

УДК 581.112+581.17

## ЭНДОГЕННЫЕ ОСЦИЛЛЯЦИИ И РЕЗОНАНСНЫЕ ЭФФЕКТЫ В УСЛОВИЯХ РИТМИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ПАРАМЕТРОВ СРЕДЫ КОРНЕОБИТАНИЯ РАСТЕНИЙ

С. Н. ШАБАЛА, В. А. ШЕВЧЕНКО, С. Н. МАСЛОБРОД, Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ

(Кафедра физиологии растений)

У растений кукурузы и томатов отмечены случаи возникновения эндогенной ритмики биоэлектрических потенциалов (БЭП) листьев с периодами 4—8 мин, не затухающие в течение нескольких часов. Увеличение давления корневого субстрата подавляло осцилляторную активность растений. С помощью системы фитометрических преобразователей установлено, что результирующие колебания БЭП обусловлены ритмическим характером поглощения воды корневой системой. Показано, что зависимость ответной биоэлектрической реакции листьев от частоты ритмического воздействия (в минутных диапазонах) на корни носит отчетливо выраженный резонансный характер. Максимальная амплитуда колебаний наблюдалась при периодах ритмических воздействий 6 мин. Высказано предположение, что обнаруженные эффекты обусловлены наличием метаболически активной компоненты корневого давления, регуляция которой осуществляется по принципу обратной связи.

Растительный организм представляет собой целостную интегрированную систему, обладающую сложной иерархической структурой функционального объединения отдельных физиологических механизмов и координации его приспособительной деятельности. Поддержание гомеостаза растительного организма предполагает наряду с существованием пространственно соподчиненных механизмов физиологической регуляции на различных уровнях организации наличие системы их временной организации, основу которой составляют колебательные процессы [3, 13].

Диапазон осцилляторной активности живых организмов, в том числе и растений, чрезвычайно широк. Ритмические процессы наблюдаются уже на субклеточном уровне

(конформационные колебания макромолекул, периодические изменения объема и формы органелл и др.) и присущи всем без исключения уровням организации вплоть до ценотического. В свою очередь, на каждом уровне организации существует целый спектр ритмической активности [18, 23].

Ранее было показано [15, 16], что описание закономерностей возникновения и распространения светоиндуцированных колебаний биопотенциалов (БЭП) в растительных организмах возможно в рамках предлагаемой нами осцилляторной модели. Согласно этой модели целостное растение на организменном уровне рассматривается как ансамбль нелинейных связанных макроосцилляторов, каждый из которых (отдельные части и органы расте-

ния) представляет собой систему связанных осцилляторов более низкого уровня.

Поскольку не только биоэлектрические характеристики растений, но и большинство других физиологических процессов регулируется по принципу обратной связи, было бы справедливым рассмотреть в рамках предложенной модели закономерностей временной организации любых регуляторных систем растения. В частности, значительный интерес представляет изучение зако-

номерностей временной организации метаболизма корневой системы.

### Методика

Объектом исследований являлись растения кукурузы — гибрид М385 — и томатов сорта Ореанда в возрасте от 10 до 30 дней.

Кукурузу выращивали в установках искусственного климата типа KTLK-1250 на искусственной корнеобитаемой среде с момента прорастания семян. Максимальная

