

УДК 581.1 ТИМИРЯЗЕВ

К. А. ТИМИРЯЗЕВ И РАЗВИТИЕ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ В МОСКОВСКОЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ АКАДЕМИИ ИМ. К. А. ТИМИРЯЗЕВА

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, В. Г. ЗЕМСКИЙ

(Кафедра физиологии растений)

3 июня 1993 г. исполняется 150 лет со дня рождения выдающегося ученого и популяризатора науки К. А. Тимирязева, научная и педагогическая деятельность которого на протяжении более 20 лет была связана с Петровской земледельческой и лесной академией (ныне Московская сельскохозяйственная академия им. К. А. Тимирязева).

По окончании Петербургского университета К. А. Тимирязев в течение двух лет (1868—1870 гг.) провел в лучших лабораториях Западной Европы, где ознакомился с постановкой научных исследований и осваивал новейшие экспериментальные методы. В частности, в Гейдельбергском университете под руководством Бунзена и Кирхгофа он изучал спектральный анализ, а в лаборатории известного французского химика Бертло овладевал химическими методами. Полученные навыки проведения экспериментов Тимирязев успешно использовал затем в своих исследованиях. Кроме того, тесное общение с такими выдающимися представителями западноевропейской науки, как Бертло, Бунзен, Кирхгоф, Буссенго и др., оказало большое влияние на формирование его научного мировоззрения. В этом, по-видимому, и кроются истоки необычайно широких научных интересов К. А. Тимирязева, его понимания важности принципов

и методов точных наук (главным образом химии и физики) для развития физиологии растений. Позднее Тимирязев неоднократно совершал поездки за границу, во время которых расширял и углублял свои связи с западноевропейским научным миром, а в 1877 г. посетил Ч. Дарвина.

Педагогическая и творческая деятельность К. А. Тимирязева в Петровской академии началась в 1869 г., куда он был приглашен преподавателем ботаники, и продолжалась до 1892 г. Главной областью его научных исследований был процесс усвоения растениями углекислоты атмосферы при участии солнечной энергии.

К. А. Тимирязев так сформулировал свою задачу: «Изучить химические и физические условия этого явления (разложение углекислоты зеленым листом); определить составные части солнечного луча, участвующие посредственно или непосредственно в этом процессе; проследить их участие в растении до их полного уничтожения, т. е. до их превращения во внутреннюю работу; определить соотношение между действующей силой и произведенной работой — вот та светлая, хотя, может быть, отдаленная, задача, к осуществлению которой должны быть направлены все силы ботаников [76, с. 93].

Магистерская диссертация на тему «Спектральный анализ хлорофилла» была защищена им в 1871 г., докторская — «Об усвоении света растениями» — четыре года спустя, и уже в 1877 г. К. А. Тимирязев занял кафедру анатомии и физиологии растений в Московском университете (1877 г.), одновременно продолжая работать в Петровской академии.

Не останавливаясь здесь подробно на всех результатах его изящных и весьма точных для своего времени экспериментов, отметим только, что уже в ранних исследованиях Тимирязев определил, что зеленое растение может использовать для разложения углекислоты воздуха только те лучи, которые поглощаются хлорофиллом, т. е. показал, что спектральная зависимость фотосинтеза соответствует спектру поглощения пигмента. Установление этого факта имело принципиальное значение для его последующих работ.

Итоги своих многолетних исследований К. А. Тимирязев подвел в знаменитой Крунианской лекции, прочитанной в Лондонском королевском обществе [75, с. 309—367]. Здесь он сформулировал ряд чрезвычайно важных положений, логически вытекающих из его экспериментов, а именно: о приложимости закона сохранения энергии к фотосинтезу, космической роли зеленого растения как посредника между Солнцем и жизнью на планете и, наконец, о приспособительном значении зеленой окраски растений. Эти обобщения можно отнести к числу фундаментальных достижений естествознания второй половины XIX и начала XX вв., во многом определивших дальнейшие направления в исследовании этой кардинальной проблемы физиологии растений.

Однако научные интересы К. А. Тимирязева не ограничи-

вались только вопросами фотосинтеза. Не экспериментируя непосредственно в других разделах физиологии растений, Климент Аркадьевич внимательно следил за их развитием. Обычно свои взгляды и соображения по различным вопросам науки он излагал в публичных выступлениях и популярных статьях, в которых удивительно сочетались доскональное знание предмета и глубина логического анализа материала. Поэтому его выступления часто имели первостепенное значение для дальнейшего изучения затрагиваемых проблем. Так, в речи «Основные задачи физиологии растений», произнесенной в Петровской академии в 1878 г., К. А. Тимирязев пророчески говорил: «До сих пор мы имели в виду только две категории превращений — превращение вещества и энергии, но жизнь организмов представляет нам еще третью категорию — превращение формы, и это, быть может, самая характеристическая сторона жизненных явлений [77, 345]. Особо он подчеркивал необходимость использования исторического метода, который должен быть одним из основных в познании становления морфологических форм, в понимании механизма морфогенеза. Здесь Тимирязев выступал как последовательный дарвинист. Примечательно, что экспериментальное изучение процессов морфогенеза в то время только начиналось. И лишь в последующие десятилетия эти исследования получили широкий размах и привели к возникновению самостоятельной области — физиологии роста и развития растений.

Но, пожалуй, особый интерес у Тимирязева вызывали проблемы физиологии растений, имевшие близкое отношение к практике сельского хозяйства. И даже выбор им научной специальности — физиологии растений — был обусловлен в

значительной мере ее значением для развития агрономических наук и земледелия. Это хорошо демонстрируют некоторые положения, сформулированные им в лекции «Физиология растений, как основа рационального земледелия» (1897 г.). К. А. Тимирязев говорил: «...Земледелие стало тем, что оно есть, только благодаря агрономической химии и физиологии растений» [77, с. 46]. И далее: «Нигде, быть может, ни в какой другой деятельности не требуется взвешивать столько разнообразных условий успеха, нигде не требуется таких многосторонних сведений, нигде увлечение односторонней точкой зрения не может привести к такой крупной неудаче, как в земледелии» [77, с. 67—68].

Исходя из этого Тимирязев придавал большое значение физиологии минерального питания. Будучи глубоко убежденным в необходимости точных знаний в указанной области, он настойчиво пропагандировал вегетационный метод и сооружение вегетационных домиков в России. Можно без преувеличения сказать, что его публичные выступления по различным вопросам корневого питания растений сыграли важную роль в развитии названной проблемы. Особенно большой вклад в ее изучение сделал ученик К. А. Тимирязева — Д. Н. Прянишников.

Другим примером понимания Тимирязевым взаимосвязи теоретических исследований с земледелием может служить его замечательная лекция «Борьба растения с засухой», явившаяся откликом на сильнейшую засуху лета 1891 г. в Поволжье. В ней Тимирязев не только проанализировал состояние проблемы водного режима растений, но высказанные им здесь соображения и идеи, касающиеся форм воды в растительных тканях, роли испарения как мощного и автоматически работающего двигателя водного то-

ка, противоречивости взаимосвязи углеродного питания и транспирации, путей приспособления растения к засухе, и, наконец, практических мероприятий, ослабляющих действие засухи, во многом опередили свое время. Более того, эта лекция в течение долгого времени являлась единственным источником сведений о водном режиме и засухоустойчивости растений [77, с. 89—142].

Таким образом, серией общедоступных лекций, объединенных в сборнике «Земледелие и физиология растений», К. А. Тимирязев положил начало тесной связи физиологии растений с агрономией. Причем он считал, что именно эта наука должна быть одной из важнейших основ рационального земледелия.

Вместе с тем К. А. Тимирязев прекрасно осознавал, что «существуют науки и применения наук, связанные между собою, как плод и породившее его дерево» [77, с. 274]. Он писал: «Наука не может двигаться по заказу в том или другом направлении; она изучает только то, что в данный момент созрело, для чего выработались методы исследования. Никакие потребности, как бы они ни были соблазнительны, не вызовут скачков строго логически развивающейся научной мысли,— я разумею мысли творческой, раскрывающей новые горизонты» [77, с. 146]. И, наконец, в речи «Основные задачи физиологии растений», произнесенной в 1878 г. в Петровской академии, Тимирязев сформулировал их следующим образом: «Цель стремлений физиологии растений заключается в том, чтобы изучить и объяснить жизненные явления растительного организма и не только изучить и объяснить их, но путем этого изучения и объяснения вполне подчинить их разумной воле человека» [77, с. 331]. Причем всю совокупность жизне-

деятельности растения он сводил к трем категориям явлений: превращение веществ, превращение энергии и превращение формы. К этой классической триаде наше время добавило еще один вид превращения — превращение информации.

