиянием и других неблагоприятных условий: низких температур, недостатка элементов питания, ингибирующих доз физиологически активных соединений и т. д. [515].

Значительное увеличение фракции прочносвязанной ДНК при нарастании водного дефицита свидетельствует о нарушении трансляции генетической информации на этапе синтеза матричных РНК. Следовательно, синтез белков при водном дефиците нарушается не только в связи с повышением активности рибонуклеазы, но и по причине значительных изменений в самом хроматине ядер, вследствие чего уменьшается способность передачи информации из ядра в клетку.

Показано, что потеря воды проростками яровой пшеницы в пределах 10 % от ее первоначального содержания отражается на синтезе РНК, зависящем от активности хроматина, ядрышковой и нуклеоплазменной РНК-полимераз; при этом активность РП I, сосредоточенной в основном во фракции тяжелого хроматина и принимающей участие в синтезе рибосомальной РНК, составила 63 % от максимальной ее активности (в контроле она была равной 94 %), а активность РП II, преобладающей в легкой и растворимой фракциях хроматина и участвующей в синтезе информационной РНК, составила соответственно 59 и 91 % [516].

Ингибирующее влияние обезвоживания на белоксинтезирующую систему проявляется и в замедлении обновления белков [98, 517].

#### НАКОПЛЕНИЕ АБСЦИЗОВОЙ КИСЛОТЫ

В исследованиях последнего времени особая роль в регулировании водообмена растений при водном дефиците отводится абсцизовой кислоте (АБК), накапливающейся в столь больших количествах [518—521], что ее даже называют «гормоном стресса». Накопление АБК совпадает с потерей тургора, т. е. с завяданием [522]. Полагают, что АБК способствует адаптации

растений к засухе [523—527]. При этом ее действие в листьях и корнях диаметрально противоположно. В листьях АБК вызывает быстрое закрывание устьиц [528], т. е. содействует более экономному расходованию воды. В корнях же она, наоборот, усиливает водный ток, увеличивая проницаемость эндодермы для воды [529, 530], что, по-видимому, способствует большему поглощению воды из сухой почвы [531, 532]. Считается, что АБК образуется в клетках мезофилла листа, однако есть данные о ее продуцировании и в корнях [533]. Так или иначе, но если АБК призвана способствовать адаптации к засухе, ее перераспределение должно предшествовать падению тургора [534]. АБК в большом количестве обнаружена в замыкающих клетках устьиц при завядании [535]. Полагают, что механизм ее влияния на устьичную отверстие связан с выкачиванием ионов калия из замыкающих клеток [12].

Другие регуляторы роста — ауксины и цитокинины — влияют на поведение устьиц гораздо слабее, чем АБК [536].

Механизм защитного действия АБК интенсивно изучается.

## ВОДНЫЙ РЕЖИМ ОРОШАЕМЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР

### ГРАНИЦЫ ОПТИМАЛЬНОЙ ВЛАЖНОСТИ ПОЧВЫ И ДОСТУПНОЙ ДЛЯ РАСТЕНИЙ ВЛАГИ

Как показала практика, искусственное орошение совершенно необходимо в районах с жарким сухим климатом, где выпадающих в течение вегетационного периода осадков и остающихся после зимы запасов влаги явно недостаточно для возделывания сельскохозяйственных культур. Периодически повторяющиеся засухи наносят огромный ущерб сельскому хозяйству. Многие исследователи давно уже разработали систему мероприятий по борьбе с засухой, в том числе создание защитных лесных полос, внедрение засухоустойчивых сортов и пропашных культур, предпосевное закаливание семян, применение физиологически активных соединений и удобрений. Главное место среди этих мероприятий занимает все же искусственное орошение. Однако ныне существующие представления о границах оптимальной влажности почвы, способах установления потребности растений в поливе, поливных и оросительных нормах, способах орошения утвердились не сразу.

В свое время И. И. Тумановым [537] было показано, что перенесшие непродолжительное завядание растения становятся менее чувствительными к водному дефициту и относительно меньше снижают урожай при повторной засухе. Эти данные послужили для не в меру ретивых сторонников закалки поводом к выводу, что путем завядания можно добиться не только относительного, но и абсолютного увеличения урожая. Такое уве-

личение действительно иногда наблюдалось у злаковых культур в условиях вегетационных опытов [538, 539], правда, не за счет главного стебля, а за счет развития подгона и значительного удлинения вегетационного периода. Переносить результаты подобных опытов на полевые условия довольно рискованно, но тем не менее это было сделано [540, 541], и был даже выдвинут лозунг «борьбы с засухой посредством засухи» [542]. В те годы земледелие в СССР стало усиленно развиваться, и сторонники «борьбы с засухой посредством засухи» начали настойчиво пропагандировать двухполивную схему (при которой неизбежны слишком продолжительные предполивной и межполивной периоды, когда растения должны страдать от засухи), утверждая, что и при орошении нужно закалывать растения к наступающей в конце межполивных периодов засухе, способствуя тем самым повышению урожая.

Эти представления продержались недолго и были отвергнуты всей практикой орошаемого земледелия, доказавшей, что максимальная продуктивность сельскохозяйственных культур может быть достигнута лишь при бесперебойном водоснабжении, а запаздывание с проведением поливов совершенно недопустимо. Всякое запаздывание с поливом приводит к задержке ростовых процессов и, следовательно, к сокращению ассимилирующей поверхности. Как уже отмечалось, засуха снижает количество накопленного растением органического вещества, главным образом не в результате подавления фотосинтеза, а вследствие задержки роста листьев и уменьшения их рабочей поверхности. Величина урожая зерна при засухе снижается также вследствие задержки и нарушения роста репродуктивных органов (у пшеницы — колоса, колосков и цветков). Нарушение ростовых процессов в дальнейшем уже нельзя компенсировать никаким усилением фотосинтеза и улучшением условий питания [33, 235, 424, 425].

Означает ли сказанное вообще отрицание всякой возможности закалывания к засухе? Разумеется, нет. Речь идет о неблагоприятном влиянии недостаточного водоснабжения на уже вегетирующие растения, особенно, если период такого водоснабжения совпадает с эмбриональным развитием репродуктивных органов. Весьма эффективным оказалось предпосевное закалывание семян, применение физиологически активных веществ, удобрений [95, 401, 543]. Эти приемы на неполивных землях дают заметную прибавку урожая.

В орошаемом земледелии важно установить нижнюю и верхнюю границы (интервал) влажности почвы, благоприятной для роста и развития сельскохозяйственных культур.

Как уже отмечалось выше, в главе IV, доступность почвенной влаги для растения зависит от ее способности к передвижению, которая, в свою очередь, определяется водоудерживающими силами почвы. Различные фракции почвенной влаги удерживаются с далеко неодинаковыми силами. Точками резко-

то изменения подвижности почвенной влаги являются предельная (полная) влагоемкость и влажность устойчивого завядания. Первая из них определяет верхний предел увлажнения почвы после поливов или обильных осадков, иначе говоря, верхний предел доступной для растения влаги. Вторая же является нижним пределом. Именно двумя указанными величинами — полной влагоемкостью и влажностью устойчивого завядания (коэффициентом завядания) — ограничивается интервал доступной для растений влаги.

Совершенно очевидно, что иссушение почвы до коэффициента завядания означает наступление сильной почвенной засухи, необратимо снижающей ростовые процессы и урожай. Поэтому коэффициент завядания ни в коем случае не может служить критерием при определении срока полива в орошаемом земледелии — полив провели бы со слишком большим запозданием, и он не принес бы той пользы, которую принес бы при своевременном проведении, а поливная вода была бы использована явно недостаточно эффективно.

Предельная, нижняя граница допустимой для поливных культур влажности почвы должна, безусловно, быть значительно выше коэффициента завядания, если мы хотим получить высокий урожай, а ведь именно такую цель преследует орошаемое земледелие. При определении нижнего предела оптимальной влажности почвы следует принимать во внимание непостоянство этой влажности в зависимости от биологических особенностей растения, фазы его онтогенеза, уровня агротехники, почвенно-гидрологических и климатических условий. Поэтому поливной режим орошаемых сельскохозяйственных культур должен строиться с учетом всех этих факторов, а также с непременным учетом необходимости максимально экономного и вместе с тем максимально эффективного использования поливной воды [13, 399, 400, 544—548].

Как указывает Н. С. Петин [399], в практике орошаемого земледелия в общем считается наиболее целесообразным поддерживать влажность почвы в пределах от 50 до 80 % ПВ в зависимости, как было только что сказано, от биологических особенностей растения, фазы его онтогенеза, уровня агротехники, почвенно-гидрологических и климатических условий. Недавние данные [549] подтверждают правильность подобного дифференцированного подхода.

## ДИАГНОСТИКА ПОТРЕБНОСТИ РАСТЕНИЙ В ПОЛИВЕ

Вопрос о диагностике потребности растений в поливе имеет, таким образом, чрезвычайно важное значение. Выше мы уже говорили о недопустимости запаздывания с проведением поливов, о необходимости поддержания влажности почвы на оптимальном уровне с тем, чтобы растение на протяжении всего вегетационного периода находилось бы в условиях бесперебойного во

доснабжения. При этом мы также отмечали недопустимость использования влажности завядания в качестве критерия при определении срока полива — поливы были бы слишком редкими и безнадежно запоздалыми. В то же время, если проводить поливы слишком часто, поливная вода будет расходоваться неэкономно и, что особенно опасно, может произойти чрезмерное уплотнение или даже заболачивание почвы, а сплошь и рядом ее засоление. Засоление — при неправильном использовании поливной водой — является частым спутником орошения, из-за него иногда приходится забрасывать обширные площади ранее плодородных земель. При переувлажнении почвы из ее пор вытесняется воздух, что неблагоприятно сказывается на росте, погложительной деятельности корней и их метаболизме.

До сих пор для определения срока проведения и нормы очередного полива большей частью руководствуются данными по влажности почвы, а состояние самого растения во внимание, по сути дела, не принимается, хотя мы только что говорили о необходимости дифференцировать оптимальную влажность почвы в зависимости от биологических особенностей и фазы онтогенеза той или иной культуры, равно как от уровня агротехники, почвенно-гидрологических и климатических условий. Неточность при назначении полива лишь по одной влажности почвы может возникнуть хотя бы уже из-за того, что не всегда достоверно известно, на какую глубину проникает корневая система и где именно в данный момент находится ее активно поглощающая зона.

Срок проведения очередного полива часто определяют также по внешнему виду растения, полагая, что изменение окраски листьев, их подвядание и прочие морфологические изменения являются достаточно своевременными сигналами. Стоит ли доказывать, что при определении срока полива подобным образом с его проведением запаздывают, ибо рост задерживается заведомо раньше, чем листья завянут или же изменится их окраска. Несмотря на это, данный метод получил довольно широкое распространение, особенно при орошении хлопчатника.

Неоднократно предпринимались попытки поливать различные сельскохозяйственные культуры по заранее разработанным схемам с определенным числом поливов и определенными поливными нормами, приурочивая поливы к тем или иным фазам развития растений без учета конкретных погодных условий, которые, разумеется, из года в год могут сильно варьировать и существенно сказываться на влажности почвы и состоянии растений. Поливы по таким схемам желаемого успеха не принесли.

Правильный и своевременный ответ о потребности в поливе может, очевидно, дать только само растение [550], поэтому наиболее рациональной является диагностика потребности в поливе по физиологическим показателям — водному потенциалу, концентрации и осмотическому давлению клеточного сока, степени открытости устьиц, электропроводности тканей и др. [234,

235, 399, 405, 551—559]. Физиологическая диагностика требует, однако, большой, очень кропотливой и трудоемкой подготовительной работы — ведь для каждой отдельной культуры, применительно к каждому почвенно-климатическому району нужно эмпирическим путем подобрать предельные величины того или иного физиологического показателя, по которым в дальнейшем уже и можно будет проводить поливы. По этой причине, а также и по некоторым другим (отсутствие соответствующего, хотя и несложного оборудования) физиологическая диагностика до сих пор должным образом не внедрена, хотя ее разработка началась полвека тому назад.

Между тем, очевидно, что только правильная диагностика потребности сельскохозяйственных культур в воде (при этой диагностике следует, вероятно, принимать во внимание как состояние растения, так и влажность почвы) даст возможность своевременно определять сроки и нормы поливов, обеспечит бесперебойное снабжение и максимальную продуктивность растений, с одной стороны, максимальную экономию и эффективность использования поливной воды — с другой. В самом деле, величина коэффициента водопотребления — объективного показателя наиболее экономного и вместе с тем наиболее эффективного использования воды — неизменно оказывается тем меньше, чем больше урожай [400, 560].

#### РОЛЬ УДОБРЕНИЙ В ОРОШАЕМОМ ЗЕМЛЕДЕЛИИ

Весьма существенную роль в эффективном использовании растениями воды играют удобрения, на что указывали еще К. А. Тимирязев [550] и Д. Н. Прянишников [561, 562]. Действительно, величину коэффициента водопотребления можно регулировать с помощью удобрений [400, 560], а в условиях засухи удобрения в значительной степени определяют характер ответной реакции растения [563—565]. Когда начинали применять орошение, первоначально об удобрениях не беспокоились. Однако практика со всей определенностью показала, что даже и такие почвы, которые в условиях богарного земледелия особо не нуждаются в удобрениях, при орошении уже не в состоянии обеспечить питательными веществами значительное повышение урожайности. Так было обосновано положение, представляющееся ныне очевидным, о необходимости бесперебойного снабжения растений в условиях орошаемого земледелия не только водой, но и удобрениями. При этом показано, что для бесперебойного снабжения элементами минерального питания необходимо вносить их не все сразу только перед посевом, а давать их, кроме того, вместе с поливом, в виде подкормок, растворяя в поливной воде [234, 235, 399].

В орошаемом земледелии удобрения являются важнейшим фактором повышения не только урожайности в целом, но и качества урожая. Хорошо известно, что при орошении наряду с

увеличением валового урожая его качество часто ухудшается (например, снижается содержание белка в зерне пшеницы, сахаристость корнеплода сахарной свеклы и т. д.). Однако путем применения соответствующих подкормок минеральными удобрениями можно добиться того, что качество урожая не только не снижается, но даже повышается [399, 406, 564].

### О СПОСОБАХ ОРОШЕНИЯ

Основным приемом орошаемого земледелия долгое время были поливы напуском или по бороздам, глубоко промачивающие почву (большей частью на 70—100 см) и создающие в ней необходимый запас влаги. Правда, во время полива и некоторое время после него корневая система оказывается в насыщенной водой почве, что, конечно, имеет свои негативные стороны. Однако затем в течение довольно длительного межполивного периода растение обеспечено влагой, которую расходует постепенно.

Более новым и во многих отношениях прогрессивным способом является дождевание, позволяющее давать воду очень малыми порциями [234, 235, 399, 405, 566]. При дождевании можно поддерживать влажность не только почвы, но и воздуха на более или менее постоянном уровне, не давая растению испытывать водный дефицит во время длительных межполивных периодов и вместе с тем не подвергая его корневую систему перувлажнению во время проведения полива. Опасения возможности ожога листьев при их смачивании в жаркие дневные часы, возникшие было при введении дождевания в практику орошаемого земледелия, не оправдались. Особенно большое значение имеет полив дождеванием на легких неглубоких почвах, обладающих низкой влагоемкостью и неспособных поэтому после полива удерживать в себе достаточно большой запас воды.

В настоящее время в практику начинают внедрять капельно-дисперсионное орошение, являющееся наиболее эффективным и перспективным.

### ГЕНОТИПИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДООБМЕНА В СВЯЗИ С ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬЮ И ПРОДУКТИВНОСТЬЮ

Разработка путей регуляции водообмена растений невозможна без учета их генотипических свойств. Генотип в узком смысле рассматривается как совокупность наследственных задатков, определяющих развитие внешних признаков [567], в более широком — как группа индивидуумов с аналогичными наследственными задатками. В качестве генотипов многие исследователи рассматривают сорта сельскохозяйственных культур. Выяснение сортовой специфичности водообмена и физиологических реакций

на неблагоприятные условия необходимо для создания сортов, характеризующихся высокой продуктивностью, морозо-, засухо- и жароустойчивостью.

#### СОРТОВЫЕ РАЗЛИЧИЯ В ВОДНОМ РЕЖИМЕ РАСТЕНИЙ ПРИ РАЗНОЙ ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ

Количественный и качественный состав продуктов метаболизма растений при разной водообеспеченности зависит от свойств генотипов и отражается на их водном режиме. Соответствующие различия обнаруживаются при анализе водоудерживающей способности, интенсивности транспирации, состояния устьиц, интенсивности обмена меченой воды. Так, при определении методом динамической характеристики водоудерживающей способности листьев различных сортов озимой пшеницы выяснено, что при помощи одних и тех же водоотнимающих сил из листьев сорта Безостая 1 можно выделить больше воды, чем из листьев сорта Одесская 16, а именно: при водоотнимающей силе 9 МПа из листьев Безостой 1 можно выделить почти всю более подвижную воду, в то время как в листьях Одесской 16 такой воды остается еще 6—7 % [568].

Характерным признаком реакции растений на изменение водообеспеченности являются дневной и остаточный водный дефицит, а также разница между ними. Сортные различия при этом могут быть довольно значительными как при максимальном стрессовом воздействии, так и во время восстановительного периода (рис. 55). Изучая в течение ряда лет в условиях вегетационных и полевых опытов сортную специфичность водообмена растений, О. Е. Шведова [569] пришла к заключению, что низкий остаточный водный дефицит листьев связан с генотипическими особенностями развития корневой системы и что с увеличением продолжительности стресса различия в реакции различных сортов на ухудшение водообеспеченности возрастают.

При исследовании влияния водообеспеченности на водный режим растений установлены различия по водному потенциалу листьев между 8 сортами пшеницы при ухудшении водообеспеченности [570].

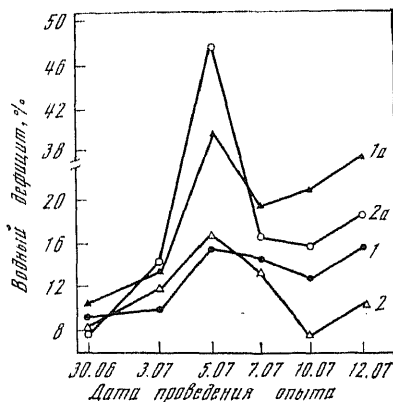
Применение ряда физических методов исследования (ЯМР-спектроскопия, интраскопия, термогравиметрия и др.) позволяет устанавливать даже небольшие изменения в состоянии воды в семенах и других органах растений при действии на них неблагоприятных условий. Обнаружены различия между сортами при анализе воздушно-сухих и набухших семян. Неодинаковая подвижность молекул воды в семенах различных сортов при набухании обусловлена, по-видимому, формами связи с соединениями, образующимися в этих семенах в результате активации биохимических процессов [571—573].

Различная реакция сортов яровой пшеницы на ухудшение водообеспеченности проявлялась в обмене меченой воды у раз-



РИС. 55. Влияние засухи на водный дефицит листьев различных сортов яровой пшеницы *Triticum sp. L.*

1, 1а — Дублянка 4; 2, 2а — Одесская 13; 1, 2 — контроль; 1а, 2а — засуха



личных органов: при водном дефиците меченая вода поступала в листья второго и третьего ярусов и особенно в колосья сорта пшеницы Саратовская 29 интенсивнее, чем у контрольных растений, в то время как поступление воды в эти же органы сорта Ленинградка приближалось к контрольному уровню или даже было ниже его (табл. 33). Эти же сорта различались и по водообмену в корнях при разном осмотическом давлении питательного раствора [573]. Сортные различия в поступлении и обмене

ТАБЛИЦА 33. Влияние сортных различий на распределение меченой воды по надземным органам *Triticum sp. L.* в условиях водного дефицита (экспозиция с НДО 5 ч)

Сорт	Влажность почвы, % ПВ	Ярус листа (считая сверху)						Колосья	
		1-й		2-й		3-й			
		Ат. %	D %	Ат. %	D %	Ат. %	D %	Ат. %	D %
Саратовская 29	60	0,593	100,0	0,555	100,0	0,477	100,0	0,279	100,0
	25	0,534	90,0	0,875	157,7	0,756	158,5	0,580	207,9
Ленинградка	60	0,754	100,0	1,091	100,0	0,753	100,0	0,558	100,0
	25	0,534	84,1	1,026	94,0	0,750	99,6	0,460	82,4

ваемости тритиевой воды в растениях пшеницы отмечены также при разной относительной влажности воздуха и температуре [574]. Подобные различия устьичного сопротивления листьев озимой и яровой пшеницы обнаружены при разной водообеспеченности [575].

#### ВЛИЯНИЕ ВОДОБЕСПЕЧЕННОСТИ НА МИТОТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ МЕРИСТЕМЫ

Семена сельскохозяйственных культур после посева часто попадают в полусухой верхний слой почвы. При отсутствии осадков их выживаемость зависит от жизнеспособности меристематических тканей. Однако данных в литературе по этому вопросу мало. Определение способности проростков озимой пшеницы сорта Мироновская 808 выдерживать глубокую почвен-

ную засуху на ранних этапах роста и развития проведено в условиях Днепропетровской области [576]. Наиболее жизнеспособными оказались проростки, у которых длина стеблевых ростков не превышала 2—3 см.

Значительные сортовые различия яровой пшеницы по жизнеспособности проростков после перенесения ими глубокой засухи установлены в работе [577]. Снижение оводненности меристематических тканей большинства изучавшихся сортов до 8—10 % при длине ростка 0,7 см еще не вызывало гибель растений, дальнейшее же обезвоживание тканей уменьшало количество выживших растений, причем в неодинаковой степени у различных сортов; при доведении влажности меристематических тканей до 3 % и ниже восстановления их жизнеспособности уже не происходило, наступала полная гибель. Снижение оводненности меристематических тканей до пороговых значений уменьшало величину пролиферативного пула на 10—20 %. При потере влаги проростками до 30—35 % от начального уровня митозы прекращались, но митотическая активность клеток в стеблевых меристемах различных сортов была неодинаковой (табл. 34). Разработка этих вопросов важна для ранней диагностики выживаемости растений после водного стресса.

ТАБЛИЦА 34. Влияние засухи на митотическую активность стеблевой меристемы *Triticum* sp. L. в зависимости от ее сортовой принадлежности [577]

Вариант	Зона меристемы	Величина митотического индекса после прекращения полива, %	
		через 24 ч	через 48 ч
Сорт Саратовская 29			
Контроль	Центральная	1,9±0,5	1,1±0,8
	Боковая	8,5±0,5	8,1±1,6
Засуха	Центральная	1,1±0,5	1,5±0,5
	Боковая	8,3±1,1	0,8±0,3
Сорт Ленинградка			
Контроль	Центральная	1,4±0,6	2,3±1,6
	Боковая	10,8±2,8	12,0±2,4
Засуха	Центральная	1,6±1,3	0
	Боковая	7,3±2,1	0

#### ВОДНЫЙ РЕЖИМ, ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ И ПРОДУКТИВНОСТЬ ГЕНОТИПА

Максимальная реализация потенциальной продуктивности сорта возможна лишь при наличии всех необходимых условий для роста и развития растений. Однако в естественной обстановке сочетание почвенно-климатических, агрометеорологических и других факторов редко бывает наиболее благоприятным во все

периоды онтогенеза растительного организма. На юге и юго-востоке нашей страны продуктивность растений часто снижается из-за недостаточного количества влаги в почве и воздухе, которое, как правило, усугубляется действием повышенных температур. Разные сорта сельскохозяйственных растений при этом неодинаково уменьшают продуктивность. Отсюда и возникла целесообразность введения Е. Ф. Вотчалом в 1928 г. представления о засухоустойчивости. В соответствии с этим представлением наиболее ценны для засушливых зон те сорта, которые характеризуются сравнительно высокой продуктивностью при засухе. Ценность сорта определяется его продуктивностью, устойчивостью к неблагоприятным условиям и качеством урожая. Однако совместить в одном сорте выполнение всех этих требований очень трудно. Многие сорта зерновых культур, отличающиеся при достаточной водообеспеченности высокой продуктивностью, недостаточно зимостойки, засухоустойчивы и поражаются болезнями. Зоны выращивания важнейших сельскохозяйственных культур характеризуются неодинаковым уровнем влажности и температуры в отдельные периоды вегетации. Поэтому сорта, засухоустойчивые в одних условиях, могут оказаться неустойчивыми в других. Например, высокозасухоустойчивые в условиях Поволжья сорта яровой пшеницы Саратовская 29, Альбидум 43 в условиях степи и лесостепи СССР уступают более приспособленным к местным условиям сортам, таким, как Луганская 4, Харьковская 2 и др. По данным К. З. Будина [578], из многих тысяч сортов, выращиваемых в разных странах мира, лишь единичные образцы незначительно превосходили сорта отечественной селекции в засушливых условиях Средней Азии, Поволжья и Сибири. Многие засухоустойчивые сорта в годы с благоприятными периодами вегетации дают значительно меньший урожай, чем неустойчивые к засухе сорта. Поэтому при создании засухоустойчивых сортов учитываются амплитуда приспособительных реакций и в производство рекомендуются сорта, которые во влажные годы не уступают или мало уступают слабоустойчивым к засухе, а в засушливые годы сильно превосходят их по продуктивности. Растения устойчивых к засухе сортов отличаются высокой водоудерживающей способностью. Исходя из этого, характер изменений водного потенциала в зависимости от водообеспеченности растений часто используется для определения степени устойчивости генотипа к засухе. Следует иметь в виду, что не всегда высокоустойчивые к водному дефициту сорта сельскохозяйственных культур достаточно жаростойки. Этим вопросам посвящены специальные исследования [251, 579, 580].