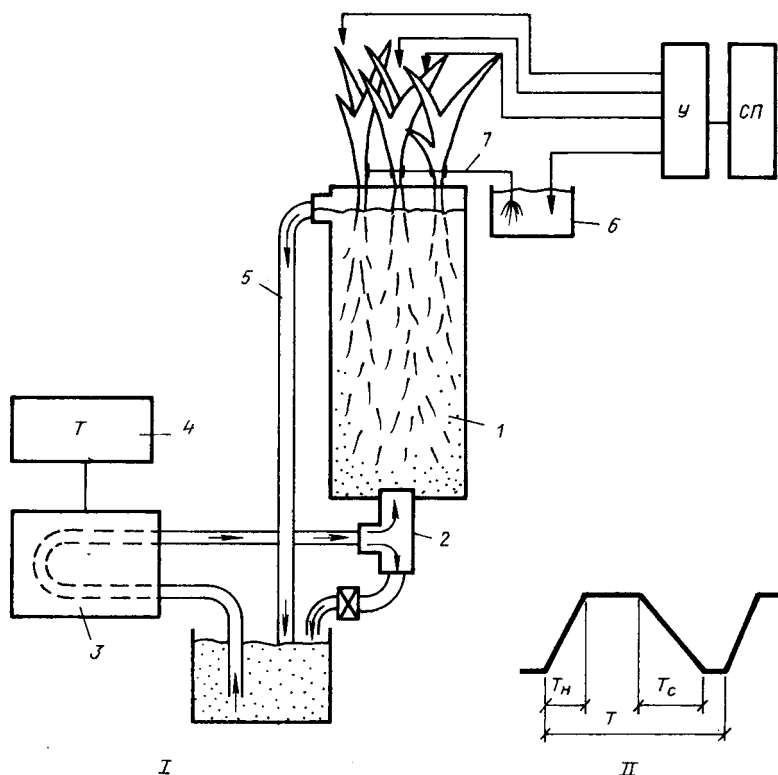


Рис. 1. Схема установки для ритмической подачи питательного раствора на корни растений (I) и форма внешнего ритмического воздействия (II).

$T_n$  — время наполнения;  $T_c$  — время слива;  $T$  — период воздействия; У — усилитель; СП — самопишущий милливольтметр. Остальные обозначения приведены в тексте.

освещенность на уровне листьев составляла 120 Вт/м<sup>2</sup>.

Томаты выращивали в теплице при нормальных условиях (температура днем 26°, ночью 22 °С, относительная влажность воздуха 70 %, продолжительность фотопериода 16 ч) в лизиметрах (смесь почва — песок — торф 3:1:1). За 2 дня до опыта растения выкапывали и помещали в экспериментальную установку, содержащую искусственную корнеобитаемую среду (стеклянные гранулы диаметром 2—3 мм). В качестве питательного раствора при этом применяли периодически аэрируемую полную смесь Кнопа.

В опытах использовали экспериментальные установки двух типов. Установка первого типа была предназначена для периодической подачи и слива питательного раствора от корней растений (рис. 1). При этом растения находились в цилиндрическом резервуаре 1 объемом 400 см<sup>3</sup>, заполненном искусственным субстратом. Подачу и слив раствора осуществляли через штуцер 2 в нижней части резервуара 1. Для периодической подачи раствора использовали перистальтический насос «Peripump «D» 3, управляемый таймером 4 СТЦ-1. С помощью сливной трубки 5 в резервуаре поддерживался постоянный уровень раствора. Рабочий объем циркулирующей в установке жидкости — 120 см<sup>3</sup>, скорость подачи раствора — 60—70 мл/мин, скорость слива — 40—50 мл/мин. При продолжительности периодов меньше 4 мин скорость подачи и слива увеличивали соответственно вдвое.

Другой тип экспериментальной установки предназначался для создания периодически изменяющихся давлений на корнях растений. Применалась разработанная в Тимирязевской академии камера корневого давления [17]. Диапазон исполь-

зуемых в опытах значений корневых давлений составлял 0—160 кПа. Форма ритмически изменяющегося внешнего фактора при этом была близка к прямоугольной.

Эксперименты проводили в лабораторных условиях специализированного проблемно-ориентированного информационно-измерительного комплекса «Биотрон» ИЭГ АН республики Молдова. Регистрируемыми параметрами являлись: биоэлектрический потенциал (БЭП), разность температур лист — воздух, скорость роста, интенсивность водного потока через стебель и черешок, параметры среды — температура и относительная влажность воздуха, интегральная облученность. Динамику физиологических характеристик изучали при помощи фитометрической системы типа ИСР-4 с использованием первичных фитометрических преобразователей, разработанных в КБ «Биоприбор» ЦАМ АН республики Молдова [5].

Биопотенциалы отводили с помощью неполяризующихся хлорсеребряных электродов типа ЭВЛ-1МЗ или ЭХСВ-1 со специальными переходными насадками по стандартной методике [15]. Референтный электрод при этом перемещался в промежуточную емкость 6 (рис. 1) и контактировал со стеблями растений посредством хлопчатобумажного фитилька 7, закрепленного на изоляционной подложке в месте, расположенном на 2—3 см выше уровня раствора в резервуаре 1. Показания в лабораторных условиях регистрировали с помощью самописущего милливольтметра КСП-4, который для согласования подключали к измерительным электродам через рН-метр ТУР № 5170.