Мы ограничились здесь лишь кратким рассмотрением тех областей физиологии растений, которые в той или иной мере были затронуты в трудах К. А. Тимирязева. Но и оно дает достаточно ясное представление о диапазоне его творческой деятельности, глубоко воздействии ее на становление и развитие физиологии растений как науки. Блестяще используя свой незаурядный талант популяризатора, он создал ряд классических произведений: «Жизнь растений», «Ч. Дарвин и его учение», «Физиология растений и земледелие», «Исторический метод в биологии», оказавших сильнейшее влияние на формирование научного мировоззрения многих поколений учащейся молодежи, на ее стремление посвятить себя изучению жизни растений.

Все это по праву определило место К. А. Тимирязева как создателя московской школы физиологов и одного из основоположников физиологии растений в России. Труды Тимирязева не потеряли своего значения до наших дней. Однако в благодарной памяти научной общности страны К. А. Тимирязев остался не только выдающимся ученым и популяризатором науки, но и мужественным и непоколебимым борцом за ее высокие идеалы, истинные достижения и ценности.

В 1892 г. при реорганизации Петровской академии в Московский сельскохозяйственный институт К. А. Тимирязев покинул ее и полностью сосредоточил свою деятельность в Московском университете.

Спустя четыре года после ухода Тимирязева из академии для чтения

курсов физиологии растений и бактериологии был приглашен микробиолог Н. Н. Худяков. Будучи прекрасным лектором и педагогом, Н. Н. Худяков мало уделял внимания экспериментальной работе и поэтому не оказал сколько-нибудь заметного воздействия на развитие физиологических исследований в академии.

В 1928 г., после смерти Н. Н. Худякова, кафедре физиологии растений и микробиологии возглавил профессор В. С. Буткевич, известный своими исследованиями в области превращения белковых веществ и органических кислот у высших и низших растений. Именно в этот период на кафедре были начаты исследования биологической фиксации азота атмосферы и некоторых проблем корневого питания. Вопросы биологической фиксации азота атмосферы подверглись всестороннему изучению в работах М. В. Федорова, итоги которых изложены в его монографии «Биологическая фиксация азота атмосферы».

В середине 40-х годов руководителем кафедрой физиологии растений и микробиологии становится основоположник экологической физиологии растений и один из основателей светокультуры в нашей стране, признанный авторитет в вопросах морозо- и засухоустойчивости и регуляции роста Н. А. Максимова. Он же был автором прекрасного учебника «Краткий курс физиологии растений» для сельскохозяйственных вузов.

По инициативе Н. А. Максимова на кафедре возникает новое направление исследований — светокультура растений. Это положило начало как научному изучению влияния искусственного света на растения, так и разработке практических приемов его использования в условиях закрытого грунта. Н. А. Мак-

символ принял также активное участие в создании лаборатории искусственного климата в Тимирязевской академии. И все же приход Н. А. Максимова на кафедру сравнительно мало повлиял на исследовательскую работу коллектива физиологов, поскольку его собственные научные интересы были связаны с Институтом физиологии растений им. К. А. Тимирязева, который он возглавлял с 1946 г. и где одновременно руководил лабораторией роста и водного режима.

Таким образом, в течение более 50 лет после ухода К. А. Тимирязева из Петровской академии физиологические исследования на объединенной кафедре физиологии растений и микробиологии, к сожалению, не получили широкого развития, они носили эпизодический характер и не были объединены общей научной проблемой, хотя как учебный предмет физиология растений занимала в стенах академии существенное место в общебиологической подготовке агрономических кадров.

Однако в этот период идеи К. А. Тимирязева использовались в научной работе ряда биологических кафедр: овощеводства (В. И. Эдельштейн), плодоводства (П. Г. Шитт) и растениеводства (И. В. Якушкин). В эти годы на кафедре агрохимии под руководством блестящего экспериментатора Д. Н. Прянишникова велись широкие и целеустремленные исследования по физиологии минерального питания, особенно по усвоению и превращению форм азота. Впоследствии результаты проведенных работ Д. Н. Прянишников обобщил в своей классической монографии «Азот в жизни растений и земледелии СССР», явившейся подтверждением и развитием известного положения К. А. Тимирязева о неразрывной связи изучения про-

исхождения азота у растений с практическими вопросами земледелия.

В заключение следует подчеркнуть, что развитие исследований по физиологии растений на объединенной кафедре сдерживалось также из-за чрезвычайно слабой технической оснащенности, отсутствия экспериментальной базы, в частности климатических установок, позволяющих выращивать растения в контролируемых условиях, и пр.

После разделения в 1950 г. объединенной кафедры физиологии растений и микробиологии на две самостоятельные заведующим кафедрой физиологии растений был назначен ученик Д. Н. Прянишникова, лауреат Государственной премии Иван Исидорович Гунар. В качестве экспериментальной базы кафедре была передана лаборатория искусственного климата.

С приходом на кафедру И. И. Гунара значительно больше внимания стало уделяться учебному процессу: пересматривалось содержание теоретического курса и практических занятий, был введен летний практикум как форма приобщения студентов к экспериментированию с растениями в полевой обстановке. При кафедре возник студенческий научный кружок, который открыл путь в физиологию растений известным сегодня ученым-физиологам В. С. Шewelухе, Д. Б. Вахмистрову, В. И. Кефели и многим другим. Одновременно укреплялась материально-техническая база кафедры и лаборатории.

Следует подчеркнуть, что И. И. Гунар придавал чрезвычайно важное значение курсу физиологии растений в теоретическом образовании агрономов и много сделал для того, чтобы он занял в академии свое место фундаментальной биологической дисциплины.

Параллельно с совершенствова-

нием учебного процесса происходило формирование направлений и развертывание научных исследований. Первоначально внимание коллектива кафедры и лаборатории сосредоточилось на некоторых вопросах физиологии и биохимии развития озимых и яровых культур, минерального питания, светокультуры растений и др. В результате проведенных исследований была установлена зависимость продолжительности процесса яровизации озимой пшеницы от возраста растений [16], выявлены отсутствие качественных различий в продуктах ассимиляции углерода (а также в азотном и фосфорном обмене) в листьях растений при благоприятных и неблагоприятных фотопериодах и независимость дифференциации конусов нарастания от количества притекающих к ним веществ [19]. Этот последний факт дал основание для вывода о том, что фотопериодическая реакция осуществляется не вследствие изменений в обмене основных пластических веществ листа, а в результате изменения каких-то специфических продуктов высокой физиологической активности, передающихся из него в конус нарастания. Указанные исследования, к сожалению, не получили дальнейшего развития, хотя представляли несомненный интерес.

В это же время с помощью метода меченых атомов изучалось влияние кратковременных изменений интенсивности света и температуры воздуха на поступление минеральных элементов (фосфора, серы, натрия и кальция) в растения яровой пшеницы. Было обнаружено, что кратковременное ослабление освещенности заметно подавляет этот процесс в период от фазы 3-го листа до перехода растений к цветению. Аналогичное воздействие пониженной температуры снижало поступление элементов минерального питания на

протяжении всего онтогенеза [72]. Были получены данные, свидетельствующие о зависимости образования и передвижения органических веществ от температуры воздуха в разные часы суток [81], а также о влиянии суточных изменений температуры в зоне корней на рост и плодоношение томатов [11].

Наряду с этим в лаборатории искусственного климата одновременно проводилась большая методическая работа [60, 61, 70, 71, 73].

Вместе с тем все очевиднее становилось, что коллектив кафедры и лаборатории в своей научной деятельности нуждается в новых подходах, которые послужили бы своеобразным импульсом для разработки действительно фундаментальных вопросов. Такую роль сыграл доклад И. И. Гунара на научной конференции Тимирязевской академии 19 декабря 1952 г. «Проблема раздражимости растений и ее значение для дальнейшего развития физиологии растений» [12], в котором он утверждал, что эта проблема должна стать одним из центральных направлений исследований в физиологии растений, поскольку она открывает возможности перехода от физиологии аналитической к физиологии синтетической. Иначе говоря, необходимо переходить от изучения отдельных физиологических процессов к исследованию жизнедеятельности целостного растительного организма. Им было сформулировано также положение о наличии у растений сложной регуляторной системы, роли фитогормонов и биоэлектрических токов в передаче информации, координации и саморегуляции организма.

Эти представления и идеи И. И. Гунара оказали определяющее влияние на характер и направление исследований коллектива. В частности, большой удельный вес приобрели исследования био-

электрических явлений и их роли у растений, ответных реакций тканей и органов растения на воздействие разнообразных физических и химических факторов, ритмичности физиологических процессов, пространственной и временной организации деятельности листового аппарата. Дополнительный стимул для своего развития получили и такие направления, как водный обмен, фотосинтез, светокультура растений.