Дальнейшая разработка вопросов водного режима и засухоустойчивости генотипа необходима для выяснения оптимальных условий формирования высокой продуктивности культуры при наиболее эффективном использовании воды.

# VII

## ЭКОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА

### ОБЩИЕ ЗАПАСЫ ВОДЫ НА ЗЕМЛЕ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ. ПОКАЗАТЕЛИ ВЛАГООБЕСПЕЧЕННОСТИ

В настоящее время общие запасы воды на земном шаре составляют 1 385 984 610 км<sup>3</sup>. Считается, что количество воды на Земле в течение длительного периода, измеряемого геологическими эпохами, практически оставалось неизменным. Однако соотношение отдельных форм ее менялось. Львиная доля приходится на соленые воды Мирового океана — 1 338 000 000 км<sup>3</sup> (96,5 % всей гидросферы); лишь 2,5 % составляют запасы пресной воды (35 029 210 км<sup>3</sup>). Около 1,75 % общих запасов воды заморожено в виде льда и снега в горных районах и полярных ледниках. По подсчетам специалистов, полное таяние ледяного покрова на Земле привело бы к повышению уровня океана на 66 м. Всего около 0,82 % от общего количества воды на Земле составляет вода в озерах, реках и атмосфере. Именно она может быть доступна растениям.

Благодаря непрерывному круговороту все эти формы воды находятся в подвижном равновесии друг с другом. Под действием солнечной энергии нагретая вода испаряется в атмосферу, где она охлаждается и выпадает в виде осадков на поверхность океана или суши. 505 тыс. км<sup>3</sup> океанических вод (т. е. 0,04 % их общего запаса) ежегодно принимает участие в процессе глобального кругооборота. Это примерно равно объему Черного моря, составляющему 493 км<sup>3</sup>. Вода, выпавшая на сушу, просачивается в почву и пополняет грунтовые воды, попадает в реки и озера, откуда снова выносится в Мировой океан или же повторно испаряется, в том числе и растениями, в атмосферу. Суммарное испарение, осуществляемое растениями, составляет около 12 %. Все запасы Мирового океана как бы проходят по большому кругу влагооборота за 2500 лет. Кругооборот воды, находящейся в атмосфере, совершается за 8—10 дней. В количественном отношении это самый значительный круговорот вещества на земном шаре. С ним связан важнейший энергооборот на Земле. Благодаря большой теплоемкости воды океаны накапливают огромное количество теплоты за счет поглощения солнечной энергии. Вся эта теплота в конечном итоге отдается в ат-

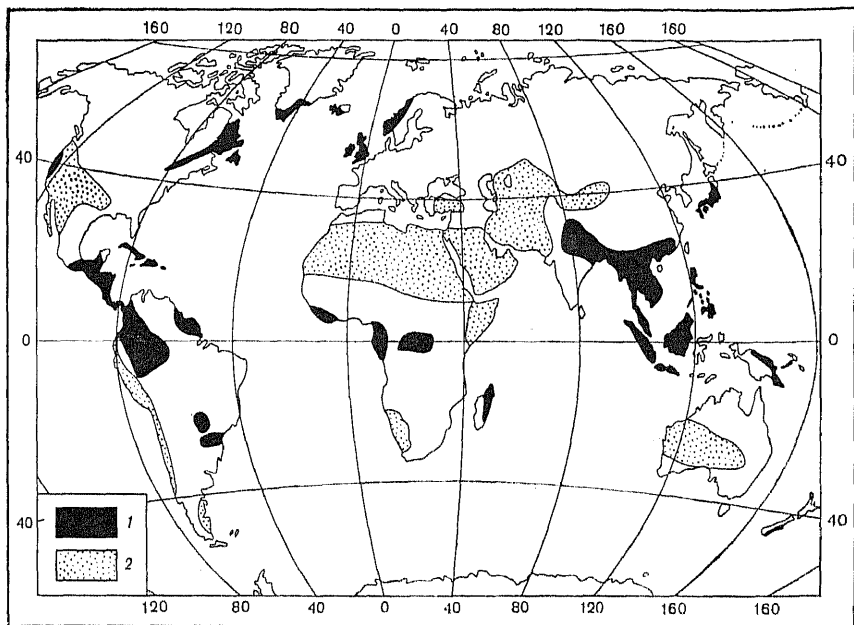


РИС. 56. Распределение крайне влажных (1) и крайне засушливых (2) областей на Земле [205]

Крайне влажные области: годовые осадки по меньшей мере вдвое превышают испаряемость воды за тот же период. Крайне засушливые области: годовая испаряемость по меньшей мере вдвое больше годовых осадков

мосферу. Охлаждение верхнего 100-метрового слоя воды океана всего на  $0,1^\circ$  способно нагреть в среднем на  $6^\circ$  всю массу атмосферы.

Радиационные контрасты между экваториально-тропическими и полярными (арктическими и антарктическими) широтами вызывают сложные системы циркуляции земной атмосферы и крайне неравномерное распределение выпадающих осадков на поверхности Земли — от 12,7 м в год в районе Манойрамы (Индия) до 0 в местности Ла-Жойа (Перу).

Однако для водного баланса того или иного района важно не столько абсолютное количество осадков, сколько соотношение осадков и испарения. Если годовые осадки превышают годовое испарение, то говорят о гумидной зоне, в обратном случае — об аридной. Примерно на 1/3 поверхности суши обнаруживается дефицит влаги, причем около половины этой площади (12% поверхности Земли) является крайне засушливой с годовыми осадками менее 250 мм и испаряемостью более 800 мм (рис. 56).

В качестве показателя влагообеспеченности территории наиболее широко применяется гидротермический коэффициент

(ГТК) Г. Т. Селянинова и показатель увлажнения  $M_d$ , предложенный Д. И. Шашко. Первый характеризует увлажнение за основной период вегетации [581], второй — в целом за год [582, 583].

Гидротермический коэффициент выражает степень недостатка или избытка влаги относительно имеющихся тепловых ресурсов и представляет собой отношение суммы осадков за период со среднесуточной температурой выше  $10^\circ$  к сумме температур за тот же период, уменьшенной в 10 раз:

$$\text{ГТК} = \frac{\sum P}{\frac{\sum t}{10}} = \frac{10 \sum P}{\sum t},$$

где  $\sum P$  — сумма осадков за период с температурой более  $10^\circ$ ,  $\sum t$  — сумма положительных температур за тот же период. При ГТК, равном 0,5 и менее, климат сухой, при ГТК, равном 0,6—1,0 — засушливый и при ГТК, равном 1,1—1,5 — влажный.

ГТК дает весьма ориентировочное представление о потребности в орошении, так как он характеризует лишь атмосферное увлажнение и совершенно не учитывает местных особенностей, связанных с почвенным покровом, засоленностью, уровнем грунтовых вод и т. д. ГТК не учитывает весенние запасы влаги в почве, которые в различные годы могут существенно отличаться при одном и том же ГТК за летние месяцы. Недостатком ГТК является и то, что в качестве фактора испаряемости учтена лишь температура воздуха.

Для характеристики влагообеспеченности растений часто используют показатели в форме различных отношений: осадков к испаряемости ( $P/f$ ), испаряемости к осадкам ( $f/P$ ), осадков к фактору испарения ( $P/\Sigma d$ ) и др. Д. И. Шашко разработаны численные значения показателей увлажнения (табл. 35).

Показатель увлажнения  $M_d$  представляет собой отношение

ТАБЛИЦА 35. Значение показателей увлажнения для различных зон

Зона увлажнения	Показатель атмосферного увлажнения			
	$P/f$	$f/P$	$P/\Sigma d$	ГТК
Полузасушливая степная на обыкновенных черноземах	0,55—0,77	1,28—1,80	0,25—0,35	0,75—1,0
Засушливая степная	0,44—0,55	1,80—2,28	0,20—0,25	0,60—0,75
Очень засушливая степная	0,33—0,44	2,25—3,0	0,15—0,20	0,45—0,6
Полусухая полупустынная	0,22—0,33	3,0—4,5	0,10—0,15	0,3—0,45
Сухая полупустынная	0,12—0,22	>4,5	0,05—0,10	0,15—0,3
Очень сухая пустынная	<0,12	—	<0,05	<0,15

годовой суммы осадков к годовой сумме дефицита влажности воздуха:

$$M_d = \frac{P}{\Sigma D},$$

где  $P$  — годовая сумма осадков, мм;  $\Sigma D$  — годовая сумма дефицита влажности воздуха, мм.

Засушливые условия характеризуются  $M_d$ , равным 0,20, влажные —  $M_d$ , равным 0,50. Показатель  $M_d$  требует поправок на годовой ход осадков, так как зимние и летние осадки не равнозначны для влагообеспеченности сельскохозяйственных растений.

Учитывая недостатки обоих методов характеристики влагообеспеченности территории, С. А. Сапожникова [584] рекомендует рассчитывать коэффициент увлажнения ( $K_y$ ) с учетом влаги в почве и дефицита влажности воздуха, положив в основу ГТК, по формуле

$$K_y = \frac{B + P_b}{\gamma \Sigma T_{10}},$$

где  $B$  — запасы влаги в почве, рассчитанные по зимне-весенним осадкам,  $P_b$  — осадки за период с температурой  $10^\circ$ ,  $\gamma$  — коэффициент пересчета,  $\Sigma T_{10}$  — испаряемость за данный период по соотношению  $\Sigma T$  и  $\Sigma D$  с учетом варьирования этого соотношения в отдельных районах.

Такой расчет, по мнению, автора, может дать наиболее полную количественную оценку агроклиматических параметров.

Сравнительная оценка природных условий на основе учета агроклиматических показателей может быть сделана, как предлагают П. И. Колосков, Д. И. Шашко и другие исследователи, по показателям потенциальной биологической продуктивности — значениям биоклиматического потенциала БКП, вычисляемого по формуле

$$БКП = K_p \frac{\Sigma t > 10^\circ}{1000},$$

где  $K_p$  — коэффициент биологической продуктивности, зависящий от влагообеспеченности растений и представляющий собой отношение максимальной продуктивности в условиях достаточного увлажнения к продуктивности в условиях недостатка влаги,  $\Sigma t > 10^\circ$  — сумма температур выше  $10^\circ$ , выражающая теплообеспеченность растений, 1000 — число, равное сумме температур на северной границе полевого земледелия.

Как следует из приведенной зависимости, при расчете биоклиматического потенциала учитывается влияние тепла и влаги на продуктивность сельскохозяйственных культур в различных природных районах.

В качестве показателя, характеризующего наличие доступной для растений влаги в почвах Поволжья в различные перио-

ды роста, предлагается использовать агрометеорологический показатель  $K$ , отражающий напряженность основных климатических условий роста и развития растений:

$$K = \frac{10(N + Q)}{\Sigma t},$$

где  $N$  — весенний запас доступной растению влаги в метровом слое почвы, вспаханной под зябь;  $Q$  — сумма осадков за май, май-июнь, май — июль, май — август;  $\Sigma t$  — сумма температур выше  $0^\circ$  [256].

Весенний запас влаги  $N$  можно вычислить по формуле

$$N = \frac{19Z_1}{V} + 0,29 Z_2 + 11,$$

где  $Z_1$  — осадки за декабрь — март,  $Z_2$  — осадки за апрель,  $V$  — запас доступной влаги на 30 ноября.

$$V = 0,01Z^2 - 0,7Z + 34,6,$$

где  $Z$  — сумма осадков за сентябрь.

Как показали исследования, значение  $K$  менее 1,5, свидетельствующее об отсутствии или малом количестве доступной влаги в почве, наступает на всей территории одновременно: в направлении с юга на север примерно с мая по август.

## ЗАСУХА И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ. ПОЙКИЛО- И ГОМЕОГИДРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

### ЗАСУХА И ЕЕ ВИДЫ

По-видимому, в истории Земли не существовало таких периодов, когда засуха не поражала бы растительный мир своим пагубным влиянием. Несмотря на достигнутые успехи в деле познания природы засухоустойчивости организмов и разработку приемов и методов борьбы с засухой, проблема эта и сегодня продолжает оставаться одной из самых трудных и самых важных для человечества.

Засушливые условия ежегодно возникают в той или иной зоне земного шара. Засухи на территории нашей страны за последние пять столетий отмечались в среднем один раз в 10 лет. однако проявляется тенденция к их более частому повторению [411]. П. А. Генкель [95] определяет засуху как биометеорологическое явление, которое 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 повреждения, снижение продуктивности или даже полную гибель.

Засухи могут быть средними, сильными и очень сильными.



Если выпадает 60—70 % нормы осадков и температура повышается на 1—1,5° за вегетационный период по сравнению со средней многолетней, то это будет средняя засуха; сильная — при 60—70 % и около 2°, очень сильная — менее 50 % и 3—4° соответственно.

В зависимости от времени наступления бывают осенняя, зимняя, ранневесенняя, весенне-летняя и летняя засухи. Засухи могут проявляться в различные периоды роста и развития растений, при различном сочетании и напряженности метеорологических факторов. В связи с этим различают засуху атмосферную и почвенную. Во время атмосферной засухи запасы воды в почве могут не достигать критического уровня, но при этом относительная влажность воздуха снижается до 30 % и ниже, что вызывает интенсивную эвакотранспирацию. При снижении запасов влаги в почве до влажности постоянного завядания развивается засуха почвенная. В весенне-летний период засуха очень часто сопровождается высокими (выше 30°) температурами. Складывающиеся в природной обстановке комбинации дефицита влаги в почве и атмосфере и высоких температур неоднозначно влияют на растения, поэтому В. Ф. Альтергот [585] предложил свой принцип классификации засух. Засуха северо-западная характеризуется низкой влажностью воздуха и почвы при умеренной температуре; засуха юго-восточная — пониженной влажностью воздуха и почвы в сочетании с высокими температурами; засуха мерзлотная — низкими температурой и влажностью почвы и низкой влажностью воздуха; температурная засуха (жара) — высокими температурой и влажностью воздуха при нормальных температуре и влажности почвы.

### ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Вариации в пространстве и во времени метеорологических, климатических и почвенных факторов среды стали причиной неоднотипности ответных реакций различных эколого-географических групп растений на обезвоживание и перегрев. Вместе с тем необычайная широта приспособительных свойств живых организмов является причиной отсутствия единого мнения о критериях засухоустойчивости.

Так, Н. А. Максимов [235] определил засухоустойчивость как способность переносить без вреда или лишь с незначительным вредом для себя состояние длительного завядания, П. А. Генкель [95] — как способность растения противостоять обезвоживанию и перегреву. Засухоустойчивость, по его мнению, является результатом возникновения, развития и воспроизведения адаптивных перестроек у организмов в процессах онтогенеза и филогенеза.

По мнению Крамера П. Д. и Козловского Т. Т. [236], термин «засухоустойчивость» недостаточно полно отражает суть явления и лучше было бы пользоваться термином «засуховыносливость».

В. Лархер [205] определяет засухоустойчивость как способность растений переживать засушливые периоды. Если подходить к явлению засухоустойчивости с подобной точки зрения, то эфемерные растения, произрастающие в районах со строго засушливыми сезонами, но завершающие полный цикл развития рано весной, до высыхания почвы, можно было бы отнести к растениям засухоустойчивым. Однако таковыми они, конечно, не являются, так как переносят засушливые условия уже в состоянии криптобиоза (анабиоза).

По Дж. Левитту [586], засухоустойчивость достигается тремя путями: избегания засухи, избегания обезвоживания, выносливости к обезвоживанию.

А. Пизек [587] полагает, что в способности растений переживать засуху особое значение принадлежит их выносливости, которая показывает, как долго (часы, дни) растения того или иного вида могут оставаться неповрежденными после закрытия устьиц и без поступления воды:

$$\text{Выносливость} = \frac{A_d}{T_{\text{кут}}},$$

где  $A_d$  — количество доступной воды,  $T_{\text{кут}}$  — кутикулярная транспирация.

Из приведенной формулы видно, что растения, запасующие повышенные количества воды и обладающие пониженной кутикулярной транспирацией, отличаются повышенной выносливостью к засухе.

В. Лархер [205], по данным многих авторов, приводит пример сравнительной «выносливости» листьев разных видов растений («выносливость» *Pinus sylvestris* принята за 100):

<i>Picea abies</i>	—	44
<i>Fagus sylvatica</i>	—	4
<i>Quercus robur</i>	—	3
<i>Pulmonaria officinalis</i>	—	1
<i>Sedum sp.</i>	—	40
<i>Opuntia sp.</i>	—	2000

Кроме того, для перенесения растениями засухи имеет значение и ее напряженность, которую определяют из отношения

$$\text{Напряженность засухи} = \frac{ДНВ_{\text{факт}}}{ДНВ_{\text{крит}}} \cdot 100 \%,$$

где  $ДНВ_{\text{факт}}$  — фактический дефицит насыщения листьев растения данного местообитания,  $ДНВ_{\text{крит}}$  — критический (сублетальный) дефицит (при 5—10 % повреждений).

#### ПОЙКИЛО- И ГОМЕОГИДРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Соответственно способности выносить обезвоживание наземные растения делят на две основные группы: пойкилогидровые и гомеогидровые. Первые (бактерии, водоросли, грибы, лишай-

ники, мхи, некоторые папоротникообразные и цветковые растения) почти не регулируют свой водообмен и не имеют каких-либо приспособлений, которые способствовали бы защите от чрезмерной потери воды. Содержание воды в их клетках находится в равновесии с давлением пара в окружающем воздухе и зависит от его колебаний. При значительном дефиците влаги в атмосфере пойкилогидровые растения могут потерять почти всю свою воду, переходя при этом в состояние скрытой жизни — криптобиоза (анабиоза). Эти растения способны переносить глубокое обезвоживание благодаря тому, что для них потеря воды до воздушно-сухого состояния — не патология, а норма реагирования. Поразительный пример сохранения жизнеспособности приводится в [588], где описан случай, когда пролежавший в гербарии 107 лет *Nostoc commune* после увлажнения стал проявлять признаки жизнедеятельности.

Реакция на обезвоживание у пойкилогидровых растений протекает однофазно — интенсивность дыхания и фотосинтеза постепенно снижается по мере потери воды [95]. Самым важным при этом, по мнению П. А. Генкеля, являются сохранение энергетической полноценности дыхания и способность к «гелефикации протоплазмы» за счет энергии макроэргов. При обезвоживании у пойкилоксерофитов не накапливаются ингибиторы роста, что позволяет им быстро возобновлять вегетацию после увлажнения [589].

Гомеогидровые растения составляют большинство высших растений (цветковых, голосеменных, папоротникообразных). Они способны в определенных пределах регулировать свой водообмен благодаря наличию специальных анатомо-морфологических структур и особенностям физиологических процессов, позволяющих либо противостоять засухе, либо уходить от нее.

### СУБЛЕТАЛЬНЫЙ ВОДНЫЙ ДЕФИЦИТ

В оценке состояния водного режима наиболее интегральным является водный дефицит как показатель, отражающий водный баланс растения. Однако величина водного дефицита еще недостаточна для вывода о том, насколько велик (опасен) этот недостаток водонасыщения. Такой вывод можно сделать лишь на основании сравнения величины водного дефицита с величиной так называемого сублетального (критического) водного дефицита, под которым подразумевается максимальный недостаток насыщения, еще не оказывающий повреждающего действия.

Т. К. Горышина и Л. И. Самсонова [590] судили о наступлении сублетального дефицита по потере тургора, который не восстанавливался после переноса растений в условия влажной камеры. Ими было показано, что, например, у ранневесенних эфемероидов лесостепной дубравы необратимые повреждения наступали уже при 30—40 % обезвоживания, а у летневегетирующих трав — при 50—60 %. Величина сублетального водного

дефицита в опытах этих авторов оказалась достаточно постоянной и могла служить выразительной экологической характеристикой водного режима растения того или иного вида.

Однако К. Р. Витко [591] показал, что величины как реального, так и сублетального дефицита изменяются в течение вегетации. Поэтому автор предлагает использовать величину относительного дефицита, т. е. процентное отношение реального и сублетального дефицитов в каждый конкретный срок. Он считает, что относительный дефицит лучше всего характеризует степень приспособленности того или иного вида к конкретным условиям местообитания.

Для определения сублетального водного дефицита был использован также цитофизиологический метод [592]. Наблюдая за ротационным движением цитоплазмы и способностью к плазмолизу, авторы показали, что величина водного дефицита, который подавляет жизнедеятельность, различна для видов, доминирующих в одних и тех же сообществах Центральной Монголии. Так, сублетальный дефицит составлял у *Cleistogenes squarrosa* 86 %, а у *Agropyron cristatum* 65 %. Необратимое подавление способности к плазмолизу у первого из названных видов наступало через 43 ч пребывания при 86 %-ном дефиците, а у второго — через 10 ч пребывания при 65 %-ном дефиците.

Понятие о сублетальном водном дефиците в известной мере близко к понятию о гомеостатической воде [1], о котором говорилось во введении.

## ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП И ПУТИ ИХ АДАПТАЦИИ К УСЛОВИЯМ ВОДОСНАБЖЕНИЯ

Е. Варминг принял во внимание приуроченность растений к различным условиям местообитания, выработанные в процессе эволюции анатомические, морфологические и физиологические признаки и разделил все растения на три большие группы: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты [593].

### ГИГРОФИТЫ

Произрастают в сильно увлажненных местах: на болотах, берегах рек и озер, во влажных лесах. Чувствительны даже к незначительному обезвоживанию, являясь типичными гомеогидрными растениями.

Из культурных растений к гигрофитам относится рис. Для всех гигрофитов характерно низкое осмотическое давление клеточного сока — от 0,8 до 1,5 МПа, слабая водоудерживающая способность, а в связи с этим и высокая скорость потери воды.

В дневное время ткани гигрофитов, произрастающих в хорошо освещенных местообитаниях, могут потерять за час количество воды, в 4—5 раз превышающее их массу. Корни гигрофитов слабо развиты и расположены в поверхностных горизонтах почвы, они мало ветвятся и лишены корневых волосков. У растений, произрастающих в периодически затопляемых местах, образуются особые дыхательные корни, предназначение которых состоит в обеспечении дыхания в условиях аноксии.

Повышенная интенсивность водоотдачи гигрофитами связана с гигроморфной структурой их стеблей и листьев: как правило, листовые пластинки у них крупные, эпидермис и кутикула слабо развиты, столбчатая паренхима отсутствует или слабо развита. Для гигрофитов характерна способность к гуттации. В сильноувлажненных местообитаниях, когда почва хорошо прогрета, корни интенсивно поглощают воду и растения активно гуттируют.

Гуттация — это выделение воды через имеющиеся в листьях специальные образования — гидатоды. Гуттируют не только гигрофиты, но и многие мезофиты (земляника, пшеница, подсолнечник и др.).

Широко распространено представление, согласно которому гуттация имеет место при избыточном снабжении надземных частей водой в условиях резко сниженной транспирации [594]. Однако П. А. Генкель [595] при наблюдениях за гуттацией мезофитного растения — манжетки — установил, что определяющим для начала гуттации фактором является солнечная радиация. Им показано, что в природной обстановке утром, а иногда и до середины дня гуттация наблюдается в условиях не пониженной, а наоборот, повышенной транспирации.

Желая разрешить противоречия в выводах различных авторов, Э. С. Злобина [596] провела наблюдения за гуттацией в полевых и лабораторных условиях у молодых листьев лопуха большого, боковых побегов хвоща лугового и листьев мать-и-мачехи. Результаты опытов подтвердили выводы П. А. Генкеля о том, что прямые солнечные лучи активируют гуттацию. Активирующая роль света в гуттировании подтверждена и специальными опытами с проростками яровой пшеницы. Наряду с этим показано, что с увеличением влажности почвы от 40 до 80 % ПВ у проростков возрастала отверстиесть устьиц и интенсивность транспирации. При повышенной освещенности проростки гуттировали быстрее. На основании полученных результатов сделан вывод, что увеличение влажности почвы и усиление транспирации под влиянием света приводят, как правило, к усилению гуттации.

В составе гигрофитов выделяют подгруппы гидрофитов и гелофитов.

**Гидрофиты** — растения, живущие в воде. Среди них выделяют растения, погруженные и с плавающими листьями. К последним принадлежат, например, кувшинки из рода *Nympha*,

*Victoria regia* и др. Погруженные водные растения разделяют на укореняющиеся в донном грунте (например, валлиснерия) и взвешенные в толще воды, например многочисленные планктонные водоросли.

У погруженных растений в результате отсутствия транспирации нет и верхнего концевого двигателя, поддерживающего восходящий водный ток. Поддержание последнего осуществляется у прикрепленных гидрофитов благодаря корневому давлению и деятельности гидатод. Гидрофиты с плавающими на поверхности воды листьями интенсивно транспирируют и не способны выносить даже незначительное обезвоживание.

У полупогруженных водных растений так же, как и у других гидрофитов, наблюдается гуттация. Не исключено, что роль гидатод могут выполнять устьица.

