

УДК 633.31:581.1

ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ И ПРОДУКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ЛЮЦЕРНЫ ПОД ДЕЙСТВИЕМ ЗАТОПЛЕНИЯ

Н. Н. ТРЕТЬЯКОВ, Т. В. КАРНАУХОВА, А. Ф. ГАРКАВЕНКОВА

(Кафедра физиологии растений)

Установлено, что у люцерны под влиянием корневой гипоксии в вегетативную и генеративную фазы развития повышается интенсивность дыхания корней, а иногда и надземной части, сокращается поглощение и передвижение ионов. Перенесшие затопление растения становятся более чувствительными к действию другого неблагоприятного фактора — засухи. Затопление в фазу цветения приводит к сильному снижению способности люцерны к отрастанию после скашивания и значительному уменьшению ее продуктивности.

В Советском Союзе значительные площади, занятые хозяйственно полезными растениями, находятся в зонах избыточного увлажнения или подвергаются периодическому затоплению, что наносит ощутимый вред народному хозяйству [4]. Чтобы избежать больших потерь от действия этого неблагоприятного фактора, необходимо детально изучить его влияние на анатомо-морфологическую структуру и функций растений, выявить приспособительные реакции к недостатку кислорода и в конечном итоге вскрыть механизмы устойчивости к анаэробизму на разных уровнях организации растения.

Прошедший в сентябре 1985 г. в Москве Международный симпозиум «Растение и кислородный стресс» показал, что к настоящему времени накоплен большой материал по всем указанным вопросам [16]. Тем не менее единого взгляда на процессы, происходящие в растениях под влиянием недостатка кислорода, и на механизмы, обеспечивающие устойчивость к нему, сейчас нет. Менее всего изучены физиологические параметры растений, находящихся в условиях затопления. А между тем знание физиологии таких растений необходимо для разработки практических мер, направленных на повышение их продуктивности. Прежде всего это относится к тем сельскохозяйственным культурам, которые в силу своих биологических особенностей систематически сталкиваются с явлением гипоксии.

Люцерна — ценное кормовое растение и, будучи многолетним, может оказываться полностью или частично в затопленном состоянии практически во все времена года. Выпадение растений в посевах, снижающее урожай вегетативной массы и семенную продуктивность, несомненно, во многом определяется недостатком кислорода в периоды затопления [15].

Целью нашей работы было изучить действие затопления на физиологические функции и продуктивность люцерны.

Методика

В опытах использовали зимостойкие, различающиеся по происхождению сорта люцерны Северная гибридная 69 и Ташкентская 1.

Растения выращивали в Лаборатории физиологии растений Тимирязевской сельскохозяйственной академии в песчаной культуре на полной питательной смеси Кнопса при искусственном освещении 10 тыс. лк и температуре +20° (Северная гибридная 69) и при естественном

освещении в необогреваемом вегетационном домике (Ташкентская 1). Контрольные растения постоянно находились при 60 % влажности к полной влагоемкости песка. Затопление опытных растений производили водопроводной водой до уровня 2—3 см от поверхности песка в фазу 6-го листа и цветения (соответственно III — IV и IX — X этапы органогенеза [11]). Продолжительность корневого затопления составляла 5 или 10 дней.

После окончания срока затопления оценивали состояние растений по следующим показателям роста и развития: высота надземной части и длина корневой системы, число листьев на главном побеге, сырая и сухая масса надземной части и корней. Изучали наиболее чувствительный к недостатку кислорода процесс — интенсивность дыхания (по поглощению O_2 при 25 °) с помощью аппарата Варбурга. Содержание ионов в отдельных частях и органах растения характеризует их поглощение и передвижение — активные процессы, связанные с энергообеспеченностью. О количестве ионов судили по их выделению из «убитых» органов в бидистиллированную воду путем определения электропроводности образовавшегося раствора

т. Изучали также физиологическое состояние растений, перенесших затопление, при воздействии засухи — другого экстремального фактора, с которым растения могут в дальнейшем встретиться. При этом определяли динамику проницаемости

растительных тканей, отражающую степень деструкции клеточных мембран [3], и степень уменьшения водоудерживающей способности [1]. При 4-часовом обезвоживании (развивающаяся засуха) мы устанавливали временной ход выделения электролитов и динамику водоудерживающей способности у перенесших затопление и контрольных растений по ранее описанным методикам [7].