Среди достижений этого периода прежде всего следует указать на оригинальные и методически продуманные исследования биоэлектрических явлений в растениях. К началу проведения данных работ электрическая активность и ее функциональная роль в растении были изучены весьма слабо, а вопрос о природе и функциональном значении биопотенциалов покоя и распространяющегося импульса (тока действия) вообще оставался открытым.

Многолетние исследования в этом направлении позволили получить принципиально новые материалы. В частности, экспериментально было доказано, что обычным растениям (подсолнечник, тыква, фасоль), как и животным, присуща способность генерировать и проводить электрические возбуждения. Вместе с тем у растений удалось выявить и специфическую особенность в генерировании и передаче возбуждения, заключающуюся в том, что в растительных клетках основной парой ионов, ответственных за генерацию потенциалов действия, являются ионы калия и кальция, тогда как у животных — калия и натрия. Кроме того, биоэлектрическая активность растений (потенциал покоя, местная и распространяющаяся биоэлектрическая реакция) существенно зависит от водно-солевых потоков через апопласт и симпласт, которые влияют

не только на параметры электрической активности, но могут выполнять триггерную роль в возникновении и передаче электрического возбуждения. Одновременно убедительно показана роль распространяющегося возбуждения в координации физиологических процессов, т. е. деятельность регуляторной системы растений оказалась тесно связанной с электрическими явлениями организма. И, наконец, получен большой фактический материал, свидетельствующий о том, что параметры электрических свойств растений могут быть объективными показателями функционального состояния растительного организма, его генотипических особенностей и устойчивости растения к повреждающим воздействиям среды [13—15, 20—31, 34, 57—59, 74—75]. Результаты исследований кафедры и лаборатории электрических свойств растений положили начало новому направлению — электрофизиологии растений. В настоящее время это направление интенсивно разрабатывается в ряде научных учреждений страны и за рубежом.

В течение ряда лет в лаборатории проводилось изучение ответных реакций растений на повреждающее воздействие [4—6]. Отправными моментами в этих экспериментах служили представления об общности и монотонности реагирования всех живых систем на повреждающее воздействие самых разнообразных физических и химических агентов и концепция о раздражимости растений. Реакция растительного организма прослеживалась во времени при непрерывном действии повреждающего фактора. В итоге был получен большой фактический материал, подтверждающий двухфазный характер ответной реакции организма на повреждающее воздействие. Но, помимо волнообразности, кривые временного хода раз-

личных физиологических процессов (выделения веществ, движения цитоплазмы, дыхания) выявили и некоторые специфические черты, зависящие как от напряженности воздействующего фактора, так и от природы объекта. Специфика проявлялась в числе волн, их высоте и времени наступления максимума в первой волне, что указывает на возможность использования отдельных характеристик временного хода для диагностики устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Сам же двухфазный характер ответной реакции на повреждающее воздействие рассматривается как отражение чередования фаз возбуждения и относительной невозбудимости и в конечном счете как проявление свойства, присущего всем организмам, — раздражимости.

В связи с разработкой коллективом кафедры и лаборатории проблемы регуляции и саморегуляции растений проводились исследования ритмичности физиологических и биохимических процессов у растений [17—18, 35—39, 41—44, 47, 48]. Наиболее полно были изучены эндогенные суточные ритмы (циркадные), которые отражают способность организмов к биологическому измерению времени и потому используются для выяснения свойств и механизма биологических часов. В этих тщательных и детальных исследованиях были получены новые данные о распространении циркадных ритмов у растений; способах их выявления в константных условиях среды; факторах, способствующих поддержанию или затуханию таких ритмов; о пределах затягивания циркадных ритмов светотемновыми режимами. На основании полученных материалов были сформулированы принципиально важные положения о природе компенсационных процессов, обеспечи-

вающих относительное постоянство длины периода циркадных ритмов в разных условиях выращивания растений, т. е. «точность» биологических часов, а также о свойствах и механизме самих биологических часов.

Было установлено также наличие у растений ритмов с коротким (2—3 ч) и очень коротким (до 1 ч) периодами. Особого внимания заслуживает факт обнаружения ритмичности в поглотительной деятельности корневой системы. Оказалось, что реальное накопление ионов растениями является результирующей двух процессов — их поглощения и выделения. Причем в регуляции соотношения фаз ритмов поглощения — выделения минеральных веществ первостепенное значение имеет соотношение концентраций одновалентных и двухвалентных катионов, прежде всего калия и кальция. Предполагается, что поглощение и выделение ионов корнями растений обусловлено последовательной сменой периодов возбуждения и торможения.

Таким образом, вся совокупность полученных данных свидетельствует о том, что ритмичность физиологических процессов — широко распространенное у растений явление, с которым связаны и координация физиологических функций, и саморегуляция, и приспособление к колебаниям факторов внешней среды. В целом эти исследования внесли существенный вклад в изучение биоритмики и хронометрии растений.

Для понимания регуляции физиологических функций в растениях несомненный интерес представляют исследования, посвященные выяснению функциональной роли калия и кальция [62—69]. Основные результаты этих исследований можно свести к следующим общим положениям: поглощение элементов минерального питания, устойчивость

растений к повреждающим факторам среды, направленность и скорость физиологических и биохимических процессов зависят от величины отношения калия к кальцию в тканях органов растений. Протекторная функция кальция является его специфическим свойством; другие двухвалентные катионы, в частности магний и стронций, не адекватны ему в этом. Важное значение имеют оригинальные данные о соединениях кальция в растении, его подвижности, условиях транспорта и др. На основании проведенных исследований постулирован механизм, регулирующий динамическое равновесие между кальцием разных фракций и соединений.

Значительное место в исследованиях кафедры и лаборатории занимал водообмен растений. При этом основное внимание было уделено роли живых клеток в механизме нагнетающей деятельности корней. Исследования показали, что корневое давление зависит от обеспечения клеток энергией, структурной целостности и избирательной проницаемости мембран. Химические агенты, нарушающие структуру мембран и снижающие водоудерживающую способность живых клеток, приводят к уменьшению корневого давления. На основании полученных данных было высказано предположение, что энергетической основой механизма корневого давления является расщепление АТФ сократительными белками, обладающими АТФазной активностью и участвующими в нагнетании воды корнем. В конечном итоге результаты экспериментов привели к представлению о неосмотической природе корневого давления. Помимо участия в транспорте воды, корневое давление оказывает, по-видимому, регуляторное влияние на оводненность растений и транспирацию, а тем самым и на

другие физиологические процессы [55].

Принципиальный интерес представляют исследования, посвященные различным аспектам фотосинтеза: филогенетическому, суточному и физиологическому [1—3, 7—10, 56]. В частности, сравнительно-физиологическое изучение интенсивности фотосинтеза в роде *Triticum* позволили установить факт большой важности. Оказалось, что все виды испытанных пшениц, являющиеся представителями групп с резко различающимися анатомо-морфологическими и экологическими признаками, в широком диапазоне условий существования, за исключением крайних, не обнаруживают различий в интенсивности фотосинтеза. Это заставило признать, что фотосинтетический аппарат обладает известной устойчивостью и независимостью от филогенеза и онтогенетического состояния растения и что реальная возможность регулирования продуктивности растений в посевах связана главным образом с изменением размеров ассимиляционной поверхности.

При сохранении уровня напряженности факторов внешней среды интенсивность фотосинтеза также довольно постоянна. Однако в суточном его ходе имеет место эндогенная ритмичность, что выражается в чередовании периодов более высокой и более низкой активности, сохраняющемся после прекращения светотемновых циклов в течение двух суток при постоянных условиях среды.

В опытах с непрерывной регистрацией фотосинтеза при внезапных изменениях факторов внешней среды, в частности температуры листа, температуры или осмотического давления в зоне корней, зарегистрирована крайне высокая чувствительность фотосинтетической функции. Было обнаружено явление неспе-

цифической кратковременной активности фотосинтеза листа в ответ на различного рода воздействия на корни. Прямые измерения позволили установить, что ближайшей причиной активации фотосинтеза является замедление скорости водного тока по сосудам ксилемы и сдвиг обмена в листе в сторону обезвоживания.