**Гелофиты** — растения береговых и прибрежных местообитаний с избыточным или переменным увлажнением, например стрелолист, тростник и др. Способны переносить как обезвоживание (иногда до 30 %), так и полное временное затопление. Гелофиты интенсивно транспирируют.

#### КСЕРОФИТЫ

Растения засушливых местообитаний. Успешно переносят продолжительную почвенную и атмосферную засуху. Виды, принадлежащие к ксерофитам, можно встретить не только в пустыне, но и в саваннах, сухих степях, субтропиках, на скалах и т. д. В процессе эволюции у них выработались самые разнообразные признаки, весьма далеко отстоящие друг от друга.

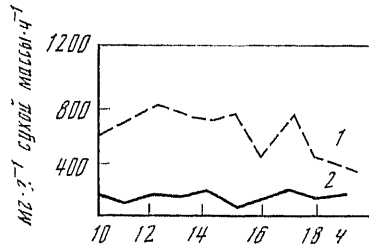
Известный немецкий ботаник А. Шимпер полагал, что все ксерофиты особенно экономно расходуют воду, обладая низкой интенсивностью транспирации. Однако Н. А. Максимов [33, 234, 235] показал неправомочность взглядов А. Шимпера, так как многие ксерофиты могут испарять воды не меньше, чем мезофиты, а часто даже больше их. Положение, выдвинутое Н. А. Максимовым, неоднократно подтверждалось. Так, например, по данным Н. И. Бобровской [597], многие виды пустынных растений избегают высыхания за счет интенсивной транспирации, значения которой заметно выше, чем у мезофитных видов. Интенсивно транспирируя, ксерофиты также интенсивно добывают воду. Подтверждением сказанному служат данные по общему содержанию воды у растений, произрастающих в условиях юго-восточных Каракумов.

Дальнейшие исследования выявили чрезвычайную неоднородность ксерофитов в отношении как анатомо-морфологической структуры, так и способов регулирования своего водного режима. Имея это в виду, П. А. Генкель [95, 598] предложил разделить группу ксерофитов на несколько подгрупп: эуксерофиты, гемиксерофиты, стипаксерофиты, пойкилоксерофиты, суккуленты и др.

**Эуксерофиты.** Представители этого типа жароустойчивы, опушены, развивают сравнительно неглубоко проникающую (до 60—80 см), но сильно разветвленную корневую систему, способны выносить довольно значительное обезвоживание, отличаются слабой транспирацией в период засухи и высоким осмотическим давлением. Водный дефицит эуксерофитов может достигать 50 % без видимых признаков повреждений.

РИС. 57. Интенсивность транспирации у представителей гемиксерофитов (1) и эуксерофитов (2) [598]

1 — *Falcaria rivini*;  
2 — *Veronica incana*



**Гемиксерофиты** имеют глубокопроникающие (вплоть до грунтовых вод) корни, бесперебойно снабжающие растения водой. Корни некоторых пустынных растений способны достигать прямо-таки поразительной глубины. Так, например, при прокладке Суэцкого канала их находили на глубине 33 м; но есть данные о проникновении еще глубже — до 47—53 м [593].

Гемиксерофиты интенсивно транспирируют (рис. 57), в большинстве своем жаростойки, но не способны выносить длительного обезвоживания, 5—25 %-ный водный дефицит вызывает у них значительные повреждения.

**Стипаксерофиты** — узколистные злаки, которые способны переносить сравнительно большой перегрев и умеренный водный дефицит. Имеют сильно разветвленную корневую систему, располагающуюся в основном в верхних горизонтах почвы.

**Пойкилоксерофиты** по типу регуляции водообмена принадлежат к пойкилогидровым растениям. Способны к высыханию до воздушно-сухого состояния и переносят засуху, впадая в криптобиоз (анабиоз). Содержание воды в их тканях при этом снижается до 2—5 % от сырой массы. Способностью переживать засушливый период в состоянии криптобиоза обладают многие виды водорослей, грибов, лишайников, представители высших споровых растений — мхов и папоротников и лишь некоторые цветковые растения. При возврате в нормальные условия влажности и температуры ткани пойкилоксерофитов набухают и возобновляют активную жизнедеятельность.

**Суккуленты.** Очень хорошо переносят почвенную засуху за счет запасов воды, накопленных в сильно развитых водоносных тканях и крайне экономного их расходования. Это — типичные «шимперовские» ксерофиты, растения-скопидомы. Большие запасы воды содержатся в мясистых листьях (агавы, алоэ) или стеблях (молочай, кактусы). Накопление воды в мясистых тка-

нях является основным путем преодоления засушливых условий. Например, у крупных экземпляров кактусов из рода *Carnegiea* может аккумулировать до 2,5—3,0 т воды. Поэтому оводненность тканей суккулентов очень высока (до 95—98 % от сырой массы). Осмотическое давление клеточного сока низкое (0,5—0,6 МПа). У многих суккулентов поверхность тела покрыта толстой кутикулой, успешно выполняющей функцию сохранения запасенной воды, хотя встречаются суккуленты с незащищенным эпидермисом. Немногочисленные устьица часто погружены в глубину ткани и, как правило, закрыты днем и открыты ночью.

Отличаются суккуленты и типом фиксации углекислоты. Они (представители прежде всего семейств бромелиевых, орхидных, лилейных и др.) поглощают и связывают большое количество  $\text{CO}_2$  в течение ночи при широко открытых устьицах, но только на следующий день, уже при закрытых устьицах, они фотосинтетически перерабатывают ее. Подобное чередование на протяжении суток двух процессов — накопление кислот в ночное время и их распад днем — получило название «САМ-метаболизм» (от английского *Crassulaceam acid metabolism* — метаболизм кислот у сем. *Crassulaceae*). В нормальных условиях водоснабжения у суккулентов фиксация  $\text{CO}_2$  происходит не по САМ-типу, а по  $\text{C}_3$ -типу. Длительный дефицит воды ведет к переключению метаболизма на САМ-тип, при этом накапливается и используется малат, повышается активность фосфоенолпируваткарбоксилазы и малатдегидрогеназы. Суккуленты частично реутилизуют при фотосинтезе углекислоту, выделившуюся в процессе дыхания. Подобным образом они обезпечивают себя углеродом, не подвергаясь риску чрезмерных потерь воды.

Интенсивность транспирации у суккулентов на несколько порядков ниже, чем у других ксерофитов. Так, калифорнийские кактусы испаряют всего лишь 1—5 мг воды на 1 г сырой массы за сутки. Поэтому интенсивность транспирации у суккулентов определяют не за час, а за сутки, а то и неделю. Для суккулентов характерна высокая водоудерживающая способность тканей. Отдача воды в окружающее пространство происходит крайне медленно, в результате чего части растений способны сохранять свою жизнеспособность в течение нескольких месяцев и даже лет. Так, Т. К. Горышина [599] описывает опыт с гигантской *Carnegiea*, которую не поливали 6 лет. За это время растение потеряло всего лишь 11 % своей массы и сохранило жизнеспособность. Подобные опыты с суккулентами дают основание предполагать использование ими так называемой эндогенной воды, образующейся при дыхании, аналогично тому, как это имеет место у некоторых животных.

Жизнедеятельность кактусов может сохраняться и при значительных потерях воды. Так, *Carnegiea gigantea*, *Ferocactus acanthodes* и *Opuntia basilaris* выживали при потере воды, в среднем равной 81 %. Потеря воды из водозапасающей ткани



была сильнее, чем из хлоренхимы, что позволяло кактусам поддерживать фотосинтез [600].

Для суккулентов характерна поверхностная ширококораскидная корневая система, которая способна поглощать воду редко выпадающих в этих районах осадков, в том числе и воду росы. Корневая система кактусов отмирает во время засухи, но может восстановиться до прежних размеров через 2—3 дня после выпадения дождей.

Суккуленты обладают поразительной жаростойкостью. Они выдерживают перегрев до 60—65°, в то время как мезофиты полностью погибают уже при 50° в течение нескольких минут.

**Психрофиты** произрастают на влажных и холодных почвах в зоне тундры (сосна сибирская, ель, береза, черника, багульник, можжевельник и др.), т. е. среди них имеются и травянистые растения, карликовые деревья, а также водоросли и лишайники.

Несмотря на обилие воды, она физиологически недоступна растениям. Поэтому у психрофитов возникли признаки ксероморфной структуры. Корни тундровых растений — кедра, ели и других, располагаясь в зоне вечной мерзлоты, проникают на глубину всего до 30—35 см, в то время как диапазон их распространения достигает 15 м [601].

Для игл хвойных древесных пород характерна ксероморфная структура (погруженные устьица, закрываемые зимой смоляными пробками, толстостенный эпидермис с подстилающей его гиподермой и т. д.). Все эти черты строения служат приспособлением для предотвращения потерь воды в летнее и особенно в зимнее время. Поэтому хвойные расходуют на транспирацию значительно меньше воды, чем листовенные древесные породы.

Ксероморфными признаками строения обладают и **криофиты** — растения сухих и холодных местообитаний (в зоне вечной мерзлоты). К ним относятся, например, своеобразные по форме растения — подушки, произрастающие в высокогорных холодных пустынях, Забайкалье и характеризующиеся замедленными темпами водообмена и низкой оводненностью тканей.

В своей последней монографии П. А. Генкель [95] выделил среди ксерофитов также такие подгруппы: лауроксерофиты — вечнозеленые растения Средиземноморья (*Ruscus aculeatus* и др.), аэроксерофиты (растут за счет атмосферной влаги, в частности туманов, например, хвойниковое растение *Welwitschia mirabilis*).

## МЕЗОФИТЫ

Эта группа включает растения, произрастающие в среднеувлажненных местообитаниях. Мезофитные растения более требовательны к воде, чем ксерофиты, и менее, чем гигрофиты. В основном они распространены в условиях умеренного теплового режима, хотя их часто можно встретить и в тропических, и в

холодных широтах. Подавляющее большинство культурных растений являются типичными мезофитами. К мезофитам относятся многочисленные виды древесно-кустарниковых пород лесных фитоценозов, травянистые растения лугов и других растительных сообществ.

У мезофитов менее густая сеть жилок, чем у ксерофитов, и более густая, чем у гигрофитов. Среднее положение занимают они также по величине осмотического давления клеточного сока и по количеству устьиц на единицу листовой поверхности.

Мезофиты очень разнообразны по своим физиологическим и анатомо-морфологическим признакам. Такое разнообразие характерно не только для различных видов, но и для растений одного и того же вида, находящихся в неодинаковых экологических условиях. Так, известно явление усиления ксероформности строения по мере перехода от нижних листьев к листьям расположенных выше ярусов (закон В. Р. Заленского) [234]. Объясняется это усложнением условий водоснабжения листьев верхних ярусов по сравнению с листьями нижних ярусов; листья верхних ярусов подвергаются более интенсивным воздействиям солнечного света, температурных градиентов, режима влажности атмосферы и т. д. У световых листьев дифференцируются и палисадная паренхима, состоящая из плотно прилегающих друг к другу клеток, и губчатая паренхима, в то время как у теневых листьев имеется только рыхлая губчатая ткань.

Среди мезофитов выделяют гигромезофиты и ксеромезофиты.

**Гигромезофиты**, произрастая на почвах с избыточным увлажнением, имеют поверхностную корневую систему; они отличаются слабым уровнем развития системы межклетников. Гигромезофитные растения встречаются, как правило, на периодически затопляемых участках. Примером могут быть недотрога, звездчатка, горчавка и др.

**Ксеромезофиты** занимают экологические ниши с периодически возникающим водным дефицитом. Адаптация этих растений связана с развитием глубокопроникающей корневой системы. Благодаря этому различные виды дуба встречаются в степях и даже полупустынях. Из травянистых растений примером могут быть отдельные виды клевера, люцерны, мятлика, засухоустойчивые сорта пшеницы Саратовская 29, Украинка и др.

**Эфемеры и эфемероиды**. Распространены главным образом в аридных областях. Среди мезофитов их выделил А. П. Шенников [602].

Эфемеры — это однолетние травянистые растения (маки, вероники и др.), вегетирующие рано весной, когда почва еще достаточно увлажнена осенне-зимними осадками; засушливый период они переживают уже в виде семян. Эфемероиды — многолетние травянистые растения (вероники, тюльпаны и др.), также вегетирующие рано весной; однако период покоя они переживают в виде как семян, так и подземных органов: луковиц, клубней, корневищ. Каждому откладывается глубоко в памяти

хотя бы раз виденное зрелище цветущих рано весной диких маков или тюльпанов на обширных юго-восточных склонах Кавказских гор или в пустынях Средней Азии. Но их цветение радует глаз совсем недолго. Продолжительность вегетационного периода у эфемерных растений составляет от 4 до 6 нед. За этот небольшой отрезок времени они успевают прорасти, образовать вегетативную массу, отвести и сформировать семена. И несмотря на то что эфемеры наиболее широко распространены в аридных областях, они являются мезофитами и не имеют приспособительных признаков для противодействия засухе. Адаптация этих растений к выживанию в пустынных условиях пошла по пути «убегания» от засухи. Неблагоприятные условия они переживают в виде семян или запасающих органов, которые надежно защищены от высыхания. Эфемеры и эфемероиды составляют до 70 % видов пустыни Каракумы [603].

Жителям средних широт Северного полушария хорошо известны эфемероиды, произрастающие в лиственных лесах. Это хохлатки, анемоны, пролески, крокусы и др. Цикл развития они проходят до распускания листьев крупных растений. Их эфемерность объясняется не недостатком влаги, а тем, что, являясь светолюбивыми растениями, они адаптировались к сезонной динамике системы факторов — освещенности, температуры и влажности под пологом леса.

## ВОДООБМЕН РАСТЕНИЙ ПРИ ПЕРЕГРЕВЕ

Как уже отмечалось, засуха слагается из действия двух неблагоприятных факторов — обезвоживания и перегрева.

Особенности действия повышенной температуры и разнообразие вызываемых ею изменений обуславливают необходимость изучения ее действия как бы в «чистом виде», т. е. закономерностей жароустойчивости растений [95, 251, 418, 421, 492, 604].

Имеющиеся на этот счет данные показывают, что перегрев затрагивает весь метаболизм, в том числе и водообмен, нарушая последний подчас сильнее, чем один только недостаток воды в почве или воздухе [604, 605]. Повреждения наблюдаются даже при оптимальном водоснабжении растений, например в условиях орошаемого земледелия.

О серьезности и глубине тепловых повреждений водообмена можно судить по нарушению согласованности между его отдельными звеньями, например между интенсивностью транспирации и водоудерживающей способностью. Обычно наблюдающееся при легком тепловом повреждении снижение водоудерживающей способности может смениться увеличением, тогда как интенсивность транспирации, наоборот, сначала увеличивается, а затем падает. Подобный характер нарушений проявляется чаще всего в том случае, когда транспирация не обеспечивает «сброс» тепла с листа в окружающую среду и градиент температуры между листом и окружающим воздухом становится положительным.

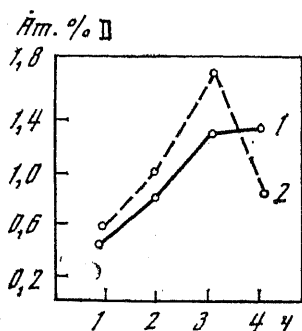


РИС. 58. Поступление Н<sub>2</sub>O в листья *Triticum* sp. L. при действии повышенной температуры [580]

1 — контроль; 2 — прогрев при 42°

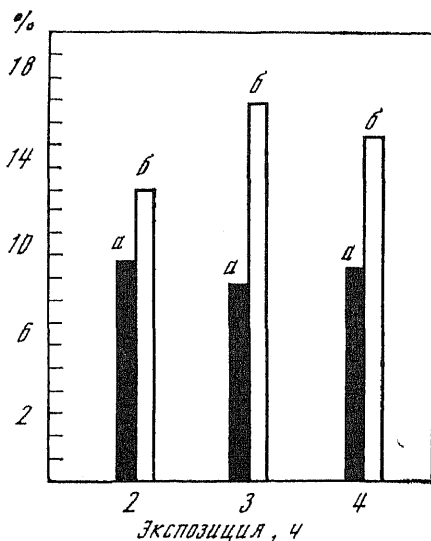


РИС. 59. Влияние повышенной температуры на водный дефицит листьев *Triticum* sp. L. [580]

а — контроль; б — прогрев при 42°

Защитная роль транспирации иллюстрируется данными, согласно которым у менее устойчивого сорта пшеницы Парус транспирация после прогрева возросла меньше, чем у жаростойкого сорта Одесская полукарликовая (табл. 36).

ТАБЛИЦА 36. Влияние прогрева на интенсивность транспирации (в г·дм<sup>-2</sup>·ч<sup>-1</sup>) у различных по жароустойчивости сортов *Triticum* sp. L. в фазе цветения [251]

Сорт	До прогрева	После прогрева	Увеличение после прогрева, %
Парус	6,44	8,42	30
Одесская полукарликовая	7,43	12,94	72

В работах выполненных под руководством И. Г. Шматько [580], дана комплексная характеристика водного режима растений при перегреве по таким показателям, как водоудерживающая способность, устьичная проводимость, интенсивность транспирации, водный дефицит, поступление меченой воды Н<sub>2</sub>O. Показано, что перегрев (42° в течение 4 ч) при относительной влажности воздуха 38—40 % сначала стимулировал поступление Н<sub>2</sub>O, а затем снижал его (рис. 58). Наряду с этим снижалась водоудерживающая способность листьев, повышалась водоотдача и водный дефицит (рис. 59). Характерно, что у более засу-

хоустойчивого сорта Саратовская 29 потеря воды листьями при прогреве варьировала в более узких пределах, чем у менее устойчивого сорта Ленинградка.

## ВОДООБМЕН РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ПЕРЕУВЛАЖНЕНИЯ И ГИПОКСИИ

В зонах избыточного увлажнения создаются неблагоприятные для растений условия, значительно снижающие урожай. Переувлажнение нередко наблюдается даже в аридных зонах в результате чрезмерных поливов. На территории СССР в той или иной мере переувлажняется значительная часть посевных площадей, лугов и пастбищ.

В условиях избыточного увлажнения вода, заполняющая поры, вытесняет воздух и затрудняет диффузию газов в почве. При содержании воздуха, равном 15 % от объема, почва считается аэрированной удовлетворительно, при наличии менее 12 % — неудовлетворительно. Содержание в почве менее 10 % воздуха опасно для плодовых культур.

Доступность кислорода, находящегося в воде, затрудняется, поскольку коэффициент диффузии в воде составляет  $2,6 \cdot 10^{-5}$   $\text{см}^2 \cdot \text{с}^{-1}$ , тогда как в воздухе он равен  $1,9 \cdot 10^{-1}$ . В воде кислорода

РИС. 60. Влияние затопления на содержание абсцизовой кислоты в листьях *Vicia faba* L. [610]

1 — контроль; 2 — затопление

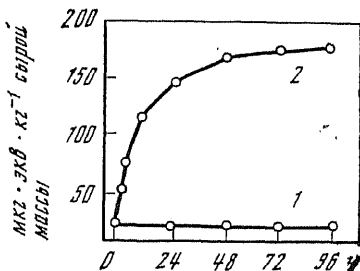
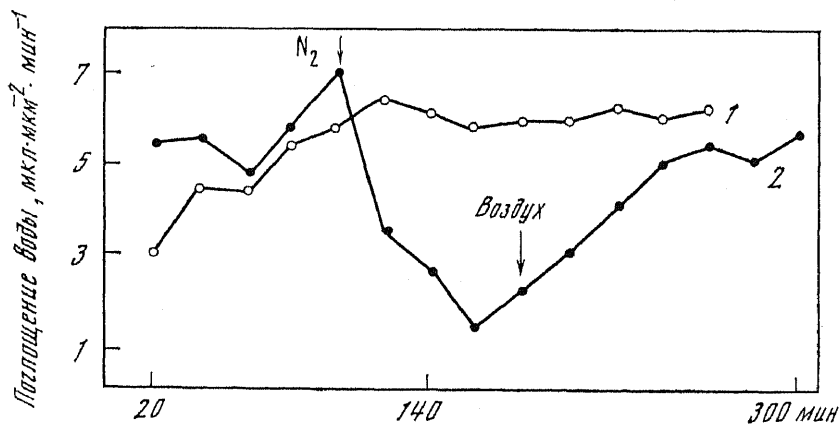


РИС. 61. Поглощение воды корневыми волосками *Rhaphanus sativus* при аэрации (1) и замене воздуха азотом (2) [111]



содержится в 30 раз меньше, чем в воздухе. При затоплении в почве не только уменьшается содержание кислорода, но и возрастает содержание  $\text{CO}_2$ ,  $\text{N}_2$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2$ ,  $\text{H}_2\text{S}$  и других газов вследствие затруднения газообмена с атмосферой. Некоторые из этих газов токсически действуют на корни. При затоплении происходит значительное вымывание гумуса и минеральных элементов, подавляется жизнедеятельность полезной микрофлоры. Все это

ТАБЛИЦА 37. Водный режим *Avena sativa* L. в конце семидневного стрессового воздействия [608]

Вариант	Оводненность, % от массы листа при максимальном насыщении	Интенсивность транспирации, $\text{мг} \cdot \text{см}^{-2} \cdot \text{ч}^{-1}$	Водный дефицит, %
Оптимальное водоснабжение	87,7	24,8	2,7
Затопление	83,7	9,8	5,5
Оптимальное водоснабжение	88,7	13,7	2,5
Засуха	61,3	4,6	24,5

неблагоприятно сказывается на жизнедеятельности растений в целом, в том числе и на их водном обмене. Тормозится как поглощение воды корнями, так и ее последующий транспорт в побегах и транспирация. Уменьшается водоудерживающая способность листьев, замедляется рост корней; листья желтеют и завядают. При продолжительном затоплении растения теряют жизнеспособность, т. е. вымокают [111, 606—608]. В условиях вымокания ухудшается процесс закалки растений в осенний период, в результате чего значительно снижается их морозостойкость [609].

Угнетающее действие затопления на транспирацию демонстрируется данными, в которых сравнивается влияние затопления и засухи (табл. 37).

Снижение интенсивности транспирации при затоплении (рис. 60) связано с накоплением в листьях абсцизовой кислоты [610].

Прямая зависимость поглощения воды корневыми волосками от доступа кислорода (рис. 61) показана в опытах с растениями редиса [111].

Приведенные в этой главе данные наглядно демонстрируют поразительное многообразие мира растений, необычайную широту диапазона их приспособляемости к самым различным условиям существования. Эта приспособляемость — результат длительной эволюции, которой и посвящена следующая глава.

## VIII

# ЭВОЛЮЦИЯ ВОДООБМЕНА

Эволюционная физиология ставит своей задачей установление филогенеза функций в их взаимосвязи с эволюцией анатомо-морфологических признаков. Проникновение эволюционных идей в изучение водного обмена растений как одного из основных физиологических процессов, безусловно, должно способствовать выяснению общих закономерностей и принципов преобразования функций поступления, транспорта, использования и потери воды растениями. Основы для развития эволюционных представлений о водообмене растений были заложены в конце XIX в. К. А. Тимирязевым [550], с дарвиновских позиций осветившим пути приспособления растений к перенесению засухи. Разбирая способы самозащиты растений от избыточного расхода воды, К. А. Тимирязев обратил внимание на движение устьиц, волоски, покрывающие лист, расположение листьев не перпендикулярно, а параллельно падающим лучам солнца, на образование кутикулы — покровного слоя, предохраняющего растение от избыточного испарения. «Только выработав этот аппарат для автоматического возмещения испаряемой воды, выбравшееся на сушу растение могло смело подняться в воздух, потянуться к солнцу, пройти все те стадии совершенствования, которые отделяют приземистый мох от великана эвкалипта» [550. С. 128].

Большую роль в развитии эволюционного направления в физиологии сыграли работы отечественных ученых Н. А. Максимова, А. Н. Северцева, С. П. Костычева, Л. А. Орбели, А. А. Тахтаджяна, А. Л. Курсанова, А. В. Благовещенского, П. А. Генкеля, Н. И. Антипова. Начиная с 30-х годов текущего столетия, почти все разделы физиологии растений в той или иной степени соприкоснулись с эволюционной теорией [611]. Положение о взаимосвязи функций и структур лежит в основе воззрений А. Л. Курсанова [9] на эволюцию транспортной системы растений: «Различные группы растений находятся по признаку организации их проводящей системы на разных ступенях эволюционного процесса, причем эти различия, вероятно, следует рассматривать... как отдельные ветви эволюционного дерева» (с. 300). А. Л. Курсанов полагает, что каждый тип транспортной системы отвечает потребностям растений в соответствии с их видовой специфичностью и условиями окружающей среды. При потере такого соответствия на сцену выступает естественный отбор.

По мнению Е. В. Вульфа [612], ни один из внешних факто-

ров не определяет существование растений в такой мере, как вода. Можно предположить, что эволюция водообмена растений в первую очередь шла по пути совершенствования признаков, обеспечивающих сохранение гомеостаза. Эволюция органов водообмена способствовала обеспечению продуктивности растений и их массовому развитию на суше [205]. Первые, эволюционно наиболее древние и наиболее примитивные растения были, по-видимому, водными. Их современных потомков называют гидатофитами [613, 614]. Гидатофиты — это гигрофиты (подгруппа гидрофитов), полностью (или почти) погруженные в воду.