Конечной задачей наших исследований было выяснить влияние затопления на урожай люцерны. С этой целью опытные и контрольные растения сразу после окончания срока затопления скашивали и определяли сырую и сухую массу. В дальнейшем следили за отращиванием вегетативной массы, повторный укос провели спустя 3 нед. Часть растений после затопления оставили до полного созревания для учета семенной продуктивности.

Полученные данные обработаны статистически [9]. Звездочкой в таблицах отмечены достоверные различия при $P = 0,05$.

Результаты

Затопление вызывает определенное торможение роста и развития люцерны обоих сортов (табл. 1, 2). Обработка полученных данных по критерию Стьюдента показала, что снижение роста и развития опытных

Таблица 1

Рост и развитие люцерны Северная гибридная 69

Показатель (на 1 растение)	Затопление в фазу 6-го листа		Затопление 5 дней в фазу цветения
	5 дней	10 дней	
Высота надземной части, см	33,5±2,6	38,4±1,3*	53,4±1,6*
	39,6±1,3	44,6±1,5	59,4±1,9
Длина корневой системы, см	—	22,8±1,9	26,2±0,7*
	—	24,4±0,98	28,7±0,6
Масса развитого 4—5-го листа, г:	0,088±0,003	0,098±0,007*	—
	0,105±0,009	0,082±0,002	—
сырая	0,014±0,008	0,018±0,003	—
	0,019±0,035	0,012±0,003	—
Масса надземной части, г:	1,319±0,058*	1,209±0,064*	1,956±0,165
	1,686±0,080	1,770±0,070	2,370±0,203
сырая	0,233±0,016	0,225±0,021*	0,373±0,013*
	0,318±0,032	0,338±0,021	0,504±0,015
Масса корней, г:	0,428±0,030*	0,444±0,042*	2,316—0,014*
	0,557±0,032	0,582±0,030	2,564±0,076
сырая	0,073±0,006	0,076±0,013	0,636±0,030
	0,078±0,007	0,079±0,010	0,679±0,008
Число листьев на главном побеге	9,2±0,3*	11,3±0,2	17,4±1,0
	10,8±0,7	12,0±0,4	17,2±0,4

Примечание. Здесь и в табл. 2—4 в числителе — опыт, в знаменателе — контроль.

Рост и развитие люцерны Ташкентская 1

Показатель (на 1 растение)	Затопление в фазу 6-го листа		Затопление 5 дней в фазу цветения
	5 дней	10 дней	
Высота надземной части, см	$23,7 \pm 0,6^*$	$31,6 \pm 1,0$	$68,9 \pm 2,1$
	$25,9 \pm 0,6$	$30,9 \pm 0,6$	$75,8 \pm 3,5$
Длина корневой системы, см	$27,5 \pm 1,3$	$29,0 \pm 1,5^*$	$28,5 \pm 0,9^*$
	$28,0 \pm 1,6$	$35,0 \pm 1,5$	$32,5 \pm 1,5$
Масса развитого 4—5-го листа, г:			
сырая	$0,164 \pm 0,003$	$0,233 \pm 0,005^*$	$0,136 \pm 0,014^*$
	$0,153 \pm 0,004$	$0,186 \pm 0,008$	$0,183 \pm 0,006$
сухая	$0,034 \pm 0,005$	$0,054 \pm 0,005^*$	$0,020 \pm 0,003^*$
	$0,025 \pm 0,006$	$0,039 \pm 0,003$	$0,033 \pm 0,002$
Масса надземной части, г:			
сырая	$1,209 \pm 0,050$	$1,936 \pm 0,083^*$	$6,89 \pm 0,710^*$
	$1,311 \pm 0,081$	$2,236 \pm 0,150$	$9,09 \pm 0,62$
сухая	$0,220 \pm 0,009$	$0,462 \pm 0,022$	$2,36 \pm 0,17$
	$0,217 \pm 0,007$	$0,468 \pm 0,025$	$2,65 \pm 0,16$
Масса корней, г:			
сырая	$0,592 \pm 0,070$	$0,594 \pm 0,060^*$	$3,095 \pm 0,215^*$
	$0,888 \pm 0,090$	$1,291 \pm 0,010$	$5,980 \pm 0,210$
сухая	$0,108 \pm 0,009$	$0,095 \pm 0,007^*$	$0,756 \pm 0,001^*$
	$0,181 \pm 0,001$	$0,192 \pm 0,005$	$1,480 \pm 0,020$
Число листьев на главном побеге	$7,8 \pm 0,4^*$	$10,3 \pm 0,3^*$	$15,3 \pm 17,3$
	$9,4 \pm 0,2$	$11,43 \pm 0,4$	$17,3 \pm 0,7$