Статистическая обработка экспериментальных данных осуществлялась с помощью программы однофакторного дисперсионного анализа

на ПЭВМ «Commodore-64». Значения амплитуд колебаний определяли по методу эквивалентных синусоид [15].

## Результаты

У 10—20-дневных проростков кукурузы отмечены случаи возникновения эндогенной ритмической активности БЭП листьев с периодами 4—8 мин. Фактором, инициирующим запуск эндогенных автоколебаний, являлось, как правило, резкое кратковременное изменение одного из внешних факторов (свет, давление корневого субстрата).

На рис. 2 (вверху) показано возникновение незатухающих эндогенных осцилляций БЭП листьев кукурузы при импульсном изменении давления среды корнеобитания (длительность импульса — 2—2,5 мин, максимальное развиваемое давление корневого субстрата 150 кПа). Ответная биоэлектрическая реакция имела отчетливо выраженный периодизм. Колебательный характер реакции сохранялся на протяжении всего опыта (в течение нескольких часов).

Эндогенная ритмическая активность отмечалась нами также в опытах с периодической подачей на корни питательного раствора (рис. 2, внизу). В этом случае эндогенные осцилляции БЭП с периодом в 3—5 мин накладывались на индуцированные внешним фактором (циклическостью подача — слив раствора) более медленные 20-минутные колебания.

Увеличение давления корневого субстрата приводило к подавлению эндогенной осцилляторной активности кукурузы (рис. 3). Переходная биоэлектрическая реакция носила здесь типичный аперiodический характер (кривая 2). В то же время у контрольных растений ритми-

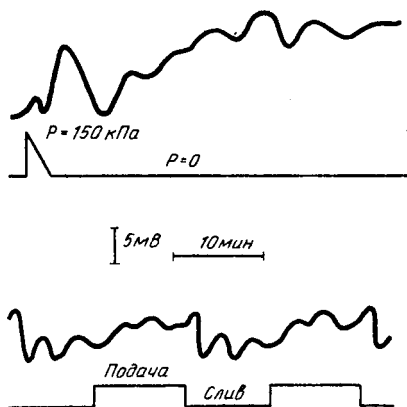


Рис. 2. Возникновение незатухающих эндогенных осцилляций БЭП листьев кукурузы при импульсном изменении давления среды корнеобитания (вверху) и суперпозиция эндогенных автоколебаний БЭП листьев 10-дневных проростков кукурузы и колебаний, индуцированных ритмической подачей питательного раствора на корни.

ческий характер изменения БЭП сохранялся на протяжении 16 ч опыта (кривая 1). Период наблюдаемых автоколебаний 6—8 мин.

Аналогичные закономерности были обнаружены нами и при непосредственном изучении влияния

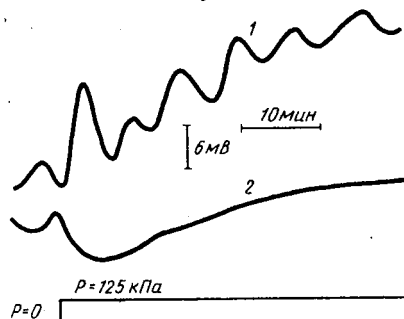


Рис. 3. Подавление эндогенной осцилляторной активности корней кукурузы под давлением.

1 — контроль; 2 — скачкообразное увеличение давления от 0 до 125 кПа.

уровней корневого давления на динамику параметров водного и температурного режимов растений и скорость их роста.

Увеличение давления корнеобитаемой среды приводило к уменьшению размаха циркадианной ритмичности интенсивности транспирации (об изменении последней судили по разности температур лист — воздух). При этом отмечалось также значительное снижение скорости роста по сравнению с контролем (таблица).