## ЭВОЛЮЦИЯ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ

Водный обмен растений складывается из трех основных этапов: а) поглощение воды корневой системой с последующим поступлением ее в сосуды ксилемы, б) передвижение по сосудам, в) отдача воды. Структуры, обеспечивающие транспорт воды, в процессе эволюции претерпели существенные изменения [615].

**Развитие корневой системы.** У водных растений функцию корня как органа прикрепления к субстрату первоначально выполняли ризоиды. У предков ныне существующих высших растений не было разделения на корень и стебель, и структура подземного осевого органа была аналогична структуре надземной части. Такие корнеобразные структуры — ризоиды — сохранились у наиболее примитивного из ныне живущих высших растений — псилоты. С выходом растений на сушу корень адаптировался к выполнению еще двух функций — всасывающей и проводящей.

Как известно, в эндодерме имеется пояс Каспари, который резко обрывает путь воды по апопласту. Появление эндодермы сопутствовало первым этапам эволюции наземных растений. Отмечено, что пояски Каспари более широки у примитивных и более узки у современных форм. Очевидно, возникла необходимость в более строгом контроле за поступлением воды и элементов минерального питания. Проводящие ткани корня сконцентрированы в центральном цилиндре, наружной обкладкой которого является перицикл. В процессе эволюции происходило уменьшение многослойности перицикла.

Таким образом, в результате длительного пути эволюции сложился структурный комплекс водопоглощения — корневой волосок — первичная кора — контрольная система эндодермы — протоксилемные элементы — сосуды ксилемы.

**Передвижение воды по ксилеме.** Появление сосудов рассматривается как одно из важнейших событий в эволюции высших растений. Совершенствование водопроводящей системы, заключающееся в формировании вертикальных рядов перфорированных клеток, позволило высшим растениям стать победителями в борьбе за существование.

Примитивным типом подобной системы является та, в которой проводящая ткань образует сплошную массу, а центральное



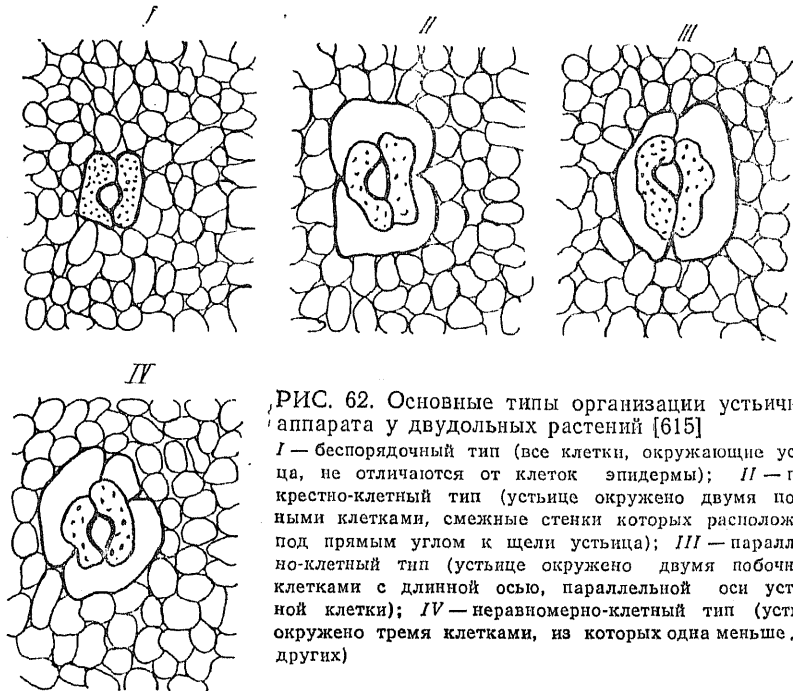


РИС. 62. Основные типы организации устьичного аппарата у двудольных растений [615]

*I* — беспорядочный тип (все клетки, окружающие устьица, не отличаются от клеток эпидермы); *II* — перекрестно-клетный тип (устьице окружено двумя побочными клетками, смежные стенки которых расположены под прямым углом к щели устьища); *III* — параллельно-клетный тип (устьице окружено двумя побочными клетками с длинной осью, параллельной оси устьичной клетки); *IV* — неравномерно-клетный тип (устьице окружено тремя клетками, из которых одна меньше двух других)

ядро ксилемы окружено слоем флоэмы. Этот тип — более древний, и от него в процессе эволюции произошли остальные типы [616].

Для обеспечения водой всех клеток требуется достаточно большая поверхность соприкосновения между элементами ксилемы и паренхимными клетками. Поэтому эволюция проводящей системы шла по пути увеличения контакта между ксилемой и паренхимой. У более архаичных растений этот контакт выражен слабо.

Эволюция ксилемы проходила также по пути видоизменения трахеид, которые приспособлены к выполнению двух функций — механического укрепления осевых органов и проведения воды. Длина механических элементов в процессе эволюции сокращалась, а трахеиды заменялись сосудами, у которых в перфорационной пластинке имеется одно крупное округлое отверстие. Переход к простой перфорации был вызван необходимостью уменьшения сопротивления потоку воды [617]. Следовательно, специализация сосудов у высших гомеогидровых растений была направлена на образование структур, максимально приспособленных для транспорта воды, что проявилось в расширении полости сосудов и укрупнении отверстий, по которым поток воды мог бы проходить с наименьшим сопротивлением.

Стало быть, гомеогидровый водообмен филогенетически является более поздним. Он появился в результате приспособления пойкилогидровых растений к наземным условиям существования.

**Отдача воды.** Процесс испарения растением воды связан, как известно, с устьичным аппаратом, который в процессе эволюции претерпел довольно сложные изменения. Замыкающие клетки устьиц отличаются значительным разнообразием, но особую значимость ботаники придают расположению и форме клеток, окружающих устьица (рис. 62).

Наиболее сложно процесс образования устьиц идет у примитивных форм. У большинства покрытосеменных и особенно у двудольных наблюдается самый простой и самый экономный путь возникновения устьица — делением одной материнской клетки, из которой образуются две замыкающие. Этот тип устьичного аппарата является наиболее совершенным.

Существуют два пути приспособления растений к обезвоживающему влиянию внешней среды — активный и пассивный [229, 614, 618]. Пассивный путь присущ пойкилогидровым растениям, у которых отсутствуют органы, регулирующие водообмен. Активный путь наблюдается у гомеогидровых растений, которые противостоят иссушающему влиянию внешних условий благодаря выработанному в процессе эволюции комплексу приспособлений, регулирующих водообмен (корневая система, водопроводящие ткани, устьичный аппарат, кутикула, водоудерживающая способность клеток). Таким образом, возникновение гомеогидрового водообмена растений следует рассматривать как крупнейший этап на пути эволюции функций.

## ЭВОЛЮЦИЯ ВОДООБМЕНА И БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

По мнению Н. И. Антипова [619], у гомеогидровых растений в процессе онтогенеза проявляются разные типы водного режима, которые последовательно сменяют друг друга. Семя формируется при высоком содержании воды в цветке. Оно не способно к транспирации и при обезвоживании погибает, не обладая автономностью водообмена. Среда для его формирования создается материнским организмом. На этом этапе онтогенеза проявляются черты, характерные для гидатофитного (т. е. наиболее примитивного, свойственного главным образом погруженным водным растениям) водообмена. По мере дальнейшего развития семя приобретает пойкилогидровый характер водообмена, который связан с потерей воды.

Переход семян от гидатофитного к пойкилогидровому водообмену сопровождается переходом их от активного состояния к анабиозу, когда семена способны переносить большую сухость воздуха, высокую и низкую температуру.

При прорастании семян на смену пойкилогидровому водооб-

мену приходит гомеогидровый, сохраняющийся уже до конца жизни вегетирующего растения. Этот переход сопровождается повышением водоудерживающей способности клеток и появлением специализированных образований — кутикулы, устьиц, корневой системы.

Таким образом, смена разных типов водообмена в процессе онтогенеза является кратким повторением смены этих типов в процессе филогенеза. В этом, в частности, у растений проявляется основной биоэнергетический закон.

## ТЕРМОДИНАМИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ ВОДООБМЕНА

К настоящему времени все большее число физиков начинает интересоваться проблемами термодинамики биологических процессов, хотя теория открытых систем все еще остается недостаточно разработанной. Основной целью данного подхода является рассмотрение с единой точки зрения таких биологических явлений, как рост и развитие, старение, реакции растений на внешние условия, патологические изменения, эволюция организмов.

С точки зрения термодинамики, наиболее вероятным состоянием системы является состояние равновесия. Если система уклоняется от равновесия, то вероятность ее состояния уменьшается и увеличивается степень упорядоченности. Чем дальше от равновесия находится термодинамическая система, тем более упорядоченной она должна быть в стабильном состоянии [620].

Жизнь на Земле возникла из первичного бульона, находившегося в состоянии, близком к равновесию [621]. В процессе эволюции происходило все большее удаление живых систем от равновесного состояния и появление в связи с этим высокой степени упорядоченности процессов, протекающих в организмах [622]. В результате прогрессивной эволюции — ароморфоза — общая энергия жизнедеятельности организмов увеличивалась именно вследствие увеличения упорядоченности живой системы [623]. Поэтому можно предположить, что эволюция водообмена растений также была направлена на снижение энтропии внутриклеточной воды и увеличение количества свободной энергии клетки. Это должно было способствовать стабилизации основных физиологических процессов в изменившихся внешних условиях и удалению растительной клетки от состояния равновесия, к которому она была приближена, находясь в водной среде.

Снижение энтропии внутриклеточной воды может быть обусловлено несколькими причинами. На энтропию, как известно оказывает влияние эффект гидратации. Между тем в процессе эволюции в клетках происходило увеличение содержания веществ, способных гидратироваться — биополимеров и ионов. Показано, что более архаичные виды содержат меньше общего и белкового азота, чем виды, в филогенетическом отношении

продвинутые вперед. В эволюционном ряду наземных растений возрастает содержание фосфора, серы, магния, калия, кальция [624]. Следовательно, одним из факторов повышения водоудерживающей способности растений в процессе эволюции могла быть гидратация внутриклеточных компонентов.

В процессе эволюции повышалось содержание катионов, участвующих в окислительно-восстановительных реакциях. Очевидно, многие элементы могли выполнять роль первичных катализаторов уже на стадии добиологической (химической) эволюции. Результатом этого явилось усложнение структуры за счет образования комплексов с органическими соединениями, в которых участвовала и вода. Это дало начало сложным ферментным системам и явилось одним из путей снижения энтропии внутриклеточной воды. И, наконец, немаловажное значение для изменения термодинамического состояния воды в процессе эволюции могло иметь развитие и усложнение мембранной системы клеток. Вероятно, развитие в процессе эволюции способности образовывать бимолекулярные слои было использовано для регуляции транспортной функции мембран. Вполне возможно, что разная проницаемость плазмалеммы для входа и выхода может иметь определенное значение для удержания в клетках части воды и повышения их водоудерживающей способности. Таким образом, усложнение мембранных структур явилось фактором совершенствования регуляции проницаемости клеток для воды и создания внутриклеточного гомеостаза.

Подведем итоги всему вышесказанному.

В первичной клетке эукариот, очевидно, существовала система осморегуляции, необходимая для поддержания объема клеток и стабилизации кислотно-основного равновесия. Их обмен со средой обитания осуществлялся всей поверхностью клетки. При выходе растений на сушу, где еще сохранялась высокая увлажненность почвы и воздуха, образовались сначала ризоиды, а затем корни, осуществляющие поглощение воды. На этом этапе эволюции в клетке появилась вакуоль, возникновение которой связано с формированием тонопласта. Следующим важным шагом в прогрессивном развитии водного режима растений явилось образование сосудов, осуществляющих транспорт воды к органам, удаленным от корневой системы.

Таким образом, выход растений на сушу был связан с изменением структуры и разделением функций клеток. Но пойкилогидровый обмен оставался малорегулируемым, поэтому клетки как термодинамические открытые системы были, очевидно, близки к состоянию равновесия.

На следующем этапе эволюционного прогресса проблема водного режима встала во всем ее многообразии. Первостепенной задачей было создание достаточно эффективной покровной ткани, предохраняющей растение от высыхания в условиях воздушной среды и вместе с тем допускающей контролируруемую отдачу воды в процессе транспирации.

Главным звеном в регуляции отдачи воды стали устьица. Они претерпели в процессе эволюции довольно сложные преобразования, как и вся проводящая система растений.

Структурные изменения вегетативных органов при возникновении гомеогидровых растений были направлены на повышение водоудерживающей способности клеток. Этому способствовали внутриклеточные изменения качественного состава высокополимеров, ионной среды и совершенствование мембранных систем.

Итак, в плане биоэнергетической направленности эволюционного прогресса непрерывное удаление организмов от состояния равновесия может быть связано с понижением энтропии внутриклеточной воды. Физиологическое значение этого приспособления состоит в обеспечении стабильности водного режима клеток. Повышение степени гомеостатирования служит одним из важнейших принципов прогрессивной эволюции системы водно-солевого равновесия [625].

Предлагаемый термодинамический подход к осмысливанию эволюции биологических систем можно считать только началом. Еще предстоит многое сделать, прежде чем можно будет сказать, что физическая основа эволюционных процессов хорошо понята [626].

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Итак, мы закончили обзор современного состояния ряда проблем водного обмена растений. В его составлении принимали участие восемь специалистов — людей, неизбежно в чем-то различающихся по своим взглядам, манере излагать и преподносить материал. И хотя при подготовке рукописи к печати проведено весьма основательное редактирование, все же многоавторность не могла так или иначе не сказаться. Хотелось бы надеяться, что сказалась она лишь положительно, предупредив чрезмерную односторонность оценок и сделав их более объективными. Насколько это удалось — судить читателю.

Как уже упоминалось в предисловии, авторы не ставили перед собой задачу исчерпывающе описать все факты и представления, имеющие то или иное отношение к водообмену растений; не стремились они и к выдаче готовых рецептов решения существующих дискуссионных вопросов (которых в физиологии водообмена, как, впрочем, и во всех других разделах науки, предостаточно). Авторы исходили из того, что они пишут не учебник для студентов (хотя последние вполне могут использовать данную книгу в качестве дополнительной литературы), а обзор, рассчитанный в основном на специалистов, уже имеющих определенные знания и некоторый опыт работы. Свою задачу авторы видели в том, чтобы проанализировать достижения и проблемы физиологии водообмена, изменения в представлениях за последнее время, постаравшись привлечь внимание читателя к наиболее актуальным, узловым вопросам, к «горячим точкам» в изучении водообмена на современном этапе и тем самым содействовать разрешению существующих проблем в обозримом будущем.

В течение последних, по крайней мере двух десятилетий ведущую роль в разработке узловых проблем водообмена играли не столько физиологи, сколько физики и биофизики. При этом ими выполнен ряд оригинальных, подчас блестящих, исследований. Но вместе с тем невольно получилось так, что живое растение превратилось в некое подобие гидравлической машины, состояние воды в растении оказалось идентичным таковому налитой в стакан дистиллированной воды, а восходящий водный ток уподоблен движению влаги по опущенной нижним концом в воду полоске фильтровальной бумаги. Все это, безусловно, не соответствует действительности.

Мы, разумеется, не против участия физиков и особенно биофизиков в разработке проблем водообмена. Наоборот, мы полагаем, что их участие совершенно необходимо. Но мы за то, чтобы физиологические по своему существу проблемы решались бы в тесном сотрудничестве с физиологами, за которыми и оставалось бы решающее слово при оценке новых фактов и формулировании новых концепций.

Если положение в ближайшем будущем не изменится, то при изучении водного обмена растений все специфические только для биологии вопросы физиологической регуляции, взаимосвязей водообмена с общим метаболизмом и энергетикой, возбудимости, раздражимости и другие могут получить упрощенное, механистическое, а по существу просто ошибочное толкование.

Таким образом, физиологам, именно им в первую очередь, следует всерьез взяться за разработку проблем водообмена растений, но взяться с учетом сильно возросшего уровня развития науки, с привлечением всего арсенала новейших биофизических, биохимических, цитологических методов, в тесном контакте со специалистами смежных дисциплин, в том числе и с физиологами животных, которые во многом ушли вперед и с которыми у фитофизиологов (как это не может показаться странным на первый взгляд) есть много общих проблем.

Наконец, в первую очередь именно за физиологами остаются практические аспекты проблемы водообмена. Если физиология растений должна быть теоретической основой всего земледелия, то физиология водообмена — теоретической основой орошаемого земледелия. Физиологи в большом долгу перед практикой. Хотя ими разработана целая серия различных методов диагностики потребности растений в воде, эти методы по тем или иным причинам до сих пор не внедрены в сельскохозяйственное производство. В дальнейшем работу нужно, очевидно, вести в двух направлениях: во-первых, разрабатывать новые, более совершенные экспресс-методы физиологической диагностики, во-вторых, прилагать больше усилий для внедрения указанных методов в практику.

Если данная книга привлечет внимание читателя к перечисленным проблемам, заставит его задуматься над ними или, что еще лучше, принять непосредственное участие в их разработке и разрешении, авторы будут считать свою задачу выполненной.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Генкель П. А., Шеламова Н. А. О гомеостатической воде у растений // Докл. АН СССР. 1982. Т. 263, № 3. С. 760—762.
2. Сент-Дьердьи А. Биоэнергетика. М.: Физматгиз, 1960. 155 с.
3. Алексеев А. М. Водный режим клеток в связи с обменом веществ и структурированностью цитоплазмы. М.: Наука, 1969. 36 с. (28-е Тирязев. чтение).
4. Курсанов А. Л. Физиологические основы засухоустойчивости растений // Проблемы борьбы с засухой и рост производства растений. М.: Колос, 1974. С. 80—86.
5. Nobel P. S. Biophysical plant physiology and ecology. San Francisco: Freeman, 1983. 608 p.
6. Аксенов С. И. Роль воды в процессах функционирования биологических структур и в их регулировании // Биофизика. 1985. Т. 30, № 2. С. 220—223.
7. Рубин А. Б. Биофизика. М.: Высш. шк., 1987. Кн. 1. 319 с.
8. Физиология человека. Т. 3. Кровь. Кровообращение. Дыхание / Под ред. Р. Шмидта, Г. Тевса. М.: Мир, 1986. 288 с.
9. Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646 с.
10. Либберт Э. Физиология растений. М.: Мир, 1976. 580 с.
11. Hoise C. R. Water transport in cells and tissues. L.: Arnold, 1974. 562 p.
12. Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р. Жизнь зеленого растения. М.: Мир, 1983. 549 с.
13. Kramer P. J. Water relations of plants. N. Y.: Acad. press, 1983. 489 p.
14. Мусил Я., Новакова О., Кунц К. Современная биохимия в схемах. М., Мнр, 1981. 215 с.
15. Волькенштейн М. В. Молекулы и жизнь. М.: Наука, 1965. 504 с.
16. Емельянов Л. Г. Растения и вода. Минск: Ураджай, 1977. 160 с.
17. Эйзенберг Д., Киуцман В. Структура и свойства воды. Л.: Гидрометеоздат, 1975. 280 с.
18. Самойлов О. Я. Структура водных растворов электролитов и гидратация ионов. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 180 с.
19. Маленков Е. Г. Вода // Химия и жизнь. 1980. № 8. С. 50—59.
20. Frank H. S., Wen W. Y. Structural aspects of ion-solvent interaction in aqueous solutions: a suggested picture of water structure // Discuss. Faraday Soc. 1957. Vol. 24. P. 133—142.
21. Nemethy G., Scheraga H. A. Structure of water and hydrophobic bonding in protein. I. A model for the thermodynamic properties of liquid water // J. Chem. Phys. 1962. Vol. 36. P. 3382—3395.
22. Nemethy G., Scheraga H. A. Structure of water and hydrophobic bonding in protein. II. Model for the thermodynamic properties of aqueous solutions of hydrocarbons // Ibid. P. 3401—3410.
23. Pople J. A. Molecular association in liquids. A theory of the structure of water // Proc. Roy. Soc. London. A. 1951. Vol. 205, N 1081. P. 163—172.
24. Блох А. М. Структура воды и геологические процессы. М.: Недра, 1969. 215 с.
25. Хорн Р. А. Морская химия. М.: Мир, 1972. 399 с.



26. Гуриков Ю. В. Современное состояние проблемы структуры воды // Состояние и роль воды в биологических объектах. М.: Наука, 1967. С. 5—15.
27. Фрейдин Я. В., Бочков В. Г. Тепловой датчик — структура воды // Химия и жизнь. 1976. № 9. С. 80—89.
28. Алексеев А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи. Казань: Татгосиздат, 1948. 355 с.
29. Самойлов О. Я. Общие вопросы теории гидратации ионов в водных растворах // Состояние и роль воды в биологических объектах. М.: Наука, 1967. С. 31—41.
30. Бирштейн Т. М. Гидрофобные взаимодействия неполярных молекул // Состояние и роль воды в биологических объектах. М.: Наука, 1967. С. 16—30.
31. Scheraga H. A. The effect of solutes on the structure of water and its implications for protein structure // Ann. N. Y.: Acad. Sci. 1965. Vol. 125. P. 259—269.
32. Щеголева Т. Ю. Исследование гидратации биополимеров методом СВЧ-дизелькометрии: Автореф. дис. ... канд. физ.-мат. наук. М., 1981. 21.
33. Максимов Н. А. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней. М.: Изд-во АН СССР, 1944. 48 с. (4-е Тимирязев. чтение).
34. Алексеев А. М. К вопросу о показателях, могущих характеризовать состояние воды в растениях // Тез. докл. совещ. по физиологии растений 28 янв.—3 февр. 1940 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 119—120.
35. Шардаков В. С. Определение степени насыщенности водой растительных клеток и тканей // Там же. С. 160—161.
36. Bennet-Clark T. A. Water relations of cells // Plant physiology: A treatise / Ed. F. C. Steward. N. Y.: Acad. press, 1959. Vol. 2. P. 105—191.
37. Slatyer R. O., Taylor S. A. Terminology in plant and soil water relationships // Nature. 1960. Vol. 187. P. 922—924.
38. Oertli J. J. Terminology of plant-water energy relations // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1969. Bd. 69. S. 264—265.
39. Weatherley P. E. Some aspects of water relations // Adv. Bot. Res. 1970. Vol. 3. P. 171—206.
40. Spanner D. C. The components of the water potential in plants and soils // J. Exp. Bot. 1973. Vol. 24. P. 816—819.
41. Zimmermann U., Steudle E. Physical aspects of water relations of plant cells // Adv. Bot. Res. 1978. Vol. 6. P. 45—117.
42. Kramer P. J., Knipling E. B., Miller L. N. Terminology of cell water relations // Science. 1966. Vol. 153. N 3738. P. 889—890.
43. Гусев Н. А. Некоторые методы исследования водного режима растений. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 5 с.
44. Каримова Ф. Г., Шишманцева О. В., Чернышева Л. М. Поглощение и отдача воды растительной клеткой под действием вазопрессина // Некоторые характеристики мембран и водообмен клеток растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. С. 45—51.
45. Пахомова Г. И., Шагивалева Р. В. Проницаемость протоплазмы для воды // Водообмен растений при неблагоприятных условиях среды. Киншинев: Штинца, 1975. С. 170—181.
46. Зялалов А. А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению. М.: Наука, 1984. 135 с.
47. Воронин А. Д. Термодинамический метод исследования поведения воды в системе почва — растение // С.-х. биология. 1966. Т. 1, № 4. С. 538—548.
48. Эдлефсон Н. Е., Андерсон Б. С. Термодинамика почвенной влаги // Термодинамика почвенной влаги. Л.: Гидрометеоздат, 1966. С. 127—138.
49. Bolt G. H., Frissel M. I. Thermodynamics of soil moisture // Netherl. J. Agr. Sci. 1960. Vol. 8, N 1. P. 57—78.
50. Мревлишвили Г. М. Низкотемпературная калориметрия биологических макромолекул. Тбилиси: Мецниереба, 1984. 188 с.
51. Сырников Ю. П. К вопросу о термодинамических процессах в живой

- системе и о роли воды в этих процессах // Структура и роль воды в живом организме. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. № 1. С. 58—65.
52. Бреслер С. Е. Введение в молекулярную биологию. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 519 с.
  53. Крестов Г. А. Термодинамика ионных процессов в растворах. Л.: Химия, 1973. 303 с.
  54. Ригель Д. Энергия, жизнь и организм. М.: Мир, 1967. 168 с.
  55. Клотц И. Энергетика биохимических реакций. М.: Мир, 1970. 112 с.
  56. Мальцев Н. А., Мифтахутдинова Ф. Г., Федотов В. Д. Характеристика состояния воды в живых растительных тканях с помощью импульсного метода ядерного магнитного резонанса // Вопросы водообмена культурных растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1965. С. 20—28.
  57. Абецдарская Л. А., Мифтахутдинова Ф. Г., Федотов В. Д. О состоянии воды в живых тканях: (Результаты исследований методом ЯМР — спиновое эхо) // Биофизика. 1968. Т. 13, № 4. С. 630—636.
  58. Hübner G. Zum Wassertransport in *Vicia faba* // Flora. 1960. Bd. 148. N 4. S. 549—594.
  59. Варганетян Б. Б., Курсанов А. Л. Обмен воды тканей растений с жидкой и парообразной водой наружной среды // Физиология растений. 1961. Т. 8. С. 569—575.
  60. Самуилов Ф. Д., Ефремов Ю. Я. Изучение водного обмена растений с помощью тяжелой воды ( $D_2O$ ) // Там же. 1962. Т. 9, № 4. С. 438—445.
  61. Фаррар Т., Беккер Э. Импульсная и Фурье-спектроскопия ЯМР. М.: Мир, 1973. 164 с.
  62. Полл Дж., Шнейдер В., Бернштейн Г. Спектры ядерного магнитного резонанса высокого разрешения. М.: Изд-во иностр. лит., 1962. 592 с.
  63. Померанцев Н. М. Динамический метод исследования ядерного парамагнетизма // Успехи физ. наук. 1955. Т. 55, № 1. С. 3—48.
  64. Померанцев Н. М. Явление спинового эха и его применение // Там же. 1958. Т. 65. С. 87—111.
  65. Анисимов А. В. Применение импульсного метода ядерного магнитного резонанса для исследования состояния воды в растениях // Методы исследования водообмена растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1982. С. 37—60.
  66. Hahn E. L. Spin echoes // Phys. Rev. 1950. Vol. 80, N 4. P. 580—584.
  67. Hahn E. L. Free nuclear induction // Phys. Today. 1953. Vol. 6, № 11. P. 4—9.
  68. Carr H. Y., Purcell E. M. Effects of diffusion on free precession in nuclear magnetic resonance experiments // Phys. Rev. 1954. Vol. 94, N 3. P. 630—638.
  69. Stejskal E. O., Tanner J. E. Spin diffusion measurements: spin echoes in the presence of a time-dependent field gradient // J. Chem. Phys. 1965. Vol. 42, N 1. P. 288—292.
  70. Tanner J. E. Use of the stimulated echo in NMR diffusion studies // Ibid. 1970. Vol. 52, N 5. P. 2523—2526.
  71. Woessner D. E. Selfdiffusion measurements in liquids by the spin echo technique // Rev. Sci. Instrum. 1960. Vol. 31, N 10. P. 1146—1153.
  72. Абецдарская Л. А., Мифтахутдинова Ф. Г., Федотов В. Д. Исследование состояния воды в живых тканях методом ЯМР — спиновое эхо // Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969. С. 356—362.
  73. Аксенов С. И., Харчук О. А. О характеристиках ЯМР для протонов воды и состоянии воды в растениях // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 340—346.
  74. Аксенов С. И., Аскоченская Н. А., Петин Н. С. О фракциях воды в семенах пшеницы // Физиология растений. 1969. Т. 16, № 1. С. 71—77.
  75. Самуилов Ф. Д., Никифоров Е. А., Никифорова В. И. Исследование состояния воды в тканях растений методом ядерного спинового эха // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196, № 1. С. 723—726.