Исследования ярусной изменчивости физиологических свойств листьев показали [32, 33], что у растений, различающихся по характеру взаимоотношений между ростом и генеративным развитием и по топографии органов размножения (яровая пшеница и кукуруза), она неодинакова и что различия обусловлены главным образом развитием и расположением репродуктивных органов на оси побега. Что касается возрастных изменений физиологических свойств отдельных листьев, то они не являются простым отражением их постепенного старения. Здесь отмечается более сложное физиологическое явление, обусловленное, кроме собственного возраста листа, и функциональной ролью его. Показано, что листья, расположенные в зоне соцветия, формируются и функционируют в условиях затрудненного водного режима. В целом пространственную изменчивость физиологических свойств листьев можно рассматривать как процесс, отражающий в себе последовательную смену коррелятивных отношений, которые возникают между отдельными органами в каждый конкретный момент онтогенеза растений. Поэтому широко распространенное в литературе мнение о том, что физиолого-биохимические градиенты в своем направлении в общем довольно однотипно повторяются у разных растений, является односторонним. По-видимому, следует говорить о су-

ществовании типов ярусной изменчивости.

Выявлено существование в листовых серии подсолнечника, фасоли, томатов и гороха базипетального градиента для калия и акропетального — для кальция и магния, направление которых не меняется после снятия апикального доминирования путем декапитации растений [40, 45].

В результате изучения абсолютных величин суммарной концентрации катионов было показано, что у растений, относящихся к разным видам, но выращенных в одинаковых условиях минерального питания (водные культуры), температуры и освещения, значения этого показателя сходные и относительно постоянные для сырых листьев. Для стебля и сухого вещества листьев выявлены видовые и возрастные различия. Отмеченное постоянство суммарной концентрации катионов в сырых листьях, видимо, свидетельствует о способности растений к саморегуляции и о значении данного показателя для физиологических функций листа [46].

В лаборатории искусственного климата проводились широкие исследования в области светокультуры растений [49, 50, 51, 54].

Первоначально была осуществлена серия исследований в поисках наиболее экономичного источника радиации, дающего максимальную эффективность при выращивании растений в климатических камерах и теплицах. Было установлено, что под газоразрядными лампами практически можно получать такие же растения, как и при естественном освещении. Вместе с тем благодаря большей оптической плотности листьев у растений, освещаемых газоразрядными лампами, коэффициент поглощения фотосинтетической радиации (ФАР) значительно выше (до 14 %), чем в естественных

условиях летом (1—3 %), что обеспечивает большое накопление ими органического вещества.

В лаборатории впервые были испытаны ксенонные лампы и показано, что под этими лампами можно выращивать в камерах без естественного света любые полевые и овощные культуры. Они не искажают естественного развития растений и в конечном счете не снижают их продуктивности.

Позднее В. М. Леманом и О. С. Фанталовым совместно со светотехническим институтом (ВНИСИ) в лаборатории была создана и испытана модель облучательной установки с плоским световодом, обеспечивающим равномерное объемное облучение растений без перегрева при любой его интенсивности. Опыты показали высокую эффективность плоского световода.

На основании исследований светокультуры растений разработаны рекомендации по использованию искусственного света в фитотронах и в защищенном грунте, что является значительным вкладом в решение этой практически важной проблемы. В целом обобщение опыта выращивания растений при искусственном свете нашло свое отражение в учебном пособии В. М. Лемана «Курс светокультуры растений» [51] для сельскохозяйственных вузов и монографии «Культура растений при электрическом свете» [50].

Определенное место в исследованиях кафедры и лаборатории занимали вопросы устойчивости растений к длительной темноте [52, 53, 79, 80].

Изучение этих вопросов показало, что при длительном отсутствии света (до 5—10 сут) снижается содержание нуклеиновых кислот в растениях, прекращаются митозы, происходит обезживание надземных органов. Длительное воздей-

ствие темноты сопровождается разрушением пигментов, причем обнаружена своеобразная особенность этого процесса: хлорофилл и каротиноиды разрушаются не монотонно, а волнообразно. Отмечены также деструкция фотосинтетического аппарата, некроз тканей, побурение и ослизнение корней. Характерно, что степень повреждения снижается при понижении температуры воздуха, уменьшении в питательной среде содержания азота и увеличении количества фосфора. Большое влияние на реакцию растений оказывает режим освещения в пред- и послетемновой периоды.

В 1976 г. заведующим кафедрой физиологии растений был избран Н. Н. Третьяков. В связи с этим, естественно, в научной деятельности коллектива кафедры и лаборатории появились новые направления исследований. В частности, центр тяжести был перенесен на изучение физиологических слагаемых продукционного процесса (фотосинтеза, дыхания, минерального питания), выяснение путей регуляции их на организменном и агроэкозном уровнях, донорно-акцепторных отношений, складывающихся между отдельными частями растений в течение индивидуального развития, реакций различных генотипов на изменение экологических факторов среды. Это обусловило использование новых методических приемов и сравнительно-физиологического подхода при решении экспериментальных задач. При этом физиологические функции исследовались и в контролируемых, и в полевых условиях, и на разных уровнях организации организма.

Поскольку продуктивность растений определяется в первую очередь эффективностью фотосинтеза, вполне закономерно, что исследования различных сторон фотосинтетической деятельности сельскохозяйст-

венных культур стали одним из центральных направлений научной работы кафедры и лаборатории. В частности, выполнена большая серия работ по сравнительному изучению физиологических особенностей двух генотипов кукурузы — гибрида современной селекции КВС-701 и сорта старой селекции Воронежская 76, относящихся к одной группе по скороспелости, но обладающих разной потенциальной продуктивностью. Результаты экспериментов позволили выявить ряд существенных различий между изучаемыми генотипами кукурузы как на организменном, так и органном уровне. К примеру, показано, что для гибрида по сравнению с сортом характерны более эректоидное расположение листьев, быстрое развертывание ассимиляционного аппарата, продолжительный период активного роста, большие значения чистой продуктивности фотосинтеза (ЧПФ) и, как результат, образование большей биомассы. Кроме того, обладая высоким светолюбием, гибрид лучше адаптируется к широкому диапазону освещенности. В условиях повышенной освещенности по сравнению с низкой это достигается благодаря формированию листьев с большей удельной поверхностной плотностью (УПП) и большим количеством хлоропластов на единицу объема листа. Это в конечном счете обеспечивает более эффективную работу ассимиляционного аппарата, что хорошо коррелирует с низкими значениями отношения суммарной поверхности наружных мембран хлоропластов в клетках мезофилла и пластиид оболочки, с большей диффузионной проводимостью CO_2 мезофилла и повышенной активностью ключевого фермента фотосинтеза РБФ-карбоксилазы. В основе адаптации сорта Воронежская 76 к средней и особенно пониженной освещенности

лежит увеличение размеров хлоропластов, возрастание содержания хлорофилла в них и более высокие скорости фотохимических реакций.

Вместе с тем сорт Воронежская 76 проявил большую, чем гибрид, устойчивость к недостатку воды и низким положительным температурам. В этих условиях сорт отличался более развитой корневой системой, повышенной оводненностью листьев, сохранением значительной фотосинтетической активности. Однако для гибрида свойственна способность эффективно использовать оптимальные условия среды, что проявляется в интенсификации процесса формирования листового аппарата, возрастании доли стебля как органа депонирования ассимилятов, которые затем быстро используются для роста. Гибрид затрачивает меньше энергии на создание единицы биомассы, чем сорт, и тем самым более продуктивно использует ассимиляты для новообразования отдельных частей растения.

Наблюдение за изменением отдельных компонентов дыхательного процесса позволило обнаружить широкие колебания доли затрат на дыхание поддержания в общих дыхательных затратах, обусловленные возрастом отдельных органов и организма в целом, а также влиянием внешних условий. Показано, что гибрид по сравнению с сортом на действие неблагоприятных факторов отвечает более резким усилением дыхания поддержания и значительным ослаблением его при улучшении условий.

Характерно, что величина отношения дыхания к фотосинтезу мало зависела от генотипа и условий произрастания, т. е. колебалась в узком диапазоне.

Важное место в исследованиях кафедры и лаборатории занимали вопросы поглощения, распределения и реутилизации азота.

Изучение процесса поглощения нитратного и аммонийного азота растениями показало, что поглощение и накопление указанных форм отдельными видами растений (кукурузой, подсолнечником, томатами) зависит от возрастного состояния организма, его ионного статуса, соотношения между сопутствующими катионами, рН среды. Определенное влияние на эти процессы оказывают освещенность, температура, фотопериод, аэрация корнеобитаемой зоны.

В дальнейшем азот, поступивший в вегетативные органы, мобилизуется на формирование других частей растения. Особенно интенсивно процессы реутилизации азотистых веществ осуществляются в репродуктивный период. В связи с этим большое значение приобретает изучение роли протеолитических ферментов, определяющих способность листового аппарата отдавать ранее накопленные азотистые вещества для образования белкового комплекса семян.