Характерной особенностью динамики водного режима растений являлось наложение на суточный цикл поглощения воды серии мелких изменений скорости водного потока через стебель. Поскольку указанная ритмичность (период 5—7 мин) могла быть обусловлена процессами термостатирования установки искусственного климата (флуктуациями температуры в близком диапазоне периодов с амплитудой 0,5—0,6 °С), нами была проведена серия кратковременных опытов при отключенной климокамере, в которой на период проведения экспериментов (не больше 1 ч) сохранялись

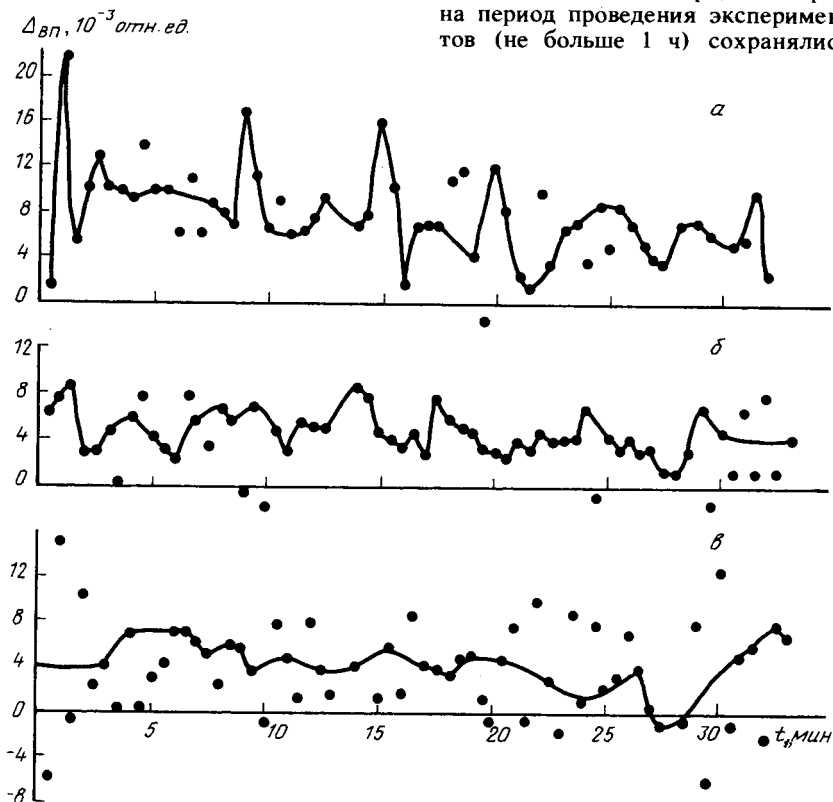


Рис. 4. Подавление автоколебательного характера поглощения воды корнями кукурузы при увеличении давления корнеобитаемой среды.

а — контроль, б — давление 50 кПа; в — 150 кПа. По оси ординат — изменение скорости водного потока через стебель растений.

однородные температура и газовый состав.

В этих опытах был зарегистрирован автоколебательный характер поглощения воды корнями кукурузы (рис. 4). Изменения скорости водного потока имели отчетливо выраженную ритмичность (период 6,1—1,1 мин). Увеличение давления корневого субстрата приводило к уменьшению амплитуды колебаний водного потока (рис. 4, б) по сравнению с контролем. При высоких значениях корневого давления (150 кПа) ритмический характер поглощения воды практически исчезал (рис. 4, в) — изменения водного потока осуществлялись нерегулярно. В то же время снижались абсолютные значения скорости поглощения воды (от  $9 \cdot 10^{-3}$  отн. ед. в контроле до  $4 \cdot 10^{-3}$  при давлении 150 кПа).

Таким образом, отмеченные выше случаи эндогенной осцилляторной активности в растениях кукурузы свидетельствуют о наличии цепей обратных связей в системах регуля-

Размах колебаний линейного роста, интенсивности водного потока и градиентов температур растений кукурузы в возрасте 14 дней при давлении корнеобитаемой среды 70 кПа (числитель) по сравнению с контролем (знаменатель)

Параметр	Тип датчика	Размах колебаний
Интенсивность водного потока через стебель, $10^{-3}$ отн. ед.	ИВП-4	$\frac{28 \pm 11,3}{24 \pm 2,1}$
Разность температур лист — воздух, °С	ИРТ-3	$\frac{1,95 \pm 0,26}{1,17 \pm 0,42}$
Скорость роста, мкмоль/га	АС-3	$\frac{0,55 \pm 0,2}{0,17 \pm 0,09}$