76. *Самуилов Ф. Д., Никифорова В. И., Никифоров Е. А.* Использование метода ядерного магнитного резонанса для изучения состояния воды в прорастающих семенах // Физиология растений. 1976. Т. 23, № 3. С. 567—572.
77. *Федотов В. Д., Мифтахутдинова Ф. Г.* Применение метода ЯМР — спинного эха к изучению состояния воды в живых тканях // Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969. С. 370—373.
78. *Conlon T., Outhred R.* Water diffusion permeability of erythrocytes using the NMR technique // Biochim. et biophys. acta. 1972. Vol. 288. P. 352—361.
79. *Самуилов Ф. Д., Никифорова В. И., Никифоров Е. А.* Исследование влияния парамагнитных примесей на спин-решеточную релаксацию протонов внутриклеточной воды // Биофизика. 1979. Т. 24, № 2. С. 270—274.
80. *Анисимов А. В., Еварестов А. С., Самуилова И. Ф.* и др. Импульсный метод ЯМР в оценке межклеточного транспорта воды по симпласту // Докл. АН СССР. 1983. Т. 271. С. 1246—1249.
81. *Самуилов Ф. Д.* Водный обмен и состояние воды в растениях. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972. 282 с.
82. *Анисимов А. В., Мифтахутдинова Ф. Г.* Некоторые аспекты исследования ограниченной диффузии воды в биологических объектах импульсным методом ЯМР // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 346—352.
83. *Анисимов А. В., Мифтахутдинова Ф. Г.* Распределение размеров клеток и внутриклеточных структур биосистем из измерений диффузии воды методом импульсного градиента спинного эха ЯМР // Биофизика. 1977. Т. 22, № 5. С. 860—870.
84. *Мифтахутдинова Ф. Г., Анисимов А. В.* Исследование незамерзающей воды растительных тканей методом ЯМР // Физиология растений. 1976. Т. 23, № 4. С. 799—804.
85. *Мифтахутдинова Ф. Г., Анисимов А. В., Васильева И. М.* и др. Исследование незамерзающей воды в биологических объектах методом ЯМР: Незамерзающая вода органов озимых злаков // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 352—357.
86. *Аксенов С. И., Харчук О. А.* О состоянии воды в растворах белков и вирусов // Связанная вода в дисперсных системах. М.: Изд-во МГУ, 1977. Т. 4. С. 118—137.
87. *Aksyonov S. I.* On the state of water in biological systems. Evaluation of methods of its investigations // Water and ions in biological systems / Ed. A. Pullman et al. N. Y.; L.: Plenum press, 1985. P. 687—696.
88. *Аксенов С. И.* Метод ЯМР-релаксации // Новые физические методы в биологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 147—163.
89. *Аксенов С. И.* Вода и ее значение в клетке // Торможение жизнедеятельности клеток. Рига: Зинатне, 1987. С. 55—87.
90. *Алексеев А. М.* О молекулярной структуре внутриклеточной воды и о ее возможном физиологическом значении // Состояние воды и водный обмен у культурных растений. М.: Наука, 1971. С. 11—23.
91. *Аскоченская Н. А.* Состояние воды в семенах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971. 30 с.
92. *Рыбкина Г. В., Биглова С. Г.* К сравнительной оценке роли структурных компонентов клетки во внутриклеточном обмене: Водозапасающая роль хлоропластов и ядра // Регуляция водного обмена растений. Киев: Наук. думка, 1984. С. 172—174.
93. *Аксенов С. И.* Состояние воды и ее роль в динамике биологических структур: Автореф. дис. ... д-ра физ.-мат. наук. М., 1979. 40 с.
94. *Конов С. В., Аксенцев С. Л., Черницкий Е. А.* Кооперативные переходы белков в клетках. Минск: Наука и техника, 1970. 176 с.
95. *Генкель П. А.* Физиология жаро- и засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
96. *Маковски И.* Природа и структура живой материи. Бухарест: Изд-во АН Румынии, 1976. 210 с.

97. *Альтергот В. Ф., Мордкович С. С.* Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Новосибирск: Наука, 1977. 119 с.
98. *Жолкевич В. Н.* Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 230 с.
99. *Алексеев А. М., Гусев Н. А.* Физиологический анализ влияния недостатка воды на растения // Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции. Новосибирск: Наука, 1969. С. 134—168.
100. *Бекер М. Е.* Биомембраны микроорганизмов при обезвоживании, регидратации и реактивации // Биомембраны: Структура, функции, методы исследования. Рига: Зинатне, 1977. С. 216—235.
101. *Гусев Н. А.* Состояние воды в растении. М.: Наука, 1974. 134 с.
102. *Алексеев А. М., Гусев Н. А., Белькович Т. М.* Суточная динамика водного режима листьев пшеницы в связи с динамикой фосфорного и азотного обмена // Водный режим растений. М.: Гизлегпром, 1963. С. 5—56.
103. *Гусев Н. А.* Состояние воды и устойчивость растений // Состояние воды и водный обмен у культурных растений. М.: Наука, 1971. С. 23—38.
104. *Гусев Н. А., Белькович Т. М.* Исследование водоудерживающей способности клеток листьев в связи с действием засухи // Физиологические механизмы адаптивных реакций растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1987. С. 3—56.
105. *Зялалов А. А., Анисимов А. В.* Эффект полярного транспорта воды в растении при действии безградиентного давления // Докл. АН СССР. 1984. Т. 274, № 4. С. 1013—1016.
106. *Крафтс А., Карриер Х., Стокинг К.* Вода и ее значение в жизни растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1951. 388 с.
107. *Алексеев А. М.* Вопросы водного режима растений // Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 1. С. 298—320.
108. *Рыбкина Г. В., Гусев Н. А.* К изучению природы и механизмов регуляции транспорта воды в клетке с помощью микрофотографии // Регуляция водного обмена растений. Киев: Наук. думка, 1984. С. 169—171.
109. *Семихатова О. А.* О взаимосвязи дыхания и водоудерживающей способности листьев растений // Ботан. журн. 1950. Т. 35, № 5. С. 460—468.
110. *Щербаков Б. И., Семиотрочева Н. Л.* Поглощение воды живыми растительными клетками как активный физиологический процесс // Докл. АН СССР. 1953. Т. 43, № 4. С. 721—724.
111. *Гринева Г. М.* Регуляция метаболизма у растений при недостатке кислорода. М.: Наука, 1975. 279 с.
112. *Гордон Л. Х.* Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей. М.: Наука, 1976. 119 с.
113. *Гордон Л. Х.* Водный обмен, его связь с дыханием и проницаемостью растительных клеток: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1983. 41 с.
114. *Жолкевич В. Н.* О взаимосвязи водного и энергетического обмена у растений // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 192—210.
115. *Slavik V.* Methods of studying plant water relations. Vol. 9. Ecological studies. Prague: Publ. House of Czechosl. Acad. of Sci. N. Y.: Springer, 1974. 450 p.
116. *Нечипоренко Г. А., Рыбалова Б. А.* Применение различных осмотически действующих агентов для исследования водного обмена растительных тканей // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 1. С. 203—208.
117. *Максимов Н. А., Петинюв Н. С.* Определение сосущей силы листьев методом компенсации с помощью рефрактометра // Докл. АН СССР. 1948. Т. 62, № 4. С. 537—540.
118. *Arcichovský V., Arcichovská N.* Untersuchungen über die Saugkraft der Pflanzen. II. Die gravimetrische Methode der Saugkraftmessungen an den Blättern // Planta. 1931. Bd. 14. S. 528—532.
119. *Ursprung A., Blum G.* Zwei neue Saugkraft-Meßmethoden // Jb. wiss. Bot. 1930. Bd. 72. N 2. S. 254—334.
120. *Малый практикум по физиологии растений / Под ред. М. В. Гусева. М.: Изд-во МГУ, 1982. 192 с.*

121. Instrumentation for environmental physiology / Ed. B. Marshall. F. Woodward. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1985. 242 p.
122. Слейчер Р. Водный режим растений. М.: Мир, 1970. 365 с.
123. Ritchie G. A., Hinckley T. M. The pressure chamber as an instrument for ecological research // Adv. Ecol. Res. 1974. Vol. 9. P. 165—254.
124. Turner N. C., Long M. I. Errors arising from rapid water loss in the measurement of leaf water potential by the pressure chamber technique // Austral. J. Plant Physiol. 1980. Vol. 7, N 5. P. 527—537.
125. Yegeppan T. M., Mainstone B. J. Comparison between press and pressure chamber techniques for measuring leaf water potential // Exp. Agr. 1981. Vol. 17, N 1. P. 75—84.
126. Сазонова Т. А. Примененные камеры давления в экологических исследованиях // Биофизические методы исследования в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979. С. 86—97.
127. Баславская С. С., Трубецкова О. М. Практикум по физиологии растений. М.: Изд-во МГУ, 1964. 328 с.
128. Acock B., Grange R. I. Equilibrium models of leaf water relations // Mathematics and plant physiology / Ed. D. A. Rose, D. A. Edwards. L.: Acad. press, 1981. P. 29—47.
129. Филиппов Л. А. Водный режим растений и диагностика полива. Новосибирск: Наука, 1982. 152 с.
130. Zimmermann U. Physics of turgor- and osmoregulation // Annu. Rev. Plant Physiol. 1978. Vol. 29. P. 121—148.
131. Green P. B. Growth physics in Nitella: a method for continuous in vivo analysis of extensibility based on a micro-manometer technique for turgor pressure // Plant Physiol. 1968. Vol. 43. P. 1169—1184.
132. Hüsken D., Steudle S., Zimmermann U. Pressure probe technique for measuring water relations of cells in higher plants // Ibid. 1978. Vol. 61, N 2. P. 158—163.
133. Plant physiology: A treatise. Vol. 9. Water and solutes in plants / Ed. F. C. Steward. Orlando etc.: Acad. press, 1986. 611 p.
134. Zimmermann U., Steudle E. The hydraulic conductivity and volumetric elastic modulus of cells and isolated cell walls of Nitella and Chara spp. Pressure and volume effects // Austral. J. Plant Physiol. 1975. Vol. 2. P. 1—13.
135. Steudle E., Jeschke W. D. Water transport in barley roots. Measurement of root pressure and hydraulic conductivity of roots in parallel with turgor and hydraulic conductivity of root cells // Planta. 1983. Bd. 158. S. 237—248.
136. Steudle E., Oren R., Schulze E. D. Water transport in maize roots. Measurements of hydraulic conductivity, solute permeability and of reflection coefficients of excised roots using the root pressure probe // Plant Physiol. 1987. Vol. 84, N 4. P. 1220—1232.
137. Westgate M. E., Steudle E. Water transport in the midrib of maize leaves. Direct measurements of the propagation of changes in cell turgor across a plant tissue // Ibid. 1985. Vol. 78, N 1. P. 183—191.
138. Ferrier J. M., Dainty J. A new method for measurement of hydraulic conductivity and elastic coefficients in higher plant cells using an external force // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. P. 858—866.
139. Barry P. H. Volume flows and pressure changes during an action potential in cells of Chara australis // J. Membrane. Biol. 1970. Vol. 3. P. 313—334.
140. Степанов Л. Н. Метод и устройство для определения тургорного давления // Вестн. с.-х. науки. 1969. № 3. С. 114—116.
141. Пахомова Г. И., Безуглов В. К. Водный режим растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1980. 252 с.
142. Белькович Т. М., Гусев Н. А. О факторах, влияющих на водоудерживающую способность клеток // Водобмен и физиологические процессы растений. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1981. С. 10—17.
143. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки. М.: Мир, 1978. 368 с.

144. Емельянов Л. Г., Белькович Т. М., Анисимов А. В. Водообмен листьев ячменя в различных условиях водоснабжения // Физиология и биохимия культ. растений. 1984. Т. 16, № 1. С. 72—78.
145. Huber B., Höfler K. Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas // Jb. wiss. Bot. 1930. Bd. 73. S. 351—511.
146. Dainty J. Water relations of plant cells // Adv. Bot. Res. 1963. Vol. 1. P. 279—326.
147. Dainty J. Water relations of plant cells // Encyclopedia of plant physiology. N. S. B.; N. Y.: Springer, 1976. Vol. 2, pt A. P. 12—35.
148. Kuhn P. G., Dainty J. The measurement of permeability to water in discs of storage tissue // J. Exp. Bot. 1966. Vol. 17. P. 809—821.
149. Stadelmann E. Evaluation of turgidity, plasmolysis and deplasmolysis of plant cells // Methods in cell biology. N. Y.: Acad. press, 1966. Vol. 2. P. 143—216.
150. House C. R., Jarvis P. Effect of temperature on the radial exchange of labelled water in maize root // J. Exp. Bot. 1968. Vol. 19. P. 31—40.
151. Woolley J. T. Radial exchange of labelled water in intact maize roots // Plant Physiol. 1965. Vol. 40. P. 711—717.
152. Каримова Ф. М., Гусев Н. А. Влияние циклического аденозин-3,5-монофосфата (цАМФ) на водообмен растительных клеток // Физиология растений. 1980. Т. 27, № 4. С. 766—772.
153. Bayer M. H., Šonka J. The effect of indoleacetic acid on pH in mesophyll protoplast suspensions of *Vicia faba* // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1976. Bd. 78, N 3. S. 271—276.
154. Ruesnik A. W., Thimann K. V. Protoplasts from *Avena coleoptile* // Proc. Nat. Acad. Sci. US. 1965. Vol. 54, N 1. P. 56—64.
155. Gregory D. W., Cocking E. C. Studies on isolated protoplasts and vacuoles. 1. General properties. 2. The action of growth substances // J. Exp. Bot. 1966. Vol. 17, N 50. P. 57—77.
156. Hall M. D., Cocking E. C. The bursting response of isolated *Avena coleoptile* protoplasts to indol-3-ylacetic acid // Biochem. J. 1971. Vol. 124, N 2. P. 33—46.
157. Hall M. D., Cocking E. C. The response of isolated *Avena coleoptile* protoplasts to indol-3-acetic acid // Protoplasma. 1974. Vol. 79, N 1/2. P. 225—234.
158. Павленко А. Д., Жолкевич В. Н., Бутенко Р. Г. и др. Об индуцируемом ауксином поступлении воды в изолированные протопласты // Докл. АН СССР. 1978. Т. 240, № 2. С. 485—488.
159. Павленко А. Д., Жолкевич В. Н., Сытник Р. М. Изменения водного потенциала изолированных протопластов при индуцируемом ауксином поступлении в них воды // Там же. 1979. Т. 247, № 4. С. 1019—1022.
160. Трубецкова О. М. Влияние температуры на активное и пассивное поглощение воды корневой системы растения // Физиология древесных растений: К 90-летию со дня рождения чл.-кор. АН СССР Л. А. Иванова. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 27—31.
161. Трубецкова О. М. Суточная периодичность деятельности корневой системы и механизм плача растений // Тез. докл. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1957. Вып. 2. С. 107—109.
162. Ruge U. Untersuchungen über die Änderungen der Zustandsgrößen und der Membraneigenschaften des Hypokotyls von *Helianthus annuus* beim normalen Streckungswachstum // Planta. 1937. Bd. 27. N 3. S. 352—365.
163. Beck W. A. Production of solutes in growing cells // Plant Physiol. 1941. Vol. 16, N 3, P. 637—659.
164. Жолкевич В. Н. Изучение клеточно-физиологических изменений при действии ростовых стимуляторов на рост клеток в фазе растяжения // Тр. ИФР. 1954. Т. 8, № 2. С. 215—228.
165. Полевой В. В. Роль ауксина в системах регуляции у растений. Л.: Наука, 1986. 79 с. (44-е Тимирязев. чтение).
166. Исследование метаболизма растений изотопными методами / Под ред. И. Хмелевской и др. М.: Изд-во Иностран. лит., 1963. 282 с.

167. *Alvarez L. W., Cornog R.* Helium and hydrogen of mass 3 // *Phys. Rev.* 1939. Vol. 56, N 2. P. 623—628.
168. *Кириенбаум И.* Тяжелая вода, физические свойства и методы определения. М.: Изд-во иностр. лит., 1953. 437 с.
169. *Рогинский С. З., Шноль С. Э.* Изотопы в биохимии. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 379 с.
170. *Lewis J. N.* The biochemistry of water containing hydrogen isotope // *J. Amer. Chem. Soc.* 1933. Vol. 55. P. 3503—3540.
171. *Поляков Ю. А.* О возможности токсического действия тяжелой воды на сельскохозяйственные растения // *Почвоведение*, 1953. № 7. С. 25—32.
172. *Barnes T. C., Larson E. J.* Further experiments on the physiological effect of heavy water and of ice water // *J. Amer. Chem. Soc.* 1933. Vol. 55. P. 5059—5073.
173. *Баданова К. А.* Влияние тяжелой воды на растения // *Физиология растений*. 1956. Т. 3, № 1. С. 43—48.
174. *Бисрянцева Е. А., Петров Л. Н., Свентицкий Е. Н.* Исследование водного обмена в клетках *E. coli* в присутствии  $D_2O$  методом ИК-спектроскопии // *Биофизика*. 1983. Т. 28, № 5. С. 835—837.
175. *Katz J. J.* The biology of heavy water // *Sci. Amer.* 1960. Vol. 203, N 1. P. 106—115.
176. *Chorney W., Scully N. J., Crespi H. L.* et al. The growth of algae in deuterium oxide // *Biochim. et biophys. acta*. 1960. Vol. 37. P. 280—293.
177. *Crespi H. L., Archer S. M., Katz J. Y.* Culture of algae and other microorganisms in deuterium oxide // *Nature*, 1959, Vol. 184. N 4687, suppl. 10. P. 729—730.
178. *Hübner G.* Physiologische Aspekte der Anwendung stabiler Isotope // *Kernenergie*. 1962. H. 4/5. S. 379—405.
179. *Borek E., Rittenberg D.* Anomalous growth of microorganisms produced by changes in isotopes in their environment // *Proc. Nat. Acad. Sci. US.* 1960. Vol. 46. P. 777—790.
180. *Meselson M., Stahl F.* The replication of DNA in *Escherichia coli* // *Ibid.* 1958. Vol. 44, N 7. P. 671—685.
181. *Suzoka N.* Mitotic replication of desoxyribonucleic acid in *Chlamydomonas reinhardi* // *Ibid.* 1960. Vol. 46, N 1. P. 83—92.
182. *Лебедев Г. В.* Состояние воды в растительной клетке // *Физиология растений*. 1960. Т. 7, № 4. С. 398—400.
183. *Gross P. R., Harding C. L. V.* Blockade of desoxyribonucleic acid synthesis by deuterium oxide // *Science*. 1961. Vol. 133. P. 1131—1133.
184. *Dahlhelm H.* Untersuchungen zum Wirkungsmechanismus von Indolil-3-Essigsäure mit Hilfe von schweren Wasser // *Planta*. 1969. Bd. 86. S. 224—234.
185. *Rittenberg D., Borek E.* A study of a complete deuteriated enzyme // *Proc. Nat. Acad. Sci. US.* 1961. Vol. 47. N 11. P. 1772—1789.
186. *Henderson T. R., Henderson R. F.* Deuterium isotope effects on genetic control mechanisms // *Stud. biophys.* 1967. Vol. 4. P. 109—119.
187. *Laser H., Slater E. C.* Effect of heavy water on respiratory-chain enzymes // *Nature*. 1960. Vol. 187. P. 1115—1117.
188. *Margolis S. A., Baum H., Lenaz G.* Observations on the effect of  $D_2O$  on energy-linked reactions on the mitochondrion // *Biochem. and Biophys. Res. Commun.* 1966. Vol. 25, N 1. P. 133—139.
189. *Nemethy G., Scheraga H. A.* Structure of water and hydrophobic bonding in proteins. IV. The thermodynamic properties of liquid deuterium oxide // *J. Chem. Phys.* 1964. Vol. 41, N 3. P. 680—689.
190. *Вдовенко В. М., Гуриков Ю. В., Логин Е. К.* Исследования по применению двухструктурной модели к изучению состояния воды в водных растворах // *Структура и роль воды в живом организме*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. С. 3—35.
191. *Mitchell A. M. J., Phillips G.* The measurement, by nuclear resonance, of light water concentration in mixtures of light and heavy water // *Brit. J. Appl. Phys.* 1956. Vol. 7. P. 67—79.

192. Самуилов Ф. Д., Ефремов Ю. Я. Изучение водного обмена и состояния воды в растениях с помощью тяжелой воды // Водный режим растений. М.: Гизлегпром, 1963. С. 98—115.
193. Painter R. B., Dren P. W., Hughes W. Z. Inhibition of Hela growth by intranuclear tritium // Science. 1958. Vol. 27, N 3308. P. 1244—1245.
194. Сыроваатко В. А. Поступление и включение  $^3\text{H}$  в растения // Регуляция водного обмена растений. Киев: Наук. думка, 1984. С. 203—205.
195. Chorney W., Scully N. J., Dutton J. J. Radiation effects of carbon-14 and tritium on growth of soybeans // Radiat. Bot. 1965. Vol. 5. P. 257—263.
196. Jemes C., McFarlane, Werner F. et al. Tritium in plants // J. Environ. Qual. 1979. Vol. 8. N 3. P. 269—276.
197. Вартапетян Б. Б. Простой прибор для высушивания биологических материалов в замороженном состоянии под вакуумом // Физиология растений. 1956. Т. 3, № 6. С. 579—580.
198. Лебедев Г. В., Чушкин В. Г. Очистка и выделение изотопных форм воды из биологических объектов методом перегонки в токе азота и на вкладышах // Там же. 1962. Т. 9, № 2. С. 259—262.
199. Вартапетян Б. Б. Молекулярный кислород и вода в метаболизме клетки. М.: Наука, 1970. 254 с.
200. Гродзенский Д. Э. Изотопы в биологии и медицине. М.: Атомиздат, 1969. 208 с.
201. Верховская И. Н., Габелова Н. А., Зиновьева Е. Г. и др. Метод меченых атомов в биологии. М.: Изд-во МГУ, 1955. 452 с.
202. Еварестов А. С., Анисимов А. В., Самуилова И. Ф. Использование парамагнитных ионов в исследованиях межклеточного транспорта воды методом ЯМР с импульсным градиентом магнитного поля // Биофизика. 1984. Т. 29, № 1. С. 88—91.
203. Станков Н. З. Корневая система полевых культур. М.: Колос, 1964. 280 с.
204. Муромцев И. А. Активная часть корневой системы плодовых растений. М.: Колос, 1969. 247 с.
205. Лархер В. Экология растений. М.: Мир, 1978. 384 с.
206. Докучаев В. В. Русский чернозем. М.; Л.: Сельхозгиз, 1936. 551 с.
207. Почвоведение / Под ред. И. С. Кауричева. М.: Колос, 1975. 496 с.
208. Розанов Б. Г. Генетическая морфология почв. М.: Изд-во МГУ, 1975. 293 с.
209. Румянцев В. М., Коптева З. Ф., Сурков Н. Н. Земледелие с основами почвоведения. М.: Колос, 1979. 367 с.
210. Тюрин Н. В. Курс почвоведения. М.; Л.: Сельхозгиз, 1933. 312 с.
211. Вильямс В. Р. Почвоведение. М.: Сельхозгиз, 1947. 456 с.
212. Ковда В. А. Основы учения о почве. М.: Наука, 1973. Кн. 1. 447 с.; Кн. 2. 468 с.
213. Ревут И. Б. Физика почв. Л.: Колос, 1964. 319 с.
214. Роде А. А. Основы учения о почвенной влаге. Л.: Гидрометеоздат, 1965. 664 с.
215. Роде А. А., Смирнов В. Н. Почвоведение. М.: Высш. шк., 1972. 480 с.
216. Качинский Н. А. Физика почвы. Ч. I. М.: Высш. шк., 1965. 324 с.
217. Качинский Н. А. Физика почвы. Ч. II. М.: Высш. шк., 1970. 360 с.
218. Возбуцкая А. Г. Химия почв. М.: Высш. шк., 1968. 430 с.
219. Гедройц К. К. Почвенные коллоиды и поглощательная способность почв. М.: Сельхозгиз, 1955. 560 с. (Избр. соч.; Т. 1).
220. Гедройц К. К. Почвенный поглощающий комплекс, растение и удобрение. М.: Сельхозгиз, 1935. 344 с.
221. Александрова Л. Н. Органическое вещество почвы и процессы его трансформации. Л.: Наука, 1980. 287 с.
222. Аристовская Т. В. Микробиология процессов почвообразования. Л.: Наука, 1980. 187 с.
223. Кононова М. М. Органическое вещество почвы. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 314 с.
224. Тюрин Н. В. Органическое вещество почвы и его роль в плодородии. М.: Наука, 1965. 320 с.