Опытами с кукурузой (гибридами КВС-701, Пионер 3978, Днепровский 758) установлено, что переход растений к формированию семян влечет за собой усиление процессов старения листьев, сопровождающихся уменьшением содержания хлорофилла, растворимых форм белка, общего азота и возрастием деятельности протеолитических ферментов с оптимумом в кислой (рН 5,6) и нейтральной (рН 7,3) областях. Значительное влияние на протеолитическую активность в листьях оказывают условия минерального питания. Наибольшая активность протеаз наблюдалась у кукурузы при низком уровне питания, а более интенсивный отток азота (по абсолютным значениям) из листьев — при среднем уровне. Но независимо от условий минерального питания у всех растений

максимальным оттоком азотистых веществ характеризовался лист, в пазухе которого формировался репродуктивный початок. Изоляция початка, хотя и не снижала в листьях активности гидролитических ферментов, все же замедляла отток азота.

Образование белкового комплекса семян происходит за счет не только азотистых веществ, оттекающих из вегетативных органов, но и азота, поглощаемого корневой системой в репродуктивный период. При этом доля последнего может заметно различаться в зависимости от генетической природы культуры, условий азотного питания и пр. На кафедре были проведены опыты с кукурузой (гибридом КВС-701) и тремя сортами яровой пшеницы (Московской 35, Ленинградской и Саратовской 29), в листьях которых, помимо протеазной активности, определяли активность нитратредуктазы, обеспечивающей восстановление поглощенного нитрата в репродуктивную фазу развития.

Согласно полученным данным, уровень активности нитратредуктазы в листьях — генетически обусловленный признак. В период от цветения до начала восковой спелости зерна удельная нитратредуктазная активность в листовых пластинках пшеницы была в несколько раз выше, чем у кукурузы. Однако последней свойственна более высокая интенсивность накопления азота до начала его видимой реутилизации. Общей же для этих растений закономерностью является снижение нитратредуктазной и повышение протеазной активности в листьях по мере их старения, причем первый показатель коррелирует с общим содержанием азота в листе, второй — с полнотой его реутилизации.

У кукурузы наибольшей нитратредуктазной и наименьшей протеаз-

ной активностью отличался лист над початком; обратная картина отмечалась у листа, расположенного ниже початка. У пшеницы высокой активностью обоих ферментов обладал флаговый лист. Обнаружена также суточная ритмика в изменении содержания общего азота, активности нитратредуктазы и протеаз. В листьях как кукурузы, так и пшеницы максимум содержания общего азота приходится на дневной, а нитратредуктазной активности — на дневной и ночной периоды; максимум активности гидролитических ферментов — на светлые часы суток.

Некоторый недостаток азота в среде стимулировал процесс старения листового аппарата у пшеницы (сорта Московская 35), проявляющийся в повышении активности протеаз. Однако внесение азота в нитратной форме в начале образования зерновок задерживало старение листьев и тем самым ослабляло нарастание активности протеолитических ферментов, но стимулировало активность нитратредуктазы. Однако азотные подкормки в репродуктивную фазу все же не снимали полностью отрицательного влияния недостатка азота в предшествующий период.

Определенные различия по уровню нитратредуктазной и протеазной активности листьев выявлены между изученными экотипами яровой пшеницы. В репродуктивный период высокой активностью нитратредуктазы обладали листья сорта Московская 35, а наиболее низкой — сорта Саратовская 29. Сорт Ленинградка занимал промежуточное положение. В то же время листьям Саратовской 29 была свойственна максимальная протеолитическая активность. Сам по себе факт сочетания в листьях этого сорта низкой нитратредуктазной и высокой протеазной активности заслу-

живает внимания, поскольку служит свидетельством того, что у сортов, сформировавшихся в засушливых условиях, основным источником азотистых веществ для зерновок является азот вегетативных органов. У сортов, выведенных для зоны достаточного увлажнения, такими источниками являются и ранее накопленные азотистые соединения, и азот, поступающий в течение репродуктивного периода.

Вопросы перераспределения азота между органами растений в репродуктивный период получили дальнейшее развитие в опытах с кукурузой (гибридом КВС-701) и пшеницей (Московской 35).

При изучении темпов накопления и мобилизации азота в растениях в зависимости от стрессовых воздействий и уровней минерального питания был использован балансировый метод. Установлено, что до молочной спелости накопление азота в зерне существенно отстает от его мобилизации из вегетативных органов. Затем снижение уровня мобилизуемого азота в надземных органах происходит главным образом за счет его оттока в зерно, причем на высоком фоне минерального питания накопление и мобилизация азота осуществляются более равномерно.

Засуха и затопление подавляли поступление азота из питательной среды, что влекло за собой резкое усиление мобилизации азотистых веществ из вегетативных органов, в основном из листьев, но у кукурузы в случае засухи возрастала и роль стебля. Определенный вклад в обеспечение зерна азотом делали обертка и стержень початка, а также корни.

Заметное действие на процесс перераспределения азота оказывал и фотопериод. Сокращение длины дня при низком уровне минерального питания приводило к замедле-

нию темпов мобилизации азота из вегетативных органов обеих культур. На фоне высокого уровня питания мобилизация азота возрастала за счет интенсивного его оттока из корней. При низком уровне питания перевод пшеницы на непрерывное освещение приводил к отрицательному балансу азота, тогда как на фоне высокого уровня он был положительным.

Таким образом, анализ полученного в опытах материала позволяет заключить, что процессы реутилизации азотистых веществ вегетативных органов растений и использование поступающего в репродуктивную фазу нитратного азота находятся в тесной связи с активностью соответственно протеаз и нитратредуктазы. В свою очередь, деятельность этих ферментов и последующая мобилизация азота для образования белкового комплекса зерна регулируются процессами старения листьев и организма, положением листа по отношению к генеративным органам, аттрагирующей способностью зерновок и складывающимися в указанный период условиями среды.

В заключение остановимся на работах, в которых затрагиваются некоторые аспекты ценоотических взаимодействий растений, водного режима и физиологии устойчивости сельскохозяйственных культур к неблагоприятным факторам среды.

В вегетационных опытах с подсолнечником (сортов Смена и Одесский 63) и яровой пшеницей (сорта Московская 21) разные модели ценоотического взаимодействия растений создавались путем варьирования их загущения, объема питательного раствора, световых условий. Обнаружены как видовые различия, так и общие для изучаемых растений закономерности в их адаптационных изменениях при ценоотическом взаимодействии. У яровой

пшеницы как кустящегося растения основной реакцией на загущение являются ослабление побегообразования и снижение поглощающей активности корней. У подсолнечника в этих условиях уменьшается доля корней в общей биомассе, но усиливается их поглотительная деятельность, что обеспечивает повышенную концентрацию макроэлементов в побегах и усиленный рост стебля. Общие закономерности следующие: ослабление ценоотических взаимодействий растений при высоком уровне минерального питания; зависимость удельной поглощающей активности корней от соотношения роста разных органов; проявление сильного отрицательного действия загущения растений на удельную поглощающую деятельность корней и концентрацию макроэлементов в их органах в определенных периоды ценоотических взаимодействий. В целом полученные результаты свидетельствуют о том, что при формировании оптимальных агроценозов и определении норм удобрений необходимо учитывать степень, характер и продолжительность ценоотического взаимодействия растений.

Вопросы устойчивости растительного организма и его отдельных органов к изменению внешних условий занимали в исследованиях кафедры и лаборатории существенное место. В частности, изучалась реакция на обезвоживание листьев трех сельскохозяйственных культур — фасоли (сорта Мотольская белая), подсолнечника (сорта Одесский 63) и кукурузы (гибрида Пионер) — в зависимости от их возраста и функционального состояния. Критерием устойчивости к кратковременному обезвоживанию служил достаточно объективный тест — изменение проницаемости растительной ткани, учитываемое по выходу из нее электролитов.

Установлено, что под действием нарастающего обезвоживания клеточная проницаемость листьев изменяется волнообразно, т. е. характер реакции растений соответствует в этом случае общему реагированию живых систем на повреждающее воздействие. Выявлена также неодинаковая реакция на обезвоживание у листьев разных ярусов. В условиях прогрессирующего обезвоживания выделение электролитов из тканей верхних листьев существенно меньше, чем из расположенных ниже, и временной ход данного процесса отличается относительной стабильностью. Последнее свидетельствует о большей их устойчивости к обезвоживанию. С возрастом листа его устойчивость к обезвоживанию падает независимо от яруса. В репродуктивный период при действии нарастающего обезвоживания низким уровнем и стабильным характером временного хода выделения электролитов характеризуются листья, обслуживающие развивающееся соцветие. Повышенные адаптационные способности указанных листьев имеют важное биологическое значение в связи с этой их функцией.

Обнаружены видовые различия растений по способности листьев переносить обезвоживание. У фасоли наблюдались самый высокий уровень выделения электролитов, значительные колебания проницаемости и быстрое наступление резкого необратимого подъема во временном ходе изучаемого процесса; у подсолнечника все это было выражено в меньшей степени; у кукурузы отмечались относительно слабые изменения уровня проницаемости клеточных мембран листьев.