ции функционирования корневой системы. Это позволяет рассматривать последнюю в рамках развиваемой нами осцилляторной модели [16] как некий макроосциллятор с присутствующим ему спектром ритмической ак-

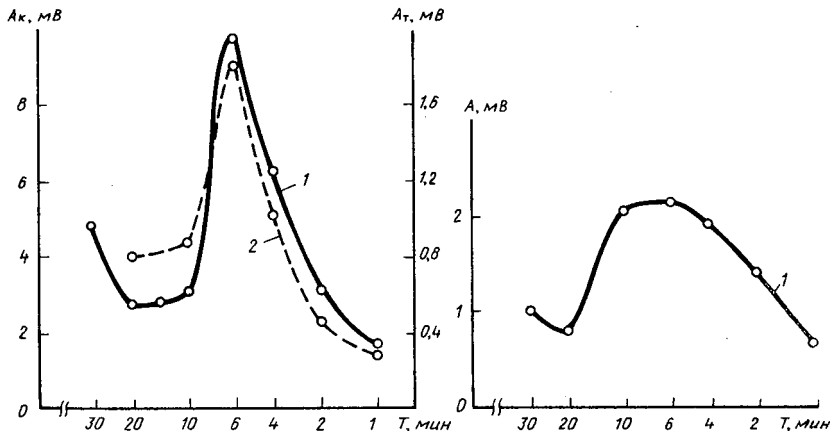


Рис. 5. Зависимость амплитуды колебаний БЭП листьев растений при ритмическом изменении параметров среды корнеобитания в случае подачи питательного раствора (слева) и при ритмическом изменении давления субстрата (80 кПа); 1 — кукуруза, 2 — томаты (ось ординат справа). По оси абсцисс отложена длительность цикла ритмического воздействия.

тивности. Для выявления временных характеристик систем регуляции метаболизма корней нами был использован прием тестирования растений путем изменения параметров среды корнеобитания в минутном диапазоне периодов.

На рис. 5 (слева) показана зависимость амплитуды колебаний БЭП листьев растений при ритмической подаче на корни питательного раствора у кукурузы (кривая 1) и томатов (кривая 2).

С увеличением периода ритмического воздействия на корни наблюдается резкий рост амплитуды индуцированных колебаний БЭП. Обе зависимости носят отчетливо выраженный резонансный характер. Максимальная амплитуда результирующих колебаний БЭП соответствует периоду 6 мин (совпадает для обеих культур). Вместе с тем для кукурузы характерно также наличие дополнительного максимума в области низких частот (период 30 мин). Коэффициент диссипации  $\gamma$ , определяемый по ширине резонансной кривой в точках половинной мощности [9], примерно одинаков для обеих кривых и составляет  $9-11 \cdot 10^{-3}$ .

При ритмических изменениях значений корневого давления (прямоугольные импульсы различной длительности в диапазоне от 0 до 80 кПа) максимальная амплитуда результирующих колебаний БЭП также соответствует периоду 6 мин (рис. 5, справа), однако резонансный характер колебаний выражен не столь отчетливо ( $\gamma=40 \cdot 10^{-3}$ ).

### Обсуждение

*Эндогенная осцилляторная активность.* Автоколебания водного обмена — наиболее изученный класс эндогенных растительных осцилляций. Они зарегистрированы на целых растениях различных видов: фасоли,

перце, подсолнечнике, хлопчатнике, пшенице и др. [6]. При этом период наблюдаемых автоколебаний варьирует от 15 до 80 мин в зависимости от конкретного вида культуры и условий проведения опыта. По мнению большинства авторов, автоколебания водного обмена являются результатом согласования функций целостной системы (растительного организма) и одним из проявлений саморегуляции метаболических процессов [4, 6]. Система регулирования включает несколько уровней и связывает процессы фотосинтеза, транспирации, дыхания, поглощательной деятельности корней.