225. *Russell Э. Д.* Почвенные условия и рост растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 624 с.
226. *Kramer P. J.* Causes of decreased absorption of water by plants in poorly aerated media // Amer. J. Bot. 1940. Vol. 27, N 2. P. 216—220.
227. *Kramer P. J.* Causes of injury to plants resulting from flooding of the soil // Plant Physiol. 1951. Vol. 26, N 6. P. 722—736.
228. *Russell M. B.* Soil aeration and plant growth // Soil physical conditions and plant growth / Ed. B. T. Shaw. N.Y. etc.: Acad. press, 1952. P. 253—301.
229. *Библь Р.* Цитологические основы экологии растений. М.: Мир, 1965. 463 с.
230. *Козловский Т.* Водный обмен растений. М.: Колос, 1969. 247 с.
231. *Дояренко А. Г.* Факторы жизни растений. М.: Колос, 1966. 278 с.
232. *Роде А. А.* Почвенная влага. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 456 с.
233. *Лебедев А. Ф.* Почвенные и грунтовые воды. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. 316 с.
234. *Максимов Н. А.* Краткий курс физиологии растений. М.: Сельхозгиз, 1958. 559 с.
235. *Максимов Н. А.* Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений. Т. 1. Водный режим и засухоустойчивость растений. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 576 с.
236. *Крамер П. Д., Козловский Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 462 с.
237. *Slatyer R. O.* The significance of the permanent wilting percentage in studies of plant and soil water relations // Bot. Rev. 1957. Vol. 23, N 5. P. 585—636.
238. *Сабинин Д. А.* Физиологические основы питания растений. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 512 с.
239. *Cowan I. R.* Transport of water in the soil—plant—atmosphere system // J. Appl. Ecol. 1965. Vol. 2, N 2. P. 221—239.
240. *Gardner W. R.* Dynamic aspects of water availability to plants // Soil Sci. 1960. Vol. 89, N 1. P. 63—73.
241. *Newton E. J.* Resistance to water flow in soil and plant. 1. Soil resistance in relation to amount of roots: theoretical estimates // J. Appl. Ecol. 1969. Vol. 6, N 1. P. 1—12.
242. *Kramer P. J.* Plant and soil water relationships: a modern synthesis. N.Y. etc: McGraw-Hill, 1969. 482 p.
243. *Петров А. П.* Процессы водного обмена и реактивность растений. Казань: Изд-во Казан. вет. ин-та, 1972. 62 с.
244. *Петров А. П.* Биоэнергетические аспекты водного обмена и засухоустойчивости растений. Казань: Изд-во Казан. вет. ин-та, 1974. 82 с.
245. *Петров А. П.* Биоэнергетические основы водного обмена растений // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 281—292.
246. *Буркина З. С., Гусейнова Г. М.* Поступление воды в корни кукурузы в зависимости от температуры // Физиология растений. 1984. Т. 31, № 6. С. 1107—1112.
247. *Эсау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.
248. *Сабинин Д. А.* О значении корневой системы в жизнедеятельности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 48 с. (9-е Тимирязев. чтение).
249. *Проценко Д. Ф., Брайон А. В.* Анатомия рослин. Киев: Вища шк., 1981. 277 с.
250. *Красовская И. В.* Корневая система растений и рост ее в зависимости от внешних факторов // Тр. по прикл. ботанике и селекции. 1925. Т. 15, № 5. С. 57—114.
251. *Мусяенко Н. Н., Капля А. В., Оканенко А. А.* и др. Жаростойкость озимой пшеницы. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1985. 191 с.
252. *Проценко Д. Ф., Кириченко Ф. Т., Мусяенко Н. Н.* и др. Засухоустойчивость озимой пшеницы. М.: Колос, 1979. 240 с.
253. *Грамматикати О. Г.* Водное питание полевых культур в условиях влаго-

- зарядочного орошения // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 165—170.
254. *Петинов Н. С.* Взаимосвязь водного режима и некоторых физиологических процессов растений с их продуктивностью в условиях различного водоснабжения // Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 3—22.
255. *Петинов Н. С.* Состояние и перспективы изучения водного режима растений в СССР // Водный режим сельскохозяйственных растений. М.: Наука, 1969. С. 7—71.
256. *Филимонов М. С.* Орошение пшеницы. М.: Колос, 1980. 148 с.
257. *Реуцкий В. Г., Родионов П. А.* Движущая сила транспорта влаги в растении // Докл. АН БССР. 1982. Т. 26, № 5. С. 450—453.
258. *Реуцкий В. Г.* Роль света в транспорте воды в растении // Тез. докл. VIII Всесоюз. симпоз. по водному режиму растений. Ташкент: Фан, 1984. С. 7.
259. *White P. R.* Root-pressure as a factor in the rise of sap // Nature. 1938. Vol. 141, N 3570. P. 581—583.
260. *Можжаева Л. В., Пильщикова Н. В.* О природе процесса нагнетания воды корнями растений // Изв. ТСХА. 1972. № 3. С. 3—15.
261. *Можжаева Л. В., Пильщикова Н. В., Зайцева Н. В.* Изучение сократительных свойств клеток корня в связи с ритмичностью плача растений // Там же. 1975. № 1. С. 3—12.
262. *Можжаева Л. В., Пильщикова Н. В.* Соотношение между величиной компонентов корневого давления и скоростью нагнетания воды корнями // Докл. АН СССР. 1978. Т. 239, № 4. С. 1005—1008.
263. *Можжаева Л. В., Булычева Е. М.* Свойства сократительного белка, выделенного из корней тыквы // Изв. ТСХА. 1971. № 2. С. 3—9.
264. *Можжаева Л. В., Пильщикова Н. В.* О неосмотическом поступлении воды в сосуды корня // Там же. 1976. № 6. С. 3—11.
265. *Можжаева Л. В., Пильщикова Н. В.* О движущей силе плача растений // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 5. С. 994—1000.
266. *Бос Д. Ч.* Автографы растений и их содержание // Избр. произведения по раздражимости растений. М.: Наука. 1964. Т. 2. С. 171—340.
267. *Pristley J. H.* The mechanism of root pressure // New Phytol. 1920. Vol. 19. P. 189—200.
268. *Pristley J. H.* Further observation upon the mechanism of root pressure // Ibid. 1922. Vol. 21. P. 41—48.
269. *Overbeek J. van.* Water uptake by excised root systems of tomato due to non-osmotic forces // Amer. J. Bot. 1942. Vol. 29. N 8. P. 677—682.
270. *Broyer T. C.* Exudation studies on the water relations of plants // Ibid. 1951. Vol. 38, N 3. P. 157—162.
271. *Ginsburg H., Ginzburg B. Z.* Radial water and solute flows in roots of *Zea mays* L. 1. Water flows // J. Exp. Bot. 1970. Vol. 21. P. 580—592.
272. *Ginsburg H., Ginzburg B. Z.* Evidence for active water transport in a corn root preparations // J. Membrane Biol. 1971. Vol. 4. P. 29—41.
273. *House C. R., Findlay N.* Water transport in isolated maize roots // J. Exp. Bot. 1966. Vol. 17. P. 344—354.
- 273a. *Oertli J. J.* Gains of water potential in plants // Stud. biophys. 1986. Vol. 115, N 2. P. 95—103.
274. *Eaton F. M.* The osmotic and vitalistic interpretations of exudation // Amer. J. Bot. 1943. Vol. 30, N 9. P. 663—674.
275. *Vaadia Y.* Autonomic diurnal fluctuations in rate of exudation and root pressure of decapitated sunflower plants // Physiol. plant. 1960. Vol. 13, N 4. P. 701—714.
276. *Трубейкова О. М.* Корневая система растений как орган снабжения надземных органов питательными веществами и водой // Физиология растений. 1965. Т. 12, № 5. С. 775—783.
277. *Жолкевич В. Н., Синицына З. А., Пейсахзон Б. И.* и др. О природе корневого давления // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 5. С. 978—993.
278. *Zholkevich V. N., Sinitsina Z. A., Peisakhzon B. I.* On physiological regu-

- lation of water transport in root systems // Stud. biophys. 1981. Vol. 85, N 1. P. 17—18.
279. *Zholkevich V. N.* On the nature of root pressure // Structure and function of plant roots / Ed. R. Brouwer et al. The Hague etc.: Nijhoff: Junk, 1981. P. 157—158.
  280. *Синицына З. А., Пейсахзон Б. И., Жолкевич В. Н.* О неосмотическом компоненте корневого давления // Докл. АН СССР. 1977. Т. 232, № 1. С. 252—255.
  281. *Борисова Т. А., Лазарева Н. П., Жолкевич В. Н.* Влияние химических агентов на эндодермальный скачок водного потенциала и экссудацию корней *Zea mays* L. // Там же. 1982. Т. 267, № 3. С. 766—768.
  282. *Zholkevich V. N.* Water transport in root systems and the nature of root pressure // Water and ions in biological systems / Ed. A. Pullman et al. N. Y.; L.: Plenum press, 1985. P. 445—452.
  283. *Zholkevich V. N.* On the self-oscillative nature of water transport in plants // Water and ions in biological systems / Ed. A. Pullman et al. Bucharest: Union of soc. for med. sci. 1985. P. 149—152.
  284. *Лазарева Н. П., Борисова Т. А., Жолкевич В. Н.* Об автоколебательном характере нагнетающей деятельности корневой системы *Zea mays* L. // Докл. АН СССР. 1986. Т. 289, № 3. С. 761—764.
  285. *Жолкевич В. Н., Чугунова Т. В.* Об участии паренхимных клеток в нагнетающей деятельности корня // Там же. 1987. Т. 297, № 3. С. 758—761.
  286. *Жолкевич В. Н., Чугунова Т. В., Королев А. В.* Роль метаболических процессов в нагнетающей деятельности корня // Водный режим сельскохозяйственных растений. Кишинев: Штиинца, 1989.
  287. *Newman E. I.* Water movement through root systems // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1976. Vol. 273. N 927. P. 463—478.
  288. *Boyer J. S.* Water transport // Annu. Rev. Plant Physiol. 1985. Vol. 36. P. 473—516.
  289. *Анисимов А. В.* Биофизические аспекты межклеточного транспорта воды в растениях: Автореф. дис. д-ра физ.-мат. наук. М., 1987. 48 с.
  290. *Абуталыбов В. Ф., Жолкевич В. Н.* Выделение актомизинподобного белка из корней подсолнечника // Докл. АН СССР. 1979. Т. 244, № 5. С. 1275—1277.
  291. *Абуталыбов В. Ф., Шушанавили В. И., Жолкевич В. Н.* Выделенные актиноподобного белка из корней подсолнечника // Там же. 1980. Т. 252, № 4. С. 1023—1024.
  292. *Абуталыбов В. Ф., Жолкевич В. Н.* Влияние ионов  $Ca^{2+}$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $Na^{+}$  на активность актомизинподобной АТФазы, выделенной из корней подсолнечника // Физиология растений. 1981. Т. 28, № 2. С. 442—443.
  293. *Passioura J. B., Tanner C. B.* Oscillations in apparent hydraulic conductance of cotton plants // Aust. J. Plant Physiol. 1985. Vol. 12. P. 455—461.
  294. *Гунар И. И., Крастина Е. Е., Петров-Спиридонов А. Е.* и др. Суточные ритмы поглощающей и синтетической деятельности корней // Тез. докл. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. Л., 1957. Вып. 2. С. 103—104.
  295. *Parsons L. R., Kramer P. J.* Diurnal cycling in root resistance to water movement // Physiol. plant. 1974. Vol. 30, N 1. P. 19—23.
  296. *Grossenbacher K. A.* Diurnal fluctuation in root pressure // Plant Physiol. 1938. Vol. 13, N 4. P. 669—683.
  297. *Glinka Z.* Abscisic acid effect on root exudation related to increased permeability to water // Plant Physiol. 1973. Vol. 51, N 1. P. 217—219.
  298. *Glinka Z.* Effects of abscisic acid and of hydrostatic pressure gradient on water movement through excised sunflower roots // Plant Physiol. 1977. Vol. 59, N 5. P. 933—948.
  299. *Collins J. C., Morgan M.* The influence of temperature on the abscisic acid stimulated water flow from excised maize roots // New Phytol. 1980. Vol. 84, N 1. P. 19—27.
  300. *Жолкевич В. Н., Шидловская И. Л.* Изменения в энергетическом обмене у *Triticum vulgare* Vill. при недостатке кальция // Физиология растений. 1971. Т. 18, № 6. С. 1141—1145.

301. Гунар И. И., Паничкин Л. А. Водно-ионные потоки и передача возбуждения у растений // Изв. ТСХА. 1969. № 4. С. 3—13.
302. Ginsburg H. Model for iso-osmotic water flow in plant roots // J. Theor. Biol. 1971. Vol. 32. P. 147—158.
303. Katou K., Taura T., Furumoto M. A model for water transport in the stele of plant roots // Protoplasma. 1987. Vol. 140, N 2/3. P. 123—132.
304. Савельев В. А., Мелехов Е. И., Абисалов Р. С. Измерение сопротивления корней току воды с помощью камеры давления // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 384—388.
305. Жолкевич В. Н., Корецкая Т. Ф. Метаболизм корней тыквы при почвенной засухе // Физиология растений. 1959. Т. 6, № 6. С. 686—698.
306. Dowler M. J., Rayle D. L., Cande W. Z. et al. Auxin does not alter the permeability of pea segments to tritium-labeled water // Plant Physiol. 1974. Vol. 53, N 2. P. 229—232.
307. Рощина В. В., Мухин Е. Н. Ацетилхолин, его роль в жизнедеятельности растений // Успехи соврем. биологии. 1986. Т. 101, № 2. С. 265—274.
308. Molish H. The movement of sap in plants // Nature. 1928. Vol. 122, N 3066. P. 168—182.
309. Läuger P. Kinetics of ion channels and ion pumps // Water and ions in biological systems / Ed. A. Pullman et al. Bucharest: Union of soc. for med. sci., 1985. P. 451—462.
310. Лялин О. О., Киторова И. Н., Бармичева Е. М. и др. Межклеточные контакты подводных трихом салвинии // Физиология растений. 1986. Т. 33, № 3. С. 432—446.
311. Nuccitelli R. Transcellular ion currents: signals and effectors of cell polarity // Mod. Cell Biol. 1983. Vol. 2. P. 451—481.
312. Nemere I., Kupfer A., Singer S. Reorientation of the Golgi apparatus and the microtubule-organizing center inside macrophages subjected to a chemotactic gradient // Cell Motility. 1985. Vol. 5. P. 17—29.
313. Trewavas A., Sexton R., Kelly P. Polarity, calcium and abscission: molecular basis for development plasticity in plants // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1984. Vol. 83. P. 179—195.
314. Reiss H., Herth W., Nobiling R. Development of membrane and calcium-gradient during pollen germination of *Lolium longiflorum* // Planta. 1985. Bd. 163, N 1. S. 84—90.
315. Schwabe W., Clewer A. Phyllotaxis — a simple computer model based on the theory of a polarly-translocated inhibitor // J. Theor. Biol. 1984. Vol. 109. P. 595—619.
316. Gersani M., Sachs T. Polarity reorientation in beans expressed by vascular differentiation and polar auxin transport // Differentiation. 1984. Vol. 25, N 3. P. 205—208.
317. Элленгорн Я. Е. Физиологическая полярность растительной клетки // Тр. Ин-та генетики АН СССР. 1956. № 23. С. 137—144.
318. Quatrano R. S. Development of cell polarity // Annu. Rev. Plant. Physiol. 1978. Vol. 29. P. 193—213.
319. Тараканова Г. А., Шведова О. Ю., Жолкевич В. Н. Электрохимические характеристики и гуттация клеток *Pilobolus imbonatus* Buller // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280, № 5. С. 1277—1280.
320. Тараканова Г. А., Жолкевич В. Н. Исследование кинетики электрохимических параметров мукорового гриба *Pilobolus imbonatus* Buller // Там же. 1986. Т. 286, № 2. С. 504—508.
321. Лебедев Н. Н. Биоритмы пищеварительной системы. М.: Медицина, 1987. 256 с.
322. Schildknecht H. Turgorins — new chemical messengers for plant behaviour // Endeavour. 1984. N. S. Vol. 8, N 3. P. 113—117.
323. Куперман И. А., Бочков Г. А., Лабзин П. К. Простое устройство для определения поглощения воды растением // Физиология растений. 1968. Т. 15, № 2. С. 380—382.
324. Лебедев Г. В., Соловьев А. К. Прибор для изучения скорости поглощения воды растением // Там же. 1964. Т. 11, № 4. С. 752—756.

325. Лебедев Г. В., Чучкин В. Г., Сабина Е. Д. и др. Прибор для непрерывной записи процесса поглощения воды растениями // Там же. № 6. С. 1110—1114.
326. Иванов О. В. «Гравитрон» — автоматическая лабораторная установка для длительной непрерывной регистрации изменений биомассы растений с одновременным учетом количества воды, поступающей в корневую систему // Ботан. журн. 1965. Т. 50, № 4. С. 517—522.
327. Иванов О. В. Автоматический террапотометр // Там же. 1963. Т. 48, № 5. С. 688—693.
328. Сабинин Д. А. Избранные труды по минеральному питанию растений. М.: Наука, 1971. 512 с.
329. Kramer P. J. Plant and soil water relationships, a modern synthesis. N. Y.: McGraw-Hill, 1969. 482 p.
330. Smith R. C., Majeed I. Longitudinal gradients of ion transport in corn roots // Amer. J. Bot. 1981. Vol. 68, N 9. P. 1257—1269.
331. Anderson W. P., House C. R. A correlation between structure and function in the root of *Zea mays* // J. Exp. Bot. 1967. Vol. 18, N 56. P. 544—565.
332. Борисова Т. А., Лазарева Н. П., Жолкевич В. Н. О возможной физиологической роли эндодермального скачка водного потенциала в корневой системе // Физиология растений. 1984. Т. 31, № 6. С. 1092—1098.
333. Жолкевич В. Н., Дьяченко И. В. Измерение корневого давления у подсолнечника и кукурузы // Докл. АН СССР. 1979. Т. 247, № 4. С. 1015—1018.
334. Сабинин Д. А. О способе определения величины движущей силы плача растений // Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. 1923. Т. 2, № 5. С. 195—206
335. Сабинин Д. А. О корневой системе как осмотическом аппарате // Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те. 1925. Т. 4, прил. 2. С. 3—128.
336. Можаява Л. В., Пильщикова Н. В., Кузина В. И. Сравнительное определение движущей силы плача растений компенсационным и динамическим методами // Изв. ТСХА. 1980. № 1. С. 8—14.
337. Карманов В. Г., Лялин О. О., Мамулашвили Г. Г. и др. Динамика водного обмена высшего растения и ее информационная роль // Физиология и биохимия культ. растений. 1974. Т. 6, № 1. С. 69—75.
338. Зяладов А. А. Состояние воды и автокорреляционный анализ объемных колебаний стебля по междоузлиям // Докл. АН СССР. 1981. Т. 256, № 1. С. 247—250.
339. Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях // Ботан. журн. 1950. Т. 35, № 2. С. 171—185.
340. Росс Ю. К., Рахи М. А., Войцехович З. Опыт применения инфрагазоанализаторов для определения газообмена листьев в полевых условиях // Фитоактинометрические исследования растительного покрова. Таллин: Валгус, 1967. С. 163—178.
341. Веселков Б. М. Автоматическая регистрация интенсивности транспирации у древесных растений в естественных условиях с помощью дифференциального психрометра // Биофизические методы исследований в экофизиологии древесных растений. Л.: Наука, 1979. С. 50—67.
342. Sheriff D. W. Fluctuation in water uptake into and vapour efflux from leaves // J. Exp. Bot. 1974. Vol. 25, N 86. P. 580—582.
343. Третьяков Н. Н., Соснин Б. Н., Кошкин Е. И. Модификация приборов ГИП-7М и ГИП-10 МБ2 для измерения транспирации в токе воздуха // Изв. ТСХА. 1983. № 4. С. 178—181.
344. Decker J. P., Wien J. D. Transpirational surges in *Tamarix* and *Eucalyptus* as measured with an infrared gas analyzer // Plant Physiol. 1960. Vol. 35. P. 340—343.
345. Беспалов Д. П., Козлов В. Н., Матвеев Л. Т. Психрометрические таблицы. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 224 с.
346. Groot J. The use of silicone rubber plastic for replicating leaf surfaces // Acta bot. neerl. 1969. Vol. 18. P. 703—708.

347. Уикли Б. Электронная микроскопия для начинающих. М.: Мир, 1975. 324 с.
348. Кочетова Н. И., Кочетов Ю. В. Адаптивные свойства поверхности растений. М.: Колос, 1982. 175 с.
349. Parkinson K. J. Porometry // Instrumentation of environmental physiology. Cambridge: Cambridge Univ. press, 1985. P. 171—192.
350. Darwin F., Pertz D. F. On a new method of estimating the aperture of stomata // Proc. Roy. Soc. London. B. 1911. N 1. P. 136—154.
351. Milburn J. A. An ideal viscous flow porometer // J. Exp. Bot. 1979. Vol. 30. P. 1021—1034.
352. Гуляев Б. И., Шведова О. Е. Устьичный порометр и его использование для оценки состояния листового аппарата // Физиология и биохимия культ. растений. 1984. Т. 16, № 5. С. 504—506.
353. Fiscus E. L., Wullschlegel S. D., Duke H. R. Integrated stomatal opening as an indicator of water stress in Zea // Crop Sci. 1984. Vol. 24, N 2. P. 245—249.
354. Sheriff D. W., McGruddy E. Changes in leaf viscous flow resistance following excision, measured with a new porometer // J. Exp. Bot. 1976. Vol. 27. P. 1371—1375.
355. Moreshei S., Yocum C. S. A condensation type porometer for field use // Plant Physiol. 1972. Vol. 49. P. 944—949.
356. Penman H. L. Natural evaporation from open water, bare soil and grass // Proc. Roy. Soc. London. A. 1948. Vol. 193. P. 120—145.
357. Monteith J. L. Evaporation and environment // Symp. Soc. Exp. Biol. 1965. Vol. 29. P. 205—234.
358. Boyer J. S. Water transport in plants: Mechanism of apparent changes in resistance during absorption // Planta. 1974. Bd. 117. S. 187—207.
359. Crowdy S. H., Tanton J. W. Water pathways in higher plants. 1. Free space in wheat leaves // J. Exp. Bot. 1970. Vol. 21. P. 102—111.
360. Pizzolato T. D., Burbano J. L., Berlin J. D. et al. An electron microscope study of the path of water movement in transpiring leaves of cotton (*Gossypium hirsutum* L.) // Ibid. 1976. Vol. 27. P. 145—161.
361. Weatherley P. E. The pathway of water movement across the root cortex and leaf mesophyll of transpiring plants // The water relations of plants. N. Y.: Wiley, 1963. P. 85—100.
362. Tyree M. T., Cruziat P., Benis M. et al. The kinetics of rehydration of detached sunflower leaves from different initial water deficits // Plant Cell Environ. 1981. Vol. 4. P. 309—317.
363. Boyer J. S. Regulation of water movement in whole plants // Symp. Soc. Exp. Biol. 1977. Vol. 31. P. 455—470.
364. Meidner H. Water supply, evaporation and vapour diffusion in leaves // J. Exp. Bot. 1975. Vol. 26. P. 666—673.
365. Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. I. Additional proof of peristomatal transpiration by hydrophotography and a comprehensive discussion in the light of present results // Ztschr. Pflanzenphysiol. 1979. Bd. 91. S. 25—43.
366. Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. II. Observation of stomatal movements under different conditions on water supply and demand // Ibid. S. 157—172.
367. Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. III. Visible effects of peristomatal transpiration on the epidermis // Ibid. S. 225—238.
368. Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. IV. Ion accumulation by peristomatal transpiration // Ibid. S. 239—254.
368. Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. V. Rubidium-86 in the epidermal transpiration stream // Ibid. 1981. Bd. 101. S. 447—459.
370. Maier-Maercker U. "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. VI. Lanthanum deposits in the epidermal apoplast // Ibid. 1980. Bd. 100. S. 121—130.