Переходя к работам, в которых изучались электрические реакции растений, необходимо подчеркнуть, что они являются дальнейшим развитием исследований по электрофизиологии,

начатых кафедрой и лабораторией еще в 50-х годах. В рассматриваемых здесь работах исследовались главным образом электрические характеристики растений при действии экстремальных факторов среды: гипогравитации, низких положительных температур, пониженной освещенности и почвенной засухи. Показано, что при действии этих факторов происходит падение разности биоэлектрических потенциалов между нижней и верхней частями растений, значение которой коррелирует со степенью угнетенности организма. Таким образом, можно считать твердо установленным, что падение градиента вдоль оси побега относится к числу общих реакций растений на действие стрессовых факторов. Последующее восстановление аксиальной разности биопотенциалов естественным путем до уровня, свойственного растениям, произраставшим в благоприятных условиях, приводит к значительному улучшению жизнедеятельности организма и повышению его продуктивности.

Эти оригинальные исследования послужили теоретической основой для разработки практических приемов повышения адаптационных свойств растений и улучшения их состояния. Восстановление градиента биопотенциалов до нормы достигается с помощью пропускания слабых электрических токов физиологического уровня. При этом максимальный стимулирующий эффект получается в случаях, когда разность биопотенциалов между основанием и верхней частью растения поддерживается на уровне —50...—100 мВ. Разработанные способы малоэнергоемких режимов электромагнитной стимуляции растений прошли апробацию при выращивании овощных культур (томатов, огурцов) в условиях тепличного производства, и по ним

получены авторские свидетельства. Особенно широкое использование прием электростимуляции может найти при укоренении черенков, ускоренном размножении и в селекционном процессе.

Представляют интерес результаты изучения адаптации растений к недостатку кислорода в корнеобитаемой среде, возникающему обычно при переувлажнении и уплотнении почвы. В модельных опытах с люцерной сортов Северная гибридная 69, Славянская местная и Ташкентская и кукурузой гибридов КВС-701, Днепровский 247 МВ показано, что даже при кратковременном затоплении угнетаются ростовые процессы и задерживается развитие растений, изменяется уровень дыхания, снижается общее содержание ионов и нарушается их распределение по органам. Наиболее резко реагирует корневая система, вследствие чего возрастает отношение побег : корни. При этом последствия избыточного увлажнения сохраняются в течение длительного времени, что выражается в замедленном росте растений, повышенной интенсивности дыхания корней и листьев, ослаблении способности противостоять действию других неблагоприятных факторов (засухи). В конечном итоге адаптация люцерны и кукурузы в основном осуществляется за счет формирования новых ярусов придаточных корней, интенсификации дыхания листьев и повышения удельной активности корней в период репарации.

Одним из направлений научной работы коллектива кафедры было теоретическое обоснование применения синтетических регуляторов роста для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур к отрицательным температурам и полеганию. В полевых условиях уста-

новлено, что применение хлорхлинхлорида в посевах клевера красного на высоких фонах питания повышает выживаемость растений. Под влиянием ретарданта у растений подавлялось апикальное доминирование в период интенсивного роста и тем самым создавались условия для закладки новых точек роста и образования побегов. Кроме того, у обработанных растений в осенний период отмечалось усиление дыхания корневой системы, что, по-видимому, благоприятствовало осуществлению репарационных и регенерационных процессов и повышению адаптационной способности к неблагоприятным внешним условиям.

Обработка люцерны (сортов Северная гибридная и Славянская местная) хлорхлинхлоридом, вызывая торможение роста надземных органов, стимулировала рост корней, увеличивала термостабильность фотосинтеза и дыхания, обуславливая тем самым накопление защитных веществ в зоне корневой шейки. Это в конечном итоге способствовало возрастанию морозостойкости растений.

В полевых опытах осенняя обработка ретардантом травостоя люцерны повышала ее зимостойкость и жизнеспособность и увеличивала урожай. При этом оптимальным сроком применения хлорхлинхлорида оказалась третья декада сентября. Особенно значительное повышение зимостойкости и урожайности люцерны от обработки ретардантом отмечено в условиях, неблагоприятных для зимовки и вегетации.

При изучении действия отдельных ретардантов (хлорхлинхлорида, кампозана, дигидрела) и их смесей на рост, развитие и устойчивость к полеганию разных сортов ячменя было установлено положительное влияние этих препаратов

на общую и продуктивную кустистость растений, интенсивность фотосинтеза боковых побегов, количество зерна с одного растения.

Солеустойчивость сельскохозяйственных культур изучалась в опытах с пшеницей (сорта Безостая 1), кукурузой (гибридом КВС-701) и томатом (сорта Пионер). Выявлена зависимость между накоплением и распределением засоряющих ионов (NaCl) и степенью подавления роста растений. При этом увеличение осмотического потенциала в клетках, адекватное степени засоления, обеспечивает поддержание относительно нормального водного и ионного обмена. Обнаруженные различия в поглощении и распределении натрия у подопытных культур позволяют считать, что более высокая солеустойчивость пшеницы, чем у томатов и кукурузы, обусловлена прежде всего «барьерной» функцией ее корневой системы при транслокации иона натрия в надземные органы. Введение в среду $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ стимулировало у всех изученных растений поступление ионов кальция, магния, калия и нитрата, но ослабляло поглощение натрия и хлора. Это свидетельствует о хорошо выраженном антагонизме между катионами Na^+ — Ca^{+2} , Na^+ — K^+ и анионами Cl^- — NO_3^- , который, по-видимому, играет значительную роль в адаптации растений к повышенным концентрациям NaCl в среде.

В содружестве с кафедрой земледелия Тимирязевской академии проводилось изучение действия различных способов обработки дерново-подзолистой почвы на рост, развитие и продуктивность кукурузы (гибрида Днепровский 247) и ячменя (сортов Надя и Зазерский). Показано, что условия, лимитирующие развитие корней (механическое сопротивление), подав-

ляют прежде всего их активность, вследствие чего происходит торможение жизненных процессов в надземных органах. Обнаружена неодинаковая реакция подопытных растений на способы обработки почвы. В частности, у ячменя на фоне поверхностной обработки наиболее интенсивный рост наблюдался до фазы выхода в трубку, а при обычной вспашке — после выхода в трубку. У кукурузы заметное усиление роста отмечено во второй период вегетации.

На основании проведенных исследований разработана камера механического давления, позволяющая в условиях вегетационного опыта создавать необходимую объемную массу и имитировать таким образом уплотнение и разуплотнение субстрата в разные периоды роста растения. Предложен также метод оценки семян сельскохозяйственных культур на силу роста, который позволяет прогнозировать устойчивость растений к давлению корнеобитаемой среды. На этот метод получено авторское свидетельство.

Полная библиография работ коллектива кафедры и лаборатории за последние 10 лет дана в обзоре [78].

Как указывалось выше, основной экспериментальной и учебно-методической базой кафедры является лаборатория искусственного климата. За время своего существования лаборатория сыграла важную роль в осуществлении научных исследований, подготовки аспирантов и переподготовки преподавателей физиологии сельскохозяйственных вузов страны, а также научных работников исследовательских институтов. Сейчас проводится ее реконструкция, с завершением которой лаборатория станет современным научным учреждением академии с широкими экспери-

ментальными и учебными возможностями.

Одновременно на кафедре серьезное внимание уделялось совершенствованию учебного процесса. За последнее десятилетие введена специализация курса физиологии растений для разных факультетов, созданы методические пособия и руководства для самостоятельной работы, широко используются современные технические средства обучения. На лабораторных занятиях и летней практике студенты осваивают новые методы диагностики функционального состояния растений, приобретают навыки исследовательской работы. В течение длительного времени кафедра является базой повышения квалификации преподавателей сельскохозяйственных вузов.

Подводя итог развитию физиологии растений в стенах Тимирязевской академии, можно сказать, что физиологи растений в своей научной и педагогической деятельности всегда следовали известному положению К. А. Тимирязева о том, что это — наука теоретическая, и ее задача состоит не в пассивном следовании запросам практики, а в проникновении в сущность жизненных явлений растительного организма. Только при таком условии физиология растений может выполнять свое главное предназначение — «предвидеть и действовать». В наше время происходит все более глубокое взаимопроникновение наук, что является основой рождения нетривиальных идей, поскольку наиболее перспективные направления, как правило, возникают именно на стыке наук. Действительно, современные знания и идеи в области физиологии растений оказывают большое воздействие на характер и уровень исследований биологических основ высокой про-

дуктивности сельскохозяйственных культур в полевых условиях (И. С. Шатилов и др.), закрытом грунте (Г. И. Тараканов), селекционном процессе (Ю. Б. Коновалов) и биотехнологических работах (В. С. Шевелуха), проводимых в Тимирязевской академии.