Согласно этим представлениям, ведущим фактором, обуславливающим возникновение незатухающих автоколебаний, является периодическое изменение устьичной апертуры, т. е. регуляция с участием верхнего концевоего двигателя. Отсюда было бы возможным предположить, что наблюдаемая в наших опытах эндогенная осцилляторная активность БЭП является результатом изменения ионного состава в апопласте в районе замыкающих клеток вследствие функционирования цепи обратной связи «градиент водного потенциала листа — количество  $\text{CO}_2$  в межклетниках». Однако подобное предположение противоречит ряду имеющихся литературных данных и результатам собственных наблюдений.

В самом деле, обращает внимание тот факт, что значения периодов экспериментально наблюдаемых эндогенных осцилляций (4—8 мин) существенно отличаются от аналогичных значений в случае периодических сокращений устьичной апертуры (15—80 мин) [6, 22].

Собственные исследования закономерностей светоиндуцированных колебаний БЭП растений различных видов (кукурузы, фасоли, сои, пшеницы, томата, ячменя, овса, ара-

бидопсиса) показали, что резонансная частота колебаний БЭП, обусловленная резонансной активацией колебаний устьичной апертуры, определяется в основном возрастными особенностями и лежит в диапазоне периодов 15—40 мин [15]. Поэтому, на наш взгляд, более вероятным было бы предположить, что наблюдаемые в опытах быстрые ритмические изменения БЭП (рис. 2) обусловлены периодическими изменениями осмотического потенциала клеток листа вследствие периодического характера поглощения воды корнями.

В настоящее время существуют весьма противоречивые представления о природе корневого давления. Ряд исследователей отрицают участие активного транспорта в поглощении воды корнями [7, 11] и исходят из одной только осмотической природы данного процесса. В то же время ряд данных противоречит таким представлениям [8, 10]. В этих работах показана сложная природа корневого давления и наличие двух составляющих его компонент: энергозависимой метаболической и пассивной осмотической. Обнаружен также автоколебательный (с периодом 3 мин) характер поглощения воды корнями и выделения экссудата [10]. Напомним, что аналогичные результаты получены нами при изучении динамики водообмена с использованием фитометрических преобразователей (рис. 4).

Таким образом, наблюдаемая в наших опытах эндогенная ритмическая активность БЭП листьев кукурузы обуславливается, по-видимому, наличием метаболической составляющей корневого давления, регуляция которой осуществляется по принципу обратной связи.

Подобное предположение объясняет наблюдаемое в наших опытах уменьшение амплитуды колебаний водного потока (рис. 4, б) и по-

давление эндогенной осцилляторной активности БЭП листьев (рис. 3) при увеличении корневого давления. В этом случае, видимо, происходят значительное сокращение апертуры плазмодесм между корневыми клетками и как следствие — резкое сокращение доли метаболической компоненты (симпластный транспорт) в общем значении корневого давления. При больших давлениях корневого субстрата могут произойти механические повреждения плазмодесм и вследствие этого — уменьшение активного транспорта [1].

Обусловленность эндогенной ритмической активности БЭП наличием метаболически активной компоненты корневого давления объясняет наблюдаемую нами суперпозицию эндогенных колебаний БЭП и колебаний, индуцированных ритмической подачей питательного раствора на корни (рис. 2, *внизу*). Аналогичные эффекты описаны в [24]: на медленные ( $T=1$  ч) осцилляции устьичной проводимости листьев накладываются более быстрые ( $T=8$  мин) колебания на одной из их поверхностей. Суперпозиция осцилляции ритмической активности движения листьев фасоли описана в [20]. При этом быстрые (с периодами 12 и 5 мин) колебания листьев накладывались на суточную ритмику (24 ч). По мнению авторов, сопровождающие ритмику движения листьев осцилляции БЭП являлись следствием осмотического поведения клеток листовых подушечек.

*Резонансные эффекты в условиях ритмических изменений параметров среды корнеобитания.* В случае совпадения (или достаточно близкого приближения) частоты ритмического внешнего воздействия к собственной частоте колебаний системы наблюдается резонанс — явление резкого увеличения амплитуды вынужденных колебаний [9].