371. *Maier-Maercker U.* "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. VII. Correlation of stomatal aperture with evaporative demand and water uptake through the roots // *Ibid.* 1981. Bd. 102, N 5. S. 397—413.
372. *Maier-Maercker U.* "Peristomatal transpiration" and stomatal movement: A controversial view. VIII. Stomatal control by conditions of water supply and peristomatal transpiration // *Ibid.* Bd. 103, N 1. S. 15—25.
373. *Maier-Maercker U.* A critical assessment of the role of potassium and osmolarity in stomatal opening // *J. Exp. Bot.* 1983. Vol. 34, N 144. P. 811—824.
374. *Appleby R. F., Davies W. J.* A possible evaporation site in the guard cell wall and the influence of leaf structure on the humidity response by stomata of woody plants // *Oecologia.* 1982. Vol. 56. P. 36—40.
375. *Appleby R. F., Davies W. J.* The structure and orientation of guard cells in plants showing stomatal responses to changing V.P.D. // *Ann. Bot.* N. S. 1983. Vol. 52. P. 459—468.
376. *Barrs H. D.* Cyclic variations in stomatal aperture, transpiration and leaf water potential under constant environmental conditions // *Annu. Rev. Plant Physiol.* 1971. Vol. 22. P. 223—236.
377. *Boresch K.* Zur graphischen Registrierung der Transpiration von Blättern // *Planta.* 1933. Bd. 20. S. 648—669.
378. *Baker D. A., Moorby J.* The transport of sugar, water and ions into developing potato tubers // *Ann. Bot.* 1969. Vol. 33. P. 729—741.
379. *Apel I. P.* Über rhythmisch verlaufende Änderungen in der CO<sub>2</sub>-Aufnahme von Blättern // *Ber. dt. bot. Ges.* 1967. Bd. 80. S. 3—9.
380. *Raschke K.* Die Reaktionen des CO<sub>2</sub>-Regelsystems in den Schließzellen von *Zea mays* auf weißes Licht // *Planta.* 1966. Bd. 68. S. 111—140.
381. *Raschke K.* Zur Steuerung der Transpiration durch Photosynthese // *Ber. dt. bot. Ges.* 1967. Bd. 80. S. 138—144.
382. *Cowan I. R.* Oscillations in stomatal conductance and plant functioning associated with stomatal conductance: observations and a model // *Planta.* 1972. Bd. 106, N 3. S. 185—219.
383. *Ehrler W. L., Nakayama F. S., Bavel C. H. M. van.* Cyclic changes in water balance and transpiration of cotton leaves in a steady environment // *Physiol. plant.* 1965. Vol. 18. P. 766—775.
384. *Sheriff D. W.* A new apparatus for the measurement of sap flux in small shoots with magnetohydrodynamic technique // *J. Exp. Bot.* 1972. Vol. 23, N 77. P. 1086—1095.
385. *Мелещенко С. Н., Карманов В. Г.* Анализ математической модели системы водного обмена растения // *Биофизика.* 1967. Т. 12, № 5. С. 930—935.
386. *Бабушкин Л. Н.* Механизм и физиологическая роль устьичных движений. Кишинев: Штиинца, 1975. 120 с.
387. *Ляшок А. К.* Влияние температурного градиента на интенсивность транспирации озимой пшеницы в условиях фитотрона // *Докл. ВАСХНИЛ.* 1978. № 8. С. 10—11.
388. *Sheriff D. W., Sinclair R.* Fluctuations in leaf water balance, with a period of 1 to 10 minutes // *Planta.* 1973. Bd. 113, N 3. S. 215—228.
389. *Crowdy S. H., Tanton T. S.* Water pathways in higher plants. I. Free space in wheat leaves // *J. Exp. Bot.* 1970. Vol. 21. P. 102—111.
390. *Weatherley P. E.* Some aspects of water relations // *Adv. Bot. Res.* 1970. Vol. 3. P. 171—206.
391. *Pospíšilova J.* Role of water transport in the origin of water stress // *Biol. plant.* 1969. Vol. 11. P. 130—138.
392. *Ушаков В. Ю., Колтунова И. Р.* О пульсирующем характере транспирации и поступления воды в листья растений // *Докл. АН СССР.* 1982. Т. 266, № 3. С. 766—768.
393. *Колтунова И. Р.* Динамика процессов транспирации, водопоглощения и выноса минеральных ионов из листьев растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1983. 19 с.
394. *Жолкевич В. Н., Куширенко М. Д., Печерская С. Н.* и др. О кинетике

- процессов водообмена листа // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280, № 6. С. 1514—1516.
395. Сидоров В. П. Транспирация и метаболизм листьев растений // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями: Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 279—281.
  396. Алексеев А. М. Физиологические основы влияния засухи на растения // Учен. зап. Казан. ун-та. 1937. Т. 97, № 5/6. С. 3—264.
  397. Алексеев А. М., Гусев Н. А. Влияние минерального питания на водный режим растений. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 224 с.
  398. Бихеле З. Н., Молдау Х. А., Росс Ю. К. Математическое моделирование транспирации и фотосинтеза растений при недостатке почвенной влаги. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 223 с.
  399. Петин Н. С. Физиология орошаемых сельскохозяйственных растений. М.: Изд-во АН СССР, 1962. 159 с. (14-е Тимирязев. чтение).
  400. Ткачук Е. С. Физиология водопотребления при оптимизации минерального питания растений. Киев: Наук. думка, 1986. 167 с.
  401. Генкель П. А. Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения // Тр. ИФР. 1946. Т. 5, № 1. 238 с.
  402. Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 158 с.
  403. Молдау Х. А. Авторегуляция продукционного процесса растений при водном дефиците: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1984. 44 с.
  404. Кушниренко М. Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штиинца, 1975. 216 с.
  405. Лебедев Г. В. Импульсное дождевание и водный обмен растений. М.: Наука, 1969. 269 с.
  406. Павлов А. Н. Повышение содержания белка в зерне. М.: Наука, 1984. 120 с.
  407. Полимбетова Ф. А., Мамонов Л. К. Физиология яровой пшеницы в Казахстане. Алма-Ата: Наука, 1980. 288 с.
  408. Самиев Х. С. Водный режим и продуктивность хлопчатника. Ташкент: Фан, 1979. 190 с.
  409. Слухай С. И. Водный режим и минеральное питание кукурузы. Киев: Наук. думка, 1974. 247 с.
  410. Тарчевский И. А. Фотосинтез и засуха. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1964. 158 с.
  411. Шматько И. Г., Шведова О. Е. Водный режим и засухоустойчивость пшеницы. Киев: Наук. думка, 1977. 198 с.
  412. Kramer P. J. Fifty years of progress in water relations research // Plant Physiol. 1974. Vol. 54, N 4. P. 463—471.
  413. Сказкин Ф. Д. О причинах снижения продуктивности яровых злаков при недостаточном и избыточном увлажнении почвы в различные периоды их развития // Водный режим растений и их продуктивность. М.: Наука, 1968. С. 135—145.
  414. Шоу Б. Физические условия почвы и растение. М.: Изд-во иностр. лит., 1955. 568 с.
  415. Носатовский А. И. Пшеница. М.: Сельхозгиз, 1950. 407 с.
  416. Tyree M. T. Physical parameters of the soil—plant—atmosphere system: breeding for drought resistance characteristics that might improve wood yield // Tree physiology and yield improvement. L.: Acad. press, 1976. P. 329—348.
  417. Hsiao T. C. Plant responses to water stress // Anna. Rev. Plant Physiol. 1973. Vol. 24. P. 519—570.
  418. Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л.: Наука, 1975. 329 с.
  419. Sutcliffe J. Plant and temperature. L.: Arnold, 1977. 57 p.
  420. Levitt J. Resposes of plants to environmental stresses. N. Y. etc.: Acad. press, 1980. Vol. 2. P. 497.
  421. Жолкевич В. Н., Сагапов З. С. Энергетика дыхания растений при перегреве // С.-х. биология. 1982. Т. 17, № 2. С. 167—175.
  422. Иванов Л. А. Фотосинтез и урожай // Сборник работ по физиологии



- растений памяти К. А. Тимирязева. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 29—42.
423. *Iljin W. S.* Einfluss des Welkens auf die Atmung der Pflanzen // *Flora*. 1923. Bd. 116. S. 379—403.
  424. *Максимов Н. А.* Подавление ростовых процессов как основная причина снижения урожая при засухе // *Успехи соврем. биологии*. 1939. Т. 11, № 1. С. 124—136.
  425. *Максимов Н. А.* Влияние засухи на физиологические процессы в растениях // *Сборник работ по физиологии растений памяти К. А. Тимирязева*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. С. 299—309.
  426. *Тажеева С. В.* Влияние условий водоснабжения на фотосинтез и формирование урожая в засушливых условиях // *Докл. Всесоюз. совещ. по физиологии растений*. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. Вып. 1. С. 161—175.
  427. *Boyer J. S.* Relationships of water potential to growth of leaves // *Plant Physiol*. 1968. Vol. 42. P. 213—217.
  428. *Acevedo E., Hsiao T. C., Henderson D. W.* Immediate and subsequent growth responses of maize leaves to changes in water status // *Ibid.* 1971. Vol. 48. P. 631—636.
  429. *Boyer J. S.* Leaf enlargement and metabolic rates in corn, soybean and sunflower at various leaf water potentials // *Ibid.* 1970. Vol. 46. P. 233—235.
  430. *Meyer R. F., Boyer J. S.* Sensitivity of cell division and cell elongation to low water potentials in soybean hypocotyls // *Planta*. 1972. Bd. 108. S. 77—87.
  431. *Cleland R. E.* A dual role of turgor pressure in auxin-induced cell elongation in *Avena coleoptile* // *Ibid.* 1967. Bd. 77. S. 182—191.
  432. *Lockhart J. A.* An analysis of irreversible plant cell elongation // *J. Theor. Biol.* 1965. Vol. 8. P. 264—276.
  433. *Green P. B., Cummins W. R.* Growth rate and turgor pressures. Auxin effect studies with an automated apparatus for single coleoptiles // *Plant Physiol*. 1974. Vol. 54. P. 863—869.
  434. *Green P. B., Erickson R. O., Buggy J.* Metabolic and physical control of cell elongation rate—in vivo studies in *Nitella* // *Ibid.* 1971. Vol. 47. P. 423—430.
  435. *Takami S., Rawson H. R., Turner N. C.* Leaf expansion of four sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in relation to water deficits. II. Diurnal patterns during stress and recovery // *Plant Cell and Environ.* 1982. Vol. 5. P. 279—286.
  436. *Fischer R. A., Hagan R. M.* Plant water relations, irrigation management and crop yield // *Exp. Agr.* 1965. Vol. 1. P. 233—241.
  437. *Martin E. V.* Effect of soil moisture on growth and transpiration in *Helianthus annuus* // *Plant Physiol*. 1940. Vol. 15. P. 449—466.
  438. *Ronniko F.* On the growth of roots and hypocotyls of lupine plants, cultivated in substrata with different water contents // *Physiol. plant*. 1957. Vol. 10. P. 440—444.
  439. *Davis C. H.* Response of *Cyperus rotundus* L. to five moisture levels // *Plant physiol.* 1942. Vol. 17. P. 311—316.
  440. *Hunter A. S., Kelley O. J.* The extension of plant roots into dry soil // *Ibid.* 1946. Vol. 21, N 4. P. 445—451.
  441. *Jupp A. P., Newman E. I.* Morphological and anatomical effects of severe drought on the roots of *Lolium perenne* L. // *New Phytol.* 1987. Vol. 105. P. 393—402.
  442. *Бровцына В. Л.* Влияние орошения на фазы роста клеток в листьях яровой пшеницы // *Орошение с.-х. культур в Центрально-Черноземной полосе РСФСР*. М.: Изд-во АН СССР, 1952. С. 119—134.
  443. *Бриллиант В. А.* Зависимость энергии фотосинтеза от содержания воды в листьях // *Бюл. Гл. ботан. сада*. 1925. Т. 24. С. 1—12.
  444. *Бриллиант В. А.* Фотосинтез как процесс жизнедеятельности растений. М.: Изд-во АН СССР, 1949. 160 с.
  445. *Чрелашвили М. Н.* Влияние содержания воды и накопления ассимиля-

- тов в листе на энергию фотосинтеза и дыхания // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. IV, Эксперим. ботаника. 1941. № 5. С. 101—137.
446. *Иванченко В. М.* Фотосинтез и структурное состояние хлоропластов. Минск: Наука и техника, 1974. 160 с.
447. *Корецкая Т. Ф., Веселовский В. А., Погосян С. И.* и др. Сверхслабое свечение корней при обезвоживании // Физиология растений. 1970. Т. 17, № 4. С. 776—780.
448. *Жолкевич В. Н., Григорьева М. Н.* Двухфазный характер изменений вязкости протоплазмы растительных клеток в условиях водного дефицита // Докл. АН СССР. 1971. Т. 196, № 4. С. 717—718.
449. *Васильева Н. Г., Буркина З. С.* Водный режим органоидов клетки // Физиология растений. 1960. Т. 7, № 4. С. 401—406.
450. *Рыбкина Г. В.* К вопросу об автономности водообмена хлоропластов // Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1978. С. 309—318.
451. *Рыбкина Г. В., Гусев Н. А.* О водообмене хлоропластов в условиях засухи // С.-х. биология. 1978. Т. 13, № 2. С. 224—229.
452. *Алексеев А. М.* Влияние почвенной засухи на отток ассимилятов из листьев // Учен. зап. Казан. гос. пед. ин-та. 1939. № 1. С. 29—38.
453. *Жолкевич В. Н.* Применение меченого углерода в полевых условиях для наблюдений за передвижением ассимилятов // Докл. АН СССР. 1954. Т. 96, № 3. С. 653—656.
454. *Жолкевич В. Н., Прусакова Л. Д., Лизандр А. А.* Передвижение ассимилятов и дыхание проводящих путей в зависимости от влажности почвы // Физиология растений. 1958. Т. 5, № 4. С. 337—344.
455. *Жолкевич В. Н.* Особенности обмена веществ при различных условиях водоснабжения растений // Биологические основы орошаемого земледелия. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 519—535.
456. *Костычев С. П.* Физиология растений. М.: Сельхозгиз, 1937. Т. 1. 574 с.
457. *Мокроносов А. Т.* Интеграция функций роста и фотосинтеза // Физиология растений. 1983. Т. 30, № 5. С. 868—880.
458. *Мокроносов А. Т.* Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма. М.: Наука, 1983. 64 с. (42-е Тимирязев. чтение).
459. *Чиков В. И.* Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 188 с.
460. *Ничипорович А. А.* Теория фотосинтетической продуктивности растений и рациональное направление селекции на повышение продуктивности // Физиологические основы повышения продуктивности зерновых культур. М.: Колос, 1975, С. 5—14.
461. *Ничипорович А. А.* Фотосинтетическая деятельность растений и пути повышения их продуктивности // Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: Наука, 1972. С. 511—527.
462. *Росс Ю. К.* Радиационный режим и архитектоника растительного покрова. Л.: Гидрометеонздат, 1975. 286 с.
463. *Šesták Z., Pospíšilová J.* Water stress induced changes in photosynthetic characteristics of chloroplasts and their dependence of leaf development // Photobiochem. and Photobiophys. 1986. Vol. 12, N 1/2. P. 163—172.
464. *Boyer J. S.* Photosynthesis at low water potentials // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1976. Vol. 273. P. 501—512.
465. *Boyer J. S., Bowen B. Z.* Inhibition of oxygen evolution in chloroplasts isolated from leaves with low water potentials // Plant Physiol. 1970. Vol. 45. P. 612—615.
466. *Potter J. R., Boyer J. S.* Chloroplast response to low leaf water potentials. II. Role of osmotic potential // Ibid. 1973. Vol. 51. P. 993—997.
467. *Keck R. W., Boyer J. S.* Chloroplast response to low leaf water potentials. III. Differing inhibition of electron transport and photophosphorylation // Ibid. 1974. Vol. 53. P. 474—479.
468. *Тарчевский И. А.* Механизм влияния засухи на фотосинтетическое усвоение CO<sub>2</sub> // Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С. 118—129.
469. *Burrows F. J., Milthorpe F. Z.* Stomatal conductance in control of gas

- exchange // Water deficit and plant growth. N. Y.; L.: Acad. press, 1976. P. 103—152.
470. *Osmond C. B., Winter K., Powels S. B.* Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants // Adaptation of plants to water and high temperature stress. N. Y.: Plenum press, 1980. P. 139—154.
  471. *Vartanian N., Damerval C., Vienne D. de.* Drought-induced changes in protein patterns of *Brassica napus* roots // Plant Physiol. 1987. Vol. 84, N 4. P. 989—992.
  472. *Войников В. К.* Температурный стресс и митохондрии растений. Новосибирск: Наука, 1987. 133 с.
  473. *Кулаева О. Н., Федина А. Б.* Стрессовые белки растений // Докл. V Всесоюз. биохим. съезда. М.: Наука, 1975. С. 294.
  474. *Хохлова В. А., Порфиорова С. А., Федина А. Б.* и др. Действие теплового шока на ультраструктуру клеток и синтез белка // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 5. С. 869—878.
  475. *Блехман Г. И.* Синтез белка в условиях стресса // Успехи соврем. биологии. 1987. Т. 103, № 3. С. 340—353.
  476. *Sach M. M., Ho T.-H. D.* Alternation of gene expression during environmental stress in plants // Annu. Rev. Plant Physiol. 1986. Vol. 37. P. 363—376.
  477. *Kuhlemeier C., Green P. I., Chua N.-H.* Regulation of gene expression in higher plants // Ibid. 1987. Vol. 38. P. 221—257.
  478. *Кузнецов В. В., Кимпел Дж., Гокджиян Дж.* и др. Элементы неспецифичности реакции генома растений при холодовом и тепловом стрессе // Физиология растений. 1987. Т. 34, № 5. С. 859—869.
  479. *Рудиковский А. В.* Белки теплового шока клеток кукурузы и их влияние на энергетическую активность митохондрий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988. 21 с.
  480. *Каюшин Л. П., Кофман Е. Б., Голубев И. Н.* и др. К вопросу о передаче энергии гидролиза аденозинтрифосфорной кислоты сократительному белку // Биофизика. 1961. Т. 6, № 1. С. 20—25.
  481. *Каюшин Л. П., Бржевская О. Н., Неделина О. С.* и др. Исследование митохондрий в основных метаболических состояниях при различных уровнях активности АТФ-синтетазы методом ЭПР // Там же. 1979. Т. 24, № 2. С. 248—253.
  482. *Борисова Т. А., Четвериков А. Г., Акимова Л. Н.* и др. Кинетика содержания свободных радикалов при росте клеток в фазе растяжения // Физиология растений. 1978. Т. 25, № 3. С. 547—551.
  483. *Генкель П. А., Андреева И. Н., Куркова Е. Б.* Действие температуры на ультраструктуру и окислительное фосфорилирование митохондрий корней кукурузы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1968. № 1. С. 53—58.
  484. *Андреева И. Н.* О состояниях митохондрий растений в связи с репарационными процессами после перенесения высоких температур // Физиология засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1971. С. 70—85.
  485. *Альтергот В. Ф.* Биохимические механизмы гибели, устойчивости и приспособления растений к действию высоких температур в природе // Физиология устойчивости растений континентального климата. Новосибирск: Наука, 1976. С. 115—123.
  486. *Альтергот В. Ф.* Действие повышенных температур на растение // Изв. АН СССР Сер. биол. 1963. № 1. С. 57—73.
  487. *Альтергот В. Ф., Волгина К. П., Андропова М. П.* Превращение фосфорных соединений в растении при действии высоких температур // Изв. СО АН СССР. Сер. биол.-мед. наук. 1963. № 2. С. 44—50.
  488. *Альтергот В. Ф.* Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе. М.: Наука, 1981. 56 с. (40-е Тимирязев. чтение).
  489. *Беликов П. С., Дмитриева М. И.* Изменения фосфорных соединений и газообмена у колеоптилей ячменя в условиях высокой температуры // Изв. ТСХА. 1963. № 3. С. 49—61.
  490. *Беликов П. С., Дмитриева М. И., Кириллова Т. В.* Физиолого-биохимическая характеристика ответных реакций растительной клетки на непре-

- рывное действие высокой температуры // Клетка и температура среды. М.: Наука, 1964. С. 194—196.
491. Устименко Г. В., Хуратов А. Х., Синюхин А. М. Влияние калия на дыхание и окислительное фосфорилирование в клетках клубней топинамбура на фоне меняющихся температур // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1968. № 5. С. 728—738.
  492. Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре. Л.: Наука, 1974. 112 с.
  493. Побезжимова Т. П. Последействие температуры на энергетическую активность митохондрий злаков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Иркутск, 1988. 23 с.
  494. Сисакян Н. М. Биохимическая характеристика засухоустойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 148 с.
  495. Mothes K. Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz in höhern Pflanzen // Ber. dt. bot. Ges. 1928. Bd. 46, N 1. S. 59—67.
  496. Mothes K. Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen // Planta. 1931. Bd. 12, N 4. S. 686—731.
  497. Львов С. Д., Владимирова В. С. Азотистый фактор в явлениях засухоустойчивости // Тез. докл. совещ. по физиологии растений 28 янв.—3 февр. 1940 г. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 143—144.
  498. Львов С. Д., Шиллегодская Г. Д. Пути передвижения азотистых веществ в растении при его подвядании: (По поводу теории Мюнха) // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей. 1949. Т. 69, № 3. С. 114—131.
  499. Петинев Н. С., Колодязная О. И. Динамика белковых веществ у поливных и непаливных пшениц // Тр. Комис. по ирригации АН СССР. 1934. № 3. С. 5—22.
  500. Баринаова П. А. Динамика углеводно-коллоидного комплекса как фактор засухоустойчивости сахарной свеклы // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1937. № 1. С. 255—270.
  501. Субботина Н. В. Влияние завядания на окислительно-восстановительный режим и обмен веществ растений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 23 с.
  502. Савицкая Н. Н. О содержании свободных аминокислот в растениях ячменя при недостатке воды в почве // Физиология растений. 1965. Т. 12, № 2. С. 349—350.
  503. Клотц И. Вода // Горизонты биохимии. М.: Мир, 1964. С. 399—419.
  504. Корецкая Т. Ф., Жолкевич В. Н. Влияние обезвоживания на способность тканей *Vicia faba* окислять глутаминовую кислоту // Физиология растений. 1964. Т. 11, № 1. С. 87—92.
  505. Корецкая Т. Ф., Жолкевич В. Н. Влияние обезвоживания на окислительное дезаминирование N<sup>15</sup>-глутаминовой кислоты в тканях *Vicia faba* // Там же. 1966. Т. 13, № 2. С. 290—295.
  506. Пleshков П. П., Фоуден Л. Содержание свободных аминокислот и аминокислотный состав белков листьев ячменя в зависимости от условий минерального питания и возраста растений // Изв. ТСХА. 1959. № 5. С. 95—112.
  507. Строгонов Б. П. Современное состояние проблемы физиологии солеустойчивости и дальнейшие пути ее изучения // Физиология устойчивости растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960. С. 609—626.
  508. Taylor J. K. Autoradiographic studies of nucleic acids and proteins during meiosis in *Lilium longiflorum* // Amer. J. Bot. 1959. Vol. 46, N 7. P. 477—489.
  509. Kessler B. Nucleic acids as factors in drought resistance of higher plants // Recent Adv. Bot. 1961. Vol. 7. P. 1153—1159.
  510. Kessler B., Frank-Tishel J. Dehydration-induced synthesis of nucleic acid and changing of composition in ribonucleic acid: a possible protective reaction in drought-resistant plants // Nature. 1962. Vol. 196, N 4854. P. 542—543.
  511. Hsiao T. C. Dynamics of cell growth and polyribosome levels under water stress // Тез. докл. XII Междунар. ботан. конгр. Л., 1975. С. 472.