В последние десятилетия в сельскохозяйственных вузах в значительной мере принижена роль физиологии растений как науки, здесь она по существу растворена среди других дисциплин. Вместе с тем значение физиологии растений в биологическом образовании агрономических кадров особенно возрастает в настоящее время, когда происходит интенсивное насыщение сельского хозяйства высокопродуктивными сортами, огромным количеством удобрений, регуляторами роста и разнообразными химическими средствами для защиты культурных растений от сорняков, вредителей и болезней. Поэтому необходимо восстановить в сельскохозяйственных высших учебных заведениях положение физиологии растений как фундаментальной науки, признать наличие своего предмета исследования и своей логики развития. Чрезвычайно слабой является также ее материально-техническая база, что, естественно, снижает уровень физиологических исследований. Для развития физиологии растений в сельскохозяйственных вузах большое значение имела бы посылка молодых преподавателей и исследователей на стажировку в зарубежные университеты и институты для подготовки к профессорской и научной деятельности, что было правилом во времена К. А. Тимирязева.

ЛИТЕРАТУРА

1. Беликов П. С. Регуляция скорости фотосинтеза растительным органи-

- мом.— Докл. ТСХА, 1960, вып. 57, с. 5—26.— 2. *Беликов П. С., Авакимова Л. Г.* Фотосинтез, содержание воды и движение устьиц у срезанных листьев фасоли.— Изв. ТСХА, 1965, вып. 1, с. 48—58.— 3. *Беликов П. С., Асафов Г.* Влияние скорости нагрева и охлаждения воздуха на временной ход фотосинтеза.— Изв. ТСХА, 1966, вып. 6, с. 3—12.— 4. *Беликов П. С., Дмитриева М. И., Кириллова Т. В.* Физиолого-биохимическая характеристика ответных реакций растительной клетки на непрерывное действие высокой температуры.— В сб.: Клетка и температура среды / Тр. международного симпозиума по цитозологии. М.—Л.: Наука, 1964, с. 194—196.— 5. *Беликов П. С., Кириллова Т. В.* Интенсивность выделения веществ как показатель функционального состояния растительной клетки.— Изв. ТСХА, 1958, вып. 2, с. 21—38.— 6. *Беликов П. С., Кириллова Т. В.* Динамика выделения веществ как показатель теплоустойчивости растительной ткани.— Изв. ТСХА, 1959, вып. 6, с. 7—18.— 7. *Беликов П. С., Моторина М. В.* Зависимость фотосинтеза от внутренних и внешних условий.— Докл. ТСХА, вып. 139, с. 273—286.— 8. *Беликов П. С., Моторина М. В., Куркова Е. Б.* Интенсивность фотосинтеза у различных видов рода *Triticum*.— Изв. ТСХА, 1961, вып. 5, с. 44—54.— 9. *Беликов П. С., Моторина М. В., Куркова Е. Б.* Кратковременная активация фотосинтеза как проявление раздражимости у растений.— Изв. ТСХА, 1962, вып. 1, с. 47—60.— 10. *Беликов П. С., Моторина М. В., Невская Р. И.* О природе кратковременной активации фотосинтеза.— Изв. ТСХА, 1964, вып. 6, с. 28—36.— 11. *Геллерман Я. М., Литвиненко Л. А., Князев А. Н.* Стимуляция роста томатов периодическими воздействиями сублетальной температурой на корни.— Изв. ТСХА, 1961, вып. 1, с. 38—49.— 12. *Гунар И. И.* Проблема раздражимости растений и ее значение для дальнейшего развития физиологии растений.— Изв. ТСХА, 1953, вып. 2, с. 3—26.— 13. *Гунар И. И., Зюлтикова И. Ф., Паничкин Л. А.* Электрофизиологическое исследование клеток устьичного комплекса традесканции.— Физиол. раст., 1975, т. 22, вып. 4, с. 810—813.— 14. *Гунар И. И., Каменская К. И., Паничкин Л. А., Соколова П. П.* Мембранные потенциалы клеток различных тканей стебля тыквы.— Изв. ТСХА, 1977, вып. 2, с. 209—213.— 15. *Гунар И. И., Каменская К. И., Паничкин Л. А.* Влияние состава внешней среды на потенциалы действия стебля тыквы.— Изв. ТСХА, 1978, вып. 2, с. 16—20.— 16. *Гунар И. И., Крастина Е. Е.* Продолжительность стадии яровизации озимой пшеницы в связи с фазой развития.— Агробиология, 1953, № 1, с. 32—38.— 17. *Гунар И. И., Крастина Е. Е., Петров-Спиридонов А. Е.* Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней.— Изв. ТСХА, 1959, вып. 1, с. 15—34.— 18. *Гунар И. И., Крастина Е. Е., Брюшкова К. А., Беликова Е. М.* О суточной периодичности в синтетической деятельности корней.— Изв. ТСХА, 1960, вып. 5, с. 19—34.— 19. *Гунар И. И., Крастина Е. Е., Рачинский В. В., Сиднюхина Л. А.* Продукты ассимиляции углерода у короткодневных и длиннодневных растений при разных фотопериодах.— Сб.: Проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 330—334.— 20. *Гунар И. И., Маслов А. П., Паничкин Л. А.* Электрофизиологическая характеристика репродукций и комбинационной ценности гибридов озимой пшеницы в связи с морозостойкостью.— Докл. ВАСХНИЛ, 1971, № 9, с. 7—8.— 21. *Гунар И. И., Маслов А. П., Паничкин Л. А.* Влияние термического фактора на потенциал покоя клеток корня озимой пшеницы.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 2, с. 12—19.— 22. *Гунар И. И., Паничкин Л. А.* Биоэлектрическая реакция листа фасоли при действии плазмолитика на корень.— Докл. ТСХА, 1966, вып. 119, с. 185—190.— 23. *Гунар И. И., Паничкин Л. А.* Распространение возбуждения по растению и биоэлектрическая реакция листа на раздражение корня и черенка.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 1, с. 15—32.— 24. *Гунар И. И., Паничкин Л. А.* Водно-ионные потоки и передача возбуждения у растений.— Изв. ТСХА, 1969, вып. 4, с. 3—13.— 25. *Гунар И. И., Паничкин Л. А.* Базипетальное распространение биоэлектрического возбуждения у растений при действии плазмо-