Как отмечалось ранее, зависимость амплитуды колебаний БЭП от частоты ритмической подачи на корни питательного раствора у кукурузы и томатов носит отчетливо выраженный резонансный характер (рис. 5, *слева*). При этом резонансная частота результирующих колебаний соответствует периоду 6 мин, т. е. совпадает с характерным периодом в случае возникновения эндогенной ритмической активности. Данный факт может рассматриваться как весомый аргумент в пользу существования метаболической активной компоненты корневого давления, поскольку в рамках гипотезы об асимметричной двойной мембране, основанной на неравновесной термодинамике обратного осмоса, резонансные эффекты должны отсутствовать [11].

Имеющихся данных пока недостаточно для однозначного ответа на вопрос о природе резонансной активности БЭП в случае ритмического изменения параметров среды корнеобитания.

С одной стороны, упомянутые выше эффекты могут являться следствием резонансной активации работы сократительных белков, работающих циклическим образом по схеме наполнения клеток водой — выталкивание воды в сосуды ксилемы [8, 10]. Фактором, активирующим их работу, может служить ритмическое изменение концентрации поглощаемого клетками корневой ксилемы при циклической подаче и сливе раствора. Поскольку процесс работы сократительных белков требует затрат метаболической энергии, указанный периодизм (6 мин), вероятно, является некоторым временным оптимумом, синхронизирующим процессы поглощения воды корнями и процессы активации эндогенных АТФ-аз. Аналогичные закономерности были обнаружены, в частности, для цито-

плазматических осцилляций жгутиконосца [14]. С другой стороны, не исключена возможность резонансной активации работы ионных насосов клеток ризодермиса. Так, известно, что ионные каналы с несколькими конформационными состояниями придают мембране свойства нелинейного резонансного электрического контура [12]. Эти свойства связаны с наличием изменяющейся во времени потенциалозависимой проводимости. В случае периодического изменения скоростей конформационных переходов возможны случаи возникновения параметрического резонанса.

В частности, об осцилляторном характере работы  $H^+$  помпы неоднократно сообщалось в работах ряда авторов [19, 21].

Непосредственно ритмический характер поглощения и выделения ионов  $K^+$  и  $Na^+$  ( $T=2\div 8$  мин) у проростков ячменя, пшеницы и гороха был показан в [2]. Здесь видно практически полное совпадение периодичности этих процессов с результатами наших собственных исследований ( $T=6$  мин). Поэтому наблюдаемые нами резонансные эффекты колебаний БЭП, индуцированных периодическими изменениями параметров среды корнеобитания, могут являться следствием резкого усиления переноса воды вслед за резонансной активацией ионного транспорта. На это, в частности, указывает важная роль ионов  $Ca^{2+}$  (стабилизатор мембран) в генерации эндогенных автоколебаний [10].

Резонансный характер ответной биоэлектрической реакции при ритмическом изменении давления среды корнеобитания выражен не так отчетливо (рис. 5, *справа*), хотя характеризуется теми же временными характеристиками.

Представляет интерес присутствие в исследуемой характеристике (рис. 5, *слева*) у растений ку-