512. *Блехман Г. И.* Причины изменения и особенности проявления рибонуклеазной активности при обезвоживании растений // Физиология растений. 1979. Т. 26, № 5. С. 932—942.
513. *Шматко И. Г., Рубанюк Е. А.* Сортовые особенности нуклеинового обмена озимой пшеницы при водном дефиците // Устойчивость растений к неблагоприятным температурным условиям среды. Киев: Наук. думка, 1976. С. 171—177.
514. *Конарев В. Г., Гилязетдинов Ш. Я., Тютюрев С. Л.* О лабильной и метаболически активной ДНК // Докл. АН СССР. 1966. Т. 166, № 2. С. 480—482.
515. *Конарев В. Г.* Цитохимия и гистохимия растений. М.: Высш. шк., 1966. 348 с.
516. *Сагарова Н. А., Шапошникова С. В.* Синтез РНК изолированным хроматином растений и связанными с ним РНК-полимеразами при адаптации к засухе // С.-х. биология. 1982. Т. 17, № 2. С. 176—180.
517. *Корецкая Т. Ф., Жолкевич В. Н.* Обновление белков при завядании растений // Физиология растений. 1966. Т. 13, № 6. С. 996—1003.
518. *Пустовойтова Т. Н.* Образование ингибиторов роста в листьях абрикоса при завядании // Там же. 1967. Т. 14, № 1. С. 90—97.
519. *Пустовойтова Т. Н.* Влияние завядания и почвенной засухи на эндогенные регуляторы роста растений мезофитов // Там же. 1972. Т. 19, № 3. С. 622—628.
520. *Пустовойтова Т. Н.* Рост растений в период засухи и его регуляция // Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978. С. 129—164.
521. *Генкель П. А., Пустовойтова Т. Н., Еремин Г. В.* и др. Различия в регуляции роста и засухоустойчивости плодовых растений при действии засухи // С.-х. биология. 1982. Т. 17, № 1. С. 68—73.
522. *Pierce M., Raschke R.* Correlation between loss of turgor and accumulation of abscisic acid in detached leaves // Planta. 1980. Bd. 148. S. 174—182.
523. *Пустовойтова Т. Н.* Роль геномных мутаций в повышении засухоустойчивости и изменении регуляторов роста растений // Рост растений и его регуляция: (Генетические и физиологические аспекты). Кишинев: Штиинца, 1985. С. 176—182.
524. *Пустовойтова Т. Н., Меликсетян Н. А.* Торможение роста абсцизовой кислотой и засухоустойчивость проростков пшеницы // Физиология растений. 1985. Т. 32, № 1. С. 169—175.
525. *Пустовойтова Т. Н.* Влияние абсцизовой кислоты на выход бетанина из тканевых дисков листа и корнеплода в условиях осмотического стресса // Там же. 1986. Т. 33, № 5. С. 965—971.
526. *Зауралов О. А., Пустовойтова Т. Н., Чернавина М. В.* Изменение содержания фитогормонов в листьях пшеницы при завядании // Там же. 1987. Т. 34, № 3. С. 564—568.
527. *Pustovoitova T.* Effect of abscisic and on betacyanin leakage from plant tissues // Biol. plant. 1987. Vol. 29, N 5. P. 338—341.
528. *Mansfield T. A.* Chemical control of stomatal movements // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1976. Vol. 273. P. 541—550.
529. *Glinka Z., Reinhold L.* Abscisic acid raises the permeability of plant cells to water // Plant Physiol. 1971. Vol. 48. P. 103—105.
530. *Glinka Z., Reinhold L.* Induced changes in permeability of plant cells membranes to water // Ibid. 1972. Vol. 49. P. 602—606.
531. *Watts S., Rodriguez J. L., Evans S. E.* et al. Root and shoot growth of plants treated with abscisic acid // Ann. Bot. N. S. 1981. Vol. 47. P. 595—602.
532. *Yamaguchi T., Street H. E.* Stimulation of the growth of excised cultured roots of soya bean by abscisic acid // Ibid. 1977. Vol. 41. P. 1129—1133.
533. *Walton D. C., Harrison M. A., Cote P.* The effects of water stress on abscisic acid levels and metabolism in roots of *Phaseolus vulgaris* L. and other plants // Planta. 1976. Bd. 131. S. 141—144.
534. *Davies W. J., Wilson J. A., Sharp R. E.* et al. Control of stomatal beha-

- viour in water stressed plants // Stomatal physiology. L.; N. Y.: Cambridge Univ. press, 1981. P. 247—279.
535. *Wieler E. W., Schnabi H., Hornberg C.* Stress-related levels of abscisic acid in guard cell protoplasts of *Vicia faba* L. // *Planta*. 1982. Bd. 154, S. 24—28.
  536. *Blackman P. G., Davies W. J.* The effects of cytokinins and ABA on stomatal behaviour of maize and *Commelina* // *J. Exp. Bot.* 1983. Vol. 34. P. 1619—1626.
  537. *Туманов И. И.* Недостаточное водоснабжение и завядание растения как средство повышения его засухоустойчивости // *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции*. 1926. Т. 16, № 4. С. 293—399.
  538. *Молибога А. Я.* Влияние высыхания и увлажнения почвы в различные периоды вегетации на рост и урожай хлебных злаков // *Там же*. 1927. Т. 17, № 2. С. 183—202.
  539. *Коломиец И. А.* Распределение периодов полива и засухи по стадиям развития растений как метод управления урожаем // *Докл. АН СССР*. 1934. Т. 1, № 5/6. С. 272—280.
  540. *Новиков В. А.* Изменение хода физиологических процессов у пшеницы в условиях перемежающейся влажности почвы при поливном хозяйстве // *Тр. Комис. по ирригации АН СССР*. 1934. № 3. С. 31—57.
  541. *Петинов Н. С.* Водный режим листьев и развитие яровых пшениц в условиях различного орошения // *Тр. Лаб. физиологии и биохимии растений АН СССР*. 1934. Т. 1. С. 13—40.
  542. *Зайцева А. А.* К вопросу о влиянии почвенной засухи на фотосинтез и дыхание растений // *Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук*. 1935. № 1. С. 19—40.
  543. *Генкель П. А.* Основные пути изучения физиологии засухоустойчивости растений // *Физиология засухоустойчивости растений*. М.: Наука, 1971. С. 5—27.
  544. *Шардаков В. С.* Водный режим хлопчатника и определение оптимальных сроков полива. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1953. 93 с.
  545. *Шагилов И. С.* Водопотребление и транспирация растений в полевых условиях // *Научные основы программирования урожаев*. М.: Колос, 1978. С. 57—63.
  546. *Шагилов И. С., Замараев А. Г., Чаповская Г. В.* и др. Водопотребление и формирование урожая озимой пшеницы // *Изв. ТСХА*. 1971. № 4. С. 34—42.
  547. *Шагилов И. С., Замараев А. Г., Чаповская Г. В.* Эвапотранспирация и транспирация полевых культур на дерново-подзолистой почве // *Биологические и агротехнические основы орошаемого земледелия*. М.: Наука, 1983. С. 30—43.
  548. *Петинов Н. С.* Состояние и перспективы разработки научных основ поливных режимов и системы питания главнейших сельскохозяйственных культур // *Биологические основы орошаемого земледелия*. М.: Наука, 1974. С. 23—54.
  549. *Колесник Т. И., Егоров В. Г.* Продуктивность пшеницы и накопление белка в зерне при адаптации к условиям увлажнения // *Докл. ВАСХНИЛ*, 1988. № 9. С. 4—7.
  550. *Тимирязев К. А.* Земледелие и физиология растений. М.: Сельхозгиз, 1948. 424 с. (Соч.; Т. 2).
  551. *Шардаков В. С.* Определение сосущей силы растительных тканей методом струек // *Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук*. 1938. № 56. С. 1297—1310.
  552. *Шардаков В. С.* Определение сосущей силы листьев методом жидких поплавков // *Докл. АН УзССР*. 1951. № 9. С. 32—34.
  553. *Шардаков В. С.* Определение сосущей силы листьев растений методом градиентной трубки // *Там же*. № 12. С. 33—35.
  554. *Шардаков В. С.* Водный режим и диагностирование сроков полива хлопчатника // *Биологические основы орошаемого земледелия*. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 141—146.

555. *Куширенико М. Д.* Адаптация растений к экстремальным условиям увлажнения. Кишинев: Штиинца, 1984. 56 с.
556. *Куширенико М. Д., Курчатова Г. П.* Способы определения сроков полива и засухоустойчивости плодовых растений. Кишинев: Штиинца, 1979. 39 с.
557. *Куширенико М. Д., Курчатова Г. П.* Методы диагностики засухо- и жароустойчивости плодовых культур // Физиологические основы адаптации многолетних культур к неблагоприятным факторам среды. Кишинев: Штиинца, 1984. С. 241—245.
558. *Куширенико М. Д., Курчатова Г. П., Штефирцэ А. А.* и др. Экспресс-методы диагностики жаро- и засухоустойчивости и сроков полива растений. Кишинев: Штиинца, 1986. 38 с.
559. *Лобов М. Ф.* Диагностирование сроков поливов овощных культур по концентрации клеточного сока // Биологические основы орошаемого земледелия. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 157—163.
560. *Лхагвасурэн С.* Водный режим и продуктивность яровой пшеницы в условиях степной зоны Монголии: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1987. 24 с.
561. *Прянишников Д. Н.* Азот в жизни растений и в земледелии СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1951. 485 с. (Избр. соч.; Т. 1).
562. *Прянишников Д. Н.* Агрохимия. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 634 с. (избр. соч.; Т. 3).
563. *Трубецкова О. М., Семенова О. С.* Минеральное питание как фактор засухоустойчивости // Тр. Комис. по ирригации АН СССР. 1936. № 8. С. 95—125.
564. *Сабинин Д. А.* Влияние минерального питания на качество урожая яровой пшеницы // Тр. Моск. Дома ученых. 1937. № 1. С. 57—67.
565. *Сабинин Д. А.* Избранные труды по минеральному питанию растений. М.: Наука, 1971. 512 с.
566. *Кружилин А. С.* Биологические особенности и продуктивность орошаемых культур. М.: Колос, 1977. 303 с.
567. *Лобашев М. Е., Ватти К. В., Тихомирова М. М.* Генетика с основами селекции. М.: Просвещение, 1970. 432 с.
568. *Шматько И. Г.* Посухостійкість і врожай озимої пшениці. Киев: Урожай, 1974. 184 с.
569. *Шведова О. Е.* Генотипическая специфичность регуляции водообмена // Регуляция водного обмена растений. Киев: Наук. думка, 1984. С. 221—224.
570. *Quarric A. S.* Genotypic differences in leaf water potential // Ann. Bot. 1980. Vol. 46. P. 383—394.
571. *Шматько И. Г., Григорюк И. А., Манк В. В.* и др. Исследование состояния воды в семенах различных сортов яровой пшеницы методом ядерного магнитного резонанса // Биофизика растения. Краснодар; Изд-во Краснодар. с.-х. ин-та, 1974. С. 203—204.
572. *Григорюк И. А.* Регуляция водообмена семян пшеницы при температурном воздействии // Регуляция водного обмена растений. Киев: Наук. думка, 1984. С. 70—73.
573. *Петренко Н. И., Фаткова Н. Н.* Водообмен органов яровой пшеницы при ухудшении водообеспеченности // Там же. С. 154—157.
574. *Шматько И. Г., Сыроватко В. А.* Поступление и обменяемость ИТО в листьях пшеницы при разной температуре и влажности воздуха // Физиология растений. 1985. Т. 32, № 2. С. 381—387.
575. *Шведова О. Е., Латашенко О. П., Кузьменко П. Н.* Состояние устьичного аппарата пшеницы в оптимальных и стрессовых условиях водообеспеченности // Регуляция водного обмена растений. Киев: Наук. думка, 1984. С. 224—226.
576. *Задонцев А. И., Бондаренко В. И., Артюх А. Д.* и др. Особенности прорастания семян, выживаемость и продуктивность растений пшеницы и ржи в зависимости от влажности и температуры почвы // Вестн. с.-х. науки. 1968. № 1. С. 10—17.
577. *Шматько И. Г., Каблучко О. И.* Вплив обезводнення на стеблові мери-

- стематичні тканини пшениці // Укр. ботан. журн. 1980. Т. 36, № 6. С. 55—57.
578. Будин К. З. Ресурсы засухоустойчивости культур и сортов и мероприятия по более широкому их использованию в засушливых районах СССР // Проблемы борьбы с засухой и рост производства сельскохозяйственной продукции. М.: Колос, 1974. С. 87—95.
579. Генкель П. А. О сопряженной и конвергентной устойчивости растений // Физиология растений. 1979. Т. 25, № 5. С. 889—902.
580. Шматько И. Г., Слухай С. И., Шевченко Н. Н. и др. Водный режим растений в связи с действием факторов среды. Киев: Наук. думка, 1983.
581. Селянинов Г. Т. Происхождение и динамика засух // Засухи в СССР, их происхождение, повторяемость и влияние на урожай. Л.: Гидрометеоздат, 1958. С. 5—30.
582. Шашко Д. И. Агроклиматическое районирование СССР. М.: Колос, 1967. 335 с.
583. Шашко Д. И. Агроклиматические ресурсы СССР. М.: Гидрометеоздат, 1985. 248 с.
584. Сапожникова С. А. Об уточнении оценки сельскохозяйственного бонитета климата // Агроклиматические ресурсы природных зон СССР и их использование. Л.: Гидрометеоздат, 1970. С. 9—15.
585. Альтергот В. Ф. Становление функциональной жароустойчивости растений // Физиология приспособления растений к почвенным условиям. Новосибирск: Наука, 1973. С. 171—202.
586. Lewitt J. Relationship of dehydration rate to drought avoidance, dehydration tolerance and dehydration avoidance of cabbage leaves and to their acclimation during droughtinduced water stress // Plant Cell and Environ. 1985. Vol. 8, N 4. P. 287—296.
587. Pisek A. Der Wasserhaushalt der Meso- und Hydrophyten // Handbuch der Pflanzenphysiologie. B. etc., 1956. Bd. III. S. 1—90.
588. Cameron R. E. Species of Nostoc Vaucher occurring in the Sonorian desert of Arisona // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1962. Vol. 81. N 4. P. 3724—3799.
589. Пустовойтова Т. Н. Действие обезвоживания на изменение природных ростовых веществ в тканях листостебельного мха *Neckera crispa* L. // Физиология растений. 1970. Т. 17, № 3. С. 575—579.
590. Горышина Т. К., Самсонова Л. И. Водный дефицит в листьях травянистых растений разных сезонных групп // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 670—677.
591. Витко К. Р. Водный дефицит и устойчивость к засушливым условиям растений сухой скумпневой дубравы в Молдавии // Водообмен растений при неблагоприятных условиях среды. Кишинев: Штиинца, 1975. С. 129—131.
592. Бобровская Н. И., Завадская И. Г., Кобак К. И. Влияние различной степени дегидратации на движение протоплазмы, способность к плазмолизу и дыхание у *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng. и *Agropyron cristatum* (L.) Beauv. // Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977. С. 201—206.
593. Двораковский М. С. Экология растений. М.: Изд-во МГУ, 1970. 64 с.
594. Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наук. думка, 1973. 591 с.
595. Генкель П. А. Наблюдения над гуттацией у манжетки *Alchemilla vulgaris* L. в природной обстановке // Физиология растений. 1976. Т. 23, № 2. С. 325—330.
596. Злобина Э. С. Полевые и лабораторные наблюдения над гуттацией и транспирацией // Проблемы засухоустойчивости растений. М.: Наука, 1978. С. 234—238.
597. Бобровская Н. И. Водный режим деревьев и кустарников пустынь. Л.: Наука, 1985. 95 с.
598. Генкель П. А. Физиология растений. М.: Просвещение, 1975. 236 с.
599. Горышина Т. К. Экология растений. М.: Высш. шк., 1979. 378 с.
600. Barcikowski W., Novel P. S. Water relations of cacti during desiccation;



- distribution of water in tissues // *Bol. Caz.* 1984. Vol. 145, N 1. P. 110—115.
601. *Дадыкин В. П.* Особенности поведения растений на холодных почвах. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 280 с.
  602. *Шенников А. П.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 376 с.
  603. *Бобровская Н. И., Завадская И. Г.* Сравнение с помощью эко- и цитофизиологических показателей устойчивости к дегидратации двух видов рода *Agistida* L. // *Экология.* 1986. № 3. С. 42—45.
  604. *Альтергоф В. Ф., Мордкович С. С.* Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения. Новосибирск: Наука, 1977. 118 с.
  605. *Гусев Н. А.* Некоторые закономерности водного режима растений. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 158 с.
  606. *Стефановский И. А.* Устойчивость зерновых культур к избыточному увлажнению // *Вестн. с.-х. науки.* 1965. № 3. С. 56—60.
  607. *Веретенников А. В.* Физиологические основы устойчивости древесных растений к временному избытию влаги в почве. М.: Наука, 1968. 216 с.
  608. *Емельянов Л. Г., Анкуф С. А., Оскерко С. Н.* Особенности саморегуляции водообмена у растений в условиях различного водного стресса // *Регуляция водного обмена растений.* Киев: Наук. думка, 1984. С. 82—85.
  609. *Остаплюк Е. Д.* Причины вымокания растений. Киев: Наук. думка, 1977. 188 с.
  610. *Hiron K. W. P., Wright S. T.* The role of endogenous abscisic acid in the response of plants to stress // *J. Exp. Bot.* 1973. Vol. 24. P. 769—773.
  611. *Манойленко К. В.* Эволюционная физиология растений // *Эволюция функций в растительном мире.* Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. С. 3—18.
  612. *Вульф Е. В.* Историческая география растений: История флор земного шара. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 544 с.
  613. *Поплавская Г. И.* Экология растений. М.: Сов. наука, 1948. 295 с.
  614. *Walter H.* Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Jena: Fischer, 1968. Bd. 2. 1001 S.
  615. *Яценко-Хмельевский А. А., Лебеденко Л. А.* Эволюция водопроводящей системы высших растений // *Эволюция функций в растительном мире.* Л.: Изд-во ЛГУ. 1985. С. 122—141.
  616. *Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.
  617. *Тахтаджян А. Л.* Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 215 с.
  618. *Stocker O.* Handbuch der Pflanzenphysiologie. B. etc.: Springer, 1956. Bd. 3. S. 1—9.
  619. *Антипов Н. И.* Особенности водообмена различных экологических групп растений: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Казань, 1973. 39 с.
  620. *Зотин А. И.* Биоэнергетическая направленность эволюционного прогресса организмов // *Термодинамика и регуляция биохимических процессов.* М.: Наука, 1984. С. 269—274.
  621. *Опарин А. И.* Жизнь, ее природа, происхождение и развитие. М.: Наука, 1968. 173 с.
  622. *Зотин А. И., Коноплев В. А.* Направление эволюционного прогресса организмов // *Термодинамика биологических процессов.* М.: Наука, 1976. С. 230—235.
  623. *Шмальгаузен И. И.* Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции — снижения энтропии // *Закономерности прогрессивной эволюции.* Л.: Наука, 1972. С. 5—24.
  624. *Анисимов А. А., Олюнина Л. Н., Лукина Е. В.* Эволюция систем минерального питания растений // *Эволюция функций в растительном мире.* Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. С. 109—120.
  625. *Наточин Ю. В.* Проблемы эволюционной физиологии водно-солевого обмена. Л.: Наука, 1984. 38 с.
  626. *Файстел Р., Эбелинг В.* Стохастические модели эволюционных процессов // *Термодинамика и регуляция биологических процессов.* М.: Наука, 1984. С. 260—268.

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие . . . . .	3
Введение . . . . .	5

### I

#### ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА И СТРУКТУРА ВОДЫ

Вода — аномальная жидкость . . . . .	9
Структура воды . . . . .	12
Изменения структуры и свойств воды в растворах . . . . .	16

### II

#### СОСТОЯНИЕ ВОДЫ В РАСТЕНИИ

Термодинамические показатели . . . . .	21
К вопросу о свободной и связанной воде . . . . .	28
Метод ЯМР и его применение для изучения состояния воды в растении . . . . .	30
Еще раз о свободной и связанной воде в растении . . . . .	38

### III

#### ВОДООБМЕН КЛЕТОК И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

Движущие силы направленного водообмена клеток . . . . .	45
Определение водного потенциала и его составляющих . . . . .	47
Определение водного потенциала . . . . .	48
Определение осмотического потенциала . . . . .	55
Определение потенциала давления . . . . .	60
Регуляция водообмена клеток . . . . .	63
Барьерное действие мембран . . . . .	63
Гидравлическая проводимость . . . . .	65
Коэффициент отражения . . . . .	68
Коэффициент эластичности . . . . .	69
Участие транспортной АТФазы . . . . .	69
Ведущая роль кальция . . . . .	70
Индуктируемое ауксином поступление воды в изолированные протопласты . . . . .	72
Физико-химическое состояние воды и водоотдача клеток . . . . .	76
Применение меченой воды в исследованиях водного обмена . . . . .	77
Физические и физико-химические свойства воды различного изотопного состава . . . . .	78
Условия применения изотопов в качестве меченых атомов . . . . .	78

Влияние D <sub>2</sub> O и H <sub>2</sub> O <sup>18</sup> на растения . . . . .	81
Влияние T <sub>2</sub> O на растения . . . . .	86
Извлечение воды из растительных тканей для последующих анализов	87
Изотопный анализ воды . . . . .	89
Пути межклеточного транспорта воды . . . . .	91

#### IV

### ПОЧВА КАК СРЕДА ВОДОСНАБЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Состав, строение и поглощительная способность почв . . . . .	94
Почвенные фазы . . . . .	95
Поглощительная способность . . . . .	97
Водные свойства и водный режим почв . . . . .	99
Фракционный состав почвенной влаги . . . . .	99
Почвенно-гидрологические константы (влагоемкость почвы) . . . . .	106
Обобщающие показатели водных свойств почв . . . . .	108
Поглощение воды корневыми системами . . . . .	110
Статически и динамически доступная вода . . . . .	111
Термодинамические аспекты . . . . .	111
Физиологические аспекты . . . . .	113

#### V

### ТРАНСПОРТ ВОДЫ В РАСТЕНИИ И ЕГО РЕГУЛЯЦИЯ

Транспорт воды как важнейшая физиологическая функция . . . . .	116
Нагнетающая деятельность корневой системы. Корневое давление	118
Доказательства существования метаболической составляющей . . . . .	119
Особенности метаболической составляющей и роль живых клеток	121
Каким образом паренхимные клетки участвуют в нагнетающей деятельности корня? . . . . .	123
Автоколебательный характер всасывающей и нагнетающей деятельности корня . . . . .	125
Опыты с «рукавчиками» . . . . .	129
Роль клеточной полярности в возникновении и поддержании одностороннего водного тока . . . . .	133
О двух составляющих корневого давления . . . . .	135
Методы исследований водопоглощающей и нагнетающей деятельности корневой системы . . . . .	136
Потометрические методы определения поглощения воды . . . . .	136
Изучение нагнетающей деятельности . . . . .	140
Передвижение воды по стеблю. Вопрос о промежуточных двигателях	147
Методы изучения транспирации и состояния устьиц . . . . .	152
Измерения интенсивности транспирации . . . . .	152
Методы изучения устьичного аппарата . . . . .	157
Транспорт воды в листе . . . . .	168
Транспирация и места испарения . . . . .	168
Автоколебания процессов водообмена листа . . . . .	170
Некоторые общие итоги . . . . .	175

## VI

### ВЛИЯНИЕ ВОДНОГО РЕЖИМА НА МЕТАБОЛИЗМ И ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Физиологические процессы в условиях засухи . . . . .	177
Рост — самый чувствительный процесс . . . . .	178
Фотосинтез при засухе и роль «перекорма» листьев . . . . .	179
Изменения дыхания и его энергетика . . . . .	183
Белоксинтезирующие системы и азотный обмен . . . . .	185
Накопление абсцизовой кислоты . . . . .	189
Водный режим орошаемых сельскохозяйственных культур . . . . .	190
Границы оптимальной влажности почвы и доступной для растений влаги . . . . .	190
Диагностика потребности растений в поливе . . . . .	192
Роль удобрений в орошаемом земледелии . . . . .	194
О способах орошения . . . . .	195
Генотипические особенности водообмена в связи с засухоустойчивостью и продуктивностью . . . . .	195
Сортные различия в водном режиме растений при разной водообеспеченности . . . . .	196
Влияние водообеспеченности на митотическую активность меристемы . . . . .	197
Водный режим, засухоустойчивость и продуктивность генотипа . . . . .	198

## VII

### ЭКОЛОГИЯ ВОДООБМЕНА

Общие запасы воды на Земле и их распределение. Показатели влагообеспеченности . . . . .	200
Засуха и засухоустойчивость. Пойкило- и гомеогидровые растения . . . . .	204
Засуха и ее виды . . . . .	204
Засухоустойчивость . . . . .	205
Пойкило- и гомеогидровые растения . . . . .	206
Сублетальный водный дефицит . . . . .	207
Особенности растений различных экологических групп и пути их адаптации к условиям водоснабжения . . . . .	208
Гигрофиты . . . . .	208
Ксерофиты . . . . .	210
Мезофиты . . . . .	213
Водообмен растений при перегреве . . . . .	215
Водообмен растений в условиях переувлажнения и гипоксии . . . . .	217

## VIII

### ЭВОЛЮЦИЯ ВОДООБМЕНА

Эволюция проводящей системы . . . . .	220
Эволюция водообмена и биогенетический закон . . . . .	222
Термодинамические аспекты эволюции водообмена . . . . .	223
Заклочение . . . . .	226
Литература . . . . .	228