литика на корнях.— Изв. ТСХА, 1969, вып. 6, с. 3—7.— 26. *Гунар И. И., Паничкин Л. А.* О передаче электрического возбуждения у растений.— Изв. ТСХА, 1970, вып. 5, с. 3—9.— 27. *Гунар И. И., Паничкин Л. А.* Биоэлектрические методы оценки морозоустойчивости и жароустойчивости.— Матер. I Всесоюзн. симпозиума по молекулярной и прикладной биофизике растений. Краснодар, 1974, с. 169—28. *Гунар И. И., Паничкин Л. А., Каменская К. И.* Биоэлектрическая реакция эпидермальных и паренхимных клеток гипокотыля тыквы.— Изв. ТСХА, 1977, вып. 4, с. 10—13.— 29. *Гунар И. И., Паничкин Л. А., Маслов А. П.* Оценка морозостойкости и жаростойкости растений по биоэлектрическим реакциям.— Изв. ТСХА, 1971, вып. 5, с. 3—7.— 30. *Гунар И. И., Паничкин Л. А., Тихонов Ф. П.* Биоэлектрическая активность растений подсолнечника и томатов при некоторых видах патогенеза.— Изв. ТСХА, 1974, вып. 5, с. 3—8.— 31. *Гунар И. И., Синюхин А. М.* Электрофизиологическая характеристика раздражимости растений.— Изв. ТСХА, 1959, вып. 4, с. 7—22.— 32. *Земский В. Г.* О ярусной изменчивости листьев у пшеницы.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 3, с. 36—50.— 33. *Земский В. Г., Мутинский Я., Власова О. Н.* Возрастные и ярусные изменения водного режима листьев кукурузы.— Докл. ТСХА, 1961, вып. 70, с. 75—81.— 34. *Злотникова И. Ф., Паничкин Л. А., Гунар И. И.* Мембранные потенциалы клеток эпидермиса листа традесканции.— Изв. ТСХА, 1977, вып. 3, с. 10—14.— 35. *Крастина Е. Е.* Влияние температуры на фотопериодическую реакцию горчицы, яровой пшеницы и овса.— Изв. ТСХА, 1963, вып. 5, с. 37—46.— 36. *Крастина Е. Е.* Биологические часы (основные понятия и терминология).— Изв. ТСХА, 1966, вып. 3, с. 3—16.— 37. *Крастина Е. Е.* О влиянии внешних условий на параметры циркадных ритмов и биологические часы у растений.— В сб.: Колебательные процессы в биологических и химических системах / Труды Всесоюзн. симпозиума по колебательным процессам в биологических и химических системах.— Пушкино-на-Оке, 21—26 марта 1966. М.: Наука, 1967, с. 351—366.— 38. *Крастина Е. Е.* Влияние температуры и интенсивности непрерывного освещения на циркадный ритм движения листьев фасоли.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 6, с. 10—18.— 39. *Крастина Е. Е.* Реакция растений на длину светотемновых циклов и ее зависимость от температуры.— Изв. ТСХА, 1968, вып. 1, с. 15—29.— 40. *Крастина Е. Е.* Градиенты концентрации калия, кальция и магния по вертикальной оси побега разных растений.— Изв. ТСХА, 1973, вып. 2, с. 3—11.— 41. *Крастина Е. Е.* Фотопериодическая реакция растений яровой твердой пшеницы при выращивании их в условиях искусственного освещения.— С.-х. биол., 1984, № 5, с. 67—71.— 42. *Крастина Е. Е., Гунар И. И.* О специфичности фотопериодической реакции организмов на короткий и длинный день.— Изв. ТСХА, 1962, вып. 4, с. 53—63.— 43. *Крастина Е. Е., Ковриго Н. М., Гунар И. И.* О связи фотопериодической реакции периллы и яровой пшеницы со свойством хронометрии.— Изв. ТСХА, 1962, вып. 6, с. 32—48.— 44. *Крастина Е. Е., Лосева А. С.* Изменение циркадного ритма движения листьев фасоли при остром дефиците азота, фосфора и магния.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 2, с. 3—8.— 45. *Крастина Е. Е., Лосева А. С.* Малая изменчивость градиентов концентрации калия, кальция и магния в листовой серии и стебле растений при снятии апикального доминирования.— Изв. ТСХА, 1973, вып. 3, с. 3—13.— 46. *Крастина Е. Е., Лосева А. С.* О некоторых закономерностях накопления катионов растением.— Изв. ТСХА, 1974, вып. 2, с. 8—15.— 47. *Крастина Е. Е., Лосева А. С.* Устойчивость циркадного ритма движения листьев фасоли при исключении калия из питательного раствора.— Изв. ТСХА, 1978, вып. 2, с. 9—15.— 48. *Крастина Е. Е., Лосева А. С.* Движение листьев фасоли при сильном уменьшении концентрации калия в листовых подульках.— Изв. ТСХА, 1979, вып. 6, с. 3—7.— 49. *Леман В. М.* Исследования по светокультуре растений в Тимирязевской академии.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 1, с. 3—14.— 50. *Леман В. М.* Культура растений при электрическом свете. М.: Колос, 1971.—

51. Леман В. М. Курс светокультуры растений. М.: Высшая школа, 1976.—
52. Леман В. М., Новикова Г. М. О фотофосфорилирующей активности фотосинтетического аппарата огурцов при длительном затемнении.— Изв. ТСХА, 1973, вып. 1, с. 3—8.—
53. Леман В. М., Парфенова Л. С. Последствие интенсивности и спектрального состава света на устойчивость растительных пигментов в темноте.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 5, с. 3—12.—
54. Леман В. М., Третьяков Н. Н. Об исследовании роста и развития растений в контролируемых условиях.— Изв. ТСХА, 1981, вып. 3, с. 3—12.—
55. Можяева Л. В. Неосмотическая природа корневого давления растений.— Изв. ТСХА, 1991, вып. 5, с. 69—81.—
56. Моторина М. В., Карманов В. Г., Беликов П. С. Сопряженность интенсивности видимого фотосинтеза с движением воды по растению.— Докл. ТСХА, 1965, вып. 115, с. 171—176.—
57. Паничкин Л. А. Автоколебания биоэлектрических потенциалов у листовой подушечки фасоли.— Докл. ТСХА, 1966, вып. 119, с. 191—195.—
58. Паничкин Л. А., Рузавин Ю. Н. Зависимость биоэлектрических потенциалов корней пшеницы и фасоли от соотношения калия и кальция в питательном растворе.— Докл. ТСХА, 1968, вып. 138, с. 63—68.—
59. Паничкин Л. А., Цимбалист Т. Л. Влияние среды выращивания на ответные биоэлектрические реакции двух сортов ячменя разной жаростойкости.— Докл. ТСХА, 1972, вып. 177, с. 157—159.—
60. Петров-Спиридонов А. Е. Применение полярографического метода в физиологических и агрохимических исследованиях (определение нитратов, фосфатов, калия и кальция).— Изв. ТСХА, 1958, вып. 3, с. 223—228.—
61. Петров-Спиридонов А. Е. Разделение ионов калия, натрия, кальция и магния методом бумажной хроматографии.— Изв. ТСХА, 1959, вып. 1, с. 229—231.—
62. Петров-Спиридонов А. Е. О распределении и реутилизации кальция в растениях.— Изв. ТСХА, 1962, вып. 5, с. 73—82.—
63. Петров-Спиридонов А. Е. Защитная роль ионов кальция при действии неблагоприятных факторов внешней среды.— Изв. ТСХА, 1963, вып. 3, с. 72—82.—
64. Петров-Спиридонов А. Е. Реутилизация отдельных фракций кальция в растениях.— Изв. ТСХА, 1964, вып. 2, с. 131—137.—
65. Петров-Спиридонов А. Е. Изменение ионных отношений между калием и кальцием в растениях при повреждающем воздействии.— Изв. ТСХА, 1965, вып. 4, с. 63—70.—
66. Петров-Спиридонов А. Е. Резервы подвижного кальция в растениях.— Изв. ТСХА, 1966, вып. 4, с. 14—21.—
67. Петров-Спиридонов А. Е. О механизме перераспределения кальция в растениях.— Изв. ТСХА, 1966, вып. 2, с. 16—21.—
68. Петров-Спиридонов А. Е. Интенсивность дыхания корней в зависимости от соотношения калия и кальция в среде.— Изв. ТСХА, 1967, вып. 3, с. 28—35.—
69. Петров-Спиридонов А. Е. Рост растений и распределение катионов по органам на фоне высокой концентрации питательных солей при варьировании К:Са в среде.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 6, с. 6—15.—
70. Рачинский В. В. Применение радиохроматографического метода в биохимических исследованиях.— Изв. ТСХА, 1954, вып. 3, с. 161—174.—
71. Рачинский В. В. Метод определения поглощения и выделения меченой двуокиси углерода растениями.— Физиол. раст., 1955, т. 2, вып. 2, с. 182—186.—
72. Рачинский В. В., Кравцова Б. Е., Князютова Е. И. О влиянии интенсивности света на фосфорный обмен яровой пшеницы в различные периоды ее онтогенеза.— Биохимия, 1954, т. 19, вып. 5, с. 513—520.—
73. Рачинский В. В., Синюхина Л. А. Применение изотопного метода в исследовании влияния интенсивности света на поступление минеральных веществ в растения.— Изв. ТСХА, 1956, вып. 2, с. 275—282.—
74. Синюхин А. М., Горчаков В. В. Функциональное значение токов действия высших растений.— Докл. ТСХА, 1963, вып. 8, с. 275—282.—
75. Синюхин А. М., Столярек Я. Изменение ритмических колебаний биопотенциалов в онтогенезе колеоптиля кукурузы.— ДАН СССР, 1961, т. 137, № 3, с. 725—727.—
76. Тимирязев К. А. Избр. соч. Т. I. М.: Огиз — Сельхозгиз, 1948.—
77. Тимирязев К. А. Избр. соч. Т. II. М.: Огиз — Сельхозгиз, 1948.—
78. Третьяков Н. Н., Земский В. Г. Итоги исследования физиологических основ продуктивности

растений на кафедре физиологии растений.— Изв. ТСХА, 1990, вып. 5, с. 144—160.— 79. Шиманьева Т. Н., Леман В. М. Влияние временной темноты на морфогенез томатов и содержание нуклеиновых кислот в апикальной меристеме.— Изв. ТСХА, 1970, вып. 2, с. 25—32.— 80. Шиманьева Т. Н., Леман В. М. О влиянии условий минерального пита-

ния на устойчивость растений к длительной темноте.— Изв. ТСХА, 1972, вып. 4, с. 3—9.— 81. Якушкин Н. И., Кравцова Б. Е., Новоселова Г. А. Влияние температуры на рост и передвижение веществ у томатов.— ДАН СССР, 1953, т. ХСІ, № 4, с. 969—972.

Статья поступила 12 ноября 1992 г.