курузы дополнительного максимума, соответствующего периоду 30 мин. Ранее нами было показано [15], что его наличие обусловлено особенностями функционирования механизмов устьичной регуляции биоэлектрической активности тканей листа. Подобная бимодальность исследуемых характеристик свидетельствует об относительной независимости систем регуляции метаболизма корневой системы и о возможности селективного воздействия на них. В частности, представляет значительный интерес вопрос о влиянии ритмического изменения параметров среды корнеобитания, приводящего к резонансной активации биоэлектрических характеристик листьев, на процессы роста и развития растений, чему и будут посвящены наши дальнейшие исследования.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Вахмистров Д. Б. Ионный режим растений: эволюция проблемы.— В кн.: Новые направления в физиол. раст. М.: Наука, 1985, с. 214—230.— 2. Гладунов И. М. К вопросу о ритмичности поглощения ионов солей растениями.— В кн.: Физиол. и биохим. раст. Кишинев: Штиинца, 1975, с. 50—61.— 3. Гунар И. И., Крастина Е. Е., Петров-Спирidonov А. Е. Ритмичность поглощающей и выделительной деятельности корней.— Изв. ТСХА, 1957, вып. 4, с. 181—206.— 4. Ермаков Е. И., Мелещенко С. Н. Автоколебательный характер водного обмена как критерий оптимизации параметров внешней среды при выращивании растений в регулируемых условиях.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1988, т. 20, № 4, с. 365—372.— 5. Жакотэ А. Г., Полесская Л. М., Круглицкий Л. В. Исследования адаптивных реакций растений в системе АСНИ Биотрон (метод, рекоменд.)— Кишинев: Штиинца, 1989.— 6. Карманов В. Г., Мелещенко С. Н. Механизм автоколебаний водного обмена в растении.— Биофизика, 1982, т. 27, № 1, с. 144—149.— 7. Клейман Э. И. Водный режим растений при резких изменениях факторов среды.— Автореф. канд. дис. Кишинев, 1988.— 8. Королев А. В., Жолкевич В. Н. Влияние метаболических регуляторов на нагнетающую деятельность корня.— Докл. АН СССР, 1990, т. 310, № 2, с. 507—511.— 9. Крауфорд Ф. Волны. Т. 3.— М.: Наука, 1984.— 10. Лазарева Н. П., Борисова Т. А., Жолкевич В. Н. Об автоколебательном характере нагнетающей деятельности корневой системы.— Докл. АН СССР, 1986, № 3, с. 761—764.— 11. Лялин О. О. К теории транс-клеточного осмоса: обратноосмотическая модель корневой экссудации.— Физиол. раст., 1989, т. 36, № 3, с. 434.— 12. Маркевич Н. И., Сельков Е. Е. Математическая модель резонансного усиления внешних воздействий на мембраны.— Биофиз., 1986, т. 31, вып. 4, с. 662—666.— 13. Марри Дж. Нелинейные дифференциальные уравнения в биологии. Лекции о моделях.— М.: Мир, 1983.— 14. Судницын В. В., Синещев О. А., Литвин Ф. Ф. Связь ритмической активности с дыханием жгутиконосца.— Биофиз., 1986, т. 31, вып. 3, с. 530—531.— 15. Шабала С. Н. Светоиндуцированные колебания биопотенциалов и их связь с некоторыми физиологическими процессами у растений.— Автореф. канд. дис.— Минск, 1989.— 16. Шабала С. Н., Маслoброд С. Н. Осцилляторная модель высшего растения.— Электрон. обраб. материалов, 1990, № 2.— 17. Шевченко В. А. Рост, развитие и продуктивность кукурузы и ячменя при разных способах основной обработки дерново-подзолистой почвы.— Автореф. канд. дис.— М., 1988.— 18. Шноль С. Э. Конформационные колебания макромолекул.— В кн.: Колебательные процессы в биологич. и химич. системах.— М.: Наука, 1967, с. 22—41.— 19. Штальберг Р., Полевой В. В. Изучение природы ритмических колебаний мембранного потенциала клеток колеоптилей кукурузы.— Докл. АН СССР, 1979, т. 247, № 4, с. 1022—1024.— 20. Aimi R., Schibasaki S.— 6<sup>th</sup> Int. Congr. photobiol. Bichem,

1972, p. 193.— 21. *Fisahn T., Mikschl E., Hansen U. P.* J. Exp. Bot., 1986, vol. 37, p. 34—47.— 22. *Tohnsson A., Brogardh T., Holje O.*— *Physiol. plant.*, 1979, vol. 45, N 4, p. 393—398.— 23. *Rapp P. E.*— *Physiol. plant.*, 1984, vol. 61, N 4, p. 541—548.

*Статья поступила 6 сентября 1990 г.*

## SUMMARY

In corn and tomato plants sometimes endogenous rhythmic of bioelectric potentials (BEP) in leaves appears with periods  $T=4-8$  min which continues for several hours. More intensive pressure of root substrate suppressed oscillatory plant activity. It has been found that the resulting BEP oscillations are due to rhythmical nature of water absorption by root system.

Testing the plants by rhythmical changes of root medium parameters in minute ranges of periods has shown that dependence of response bioelectrical reaction of leaves on frequency of rhythmical action on roots is of sharp resonance nature. The peak amplitude of oscillations was observed when periods of rhythmical actions were equal to 66 minutes. The authors believe the revealed effects to be due to the presence of metabolically active component of root pressure, this component being regulated by feedback.