растений по сравнению с контролем возрастает с увеличением срока затопления молодых растений. Кроме того, 5-дневное затопление в вегетативную фазу действует на люцерну Северная гибридная 69 несколько слабее, нем в период цветения (табл. 1), так как в последнем случае различия между опытом и контролем достоверны не только по массе, но и по линейным размерам корней и надземной части растений. Возможно, это отражает выработавшуюся в процессе эволюции способность растений противостоять неблагоприятным факторам среды в тот период развития, когда чаще вероятность его проявления. Кроме того, известно, что именно перед цветением у растений понижается общая устойчивость к неблагоприятным условиям («критический период»).

Наиболее сильным было влияние затопления на рост корневой системы. Сырая масса корней опытных растений существенно снижалась по отношению к контролю в обе фазы развития, во все сроки затопления и у обоих сортов. Следовательно, именно этот критерий можно считать лучшим показателем чувствительности люцерны к переувлажнению почвы.

Хорошим диагностическим признаком реакции люцерны на корневую гипоксию, очевидно, является подавление развития листьев на ранних этапах онтогенеза. Однако в дальнейшем количество листьев стабилизируется, и затопление в этот период не может, естественно, изменить их число (табл. 1, 2).

Интересно отметить, что сырая масса 4—5-го листьев при 10-дневном затоплении наиболее развитых в фазу 6-го листа была достоверно больше, чем в контроле, у растений обоих сортов, а сухая масса — только у сорта Ташкентская 1. Ранее нечто подобное нам удалось выявить при изучении влияния затопления на кукурузу. Листовая пластинка развитого листа кукурузы в условиях корневой гипоксии становилась шире, увеличивалась ее площадь по сравнению с контролем.

В основе этого феномена, несомненно, лежит тот факт, что в экстремальных условиях физиологические акценты смещаются на самые активные части растения.

Выявлены некоторые сортовые особенности в реакции люцерны на затопление.

Сухая масса корней у сорта Северная гибридная 69 в вариантах с затоплением была несколько ниже, чем в контроле (однако различия находились в пределах ошибки), а сырая масса корней оказалась существенно ниже. Отношение сырой массы корней опытного варианта к контрольному составляло по вариантам затопления соответственно 77, 76 и 90 %.

У люцерны сорта Ташкентская 1 обнаружена достоверная разница между опытным и контрольным вариантом как по сырой, так и по сухой массе корней. Отношение сухой массы корней опытных растений к контрольным по срокам и фазам затопления составляло 60, 50 и 51 %.

Так как люцерна Северная гибридная 69 выращивалась в теплице с искусственным освещением, а Ташкентская 1 — в вегетационном домике, то затопление могло по-разному влиять на их ростовые процессы. Известно, что интенсивный рост часто коррелирует с пониженной устойчивостью. Снижение роста является необходимым компонентом адаптационной перестройки растений при подготовке к перенесению неблагоприятных условий.

Анализ роста контрольных растений показал, что за 5 дней эксперимента сухая масса надземной части растений сорта Северная гибридная 69 в фазу 6-го листа увеличилась на 189, сорта Ташкентская 1 — на 76%; сухая масса корней — соответственно на 152 и 148 %. Следовательно, в этот период более интенсивным ростом отличалась люцерна Северная гибридная 69. И вместе с тем у данного сорта наблюдалась меньшая чувствительность к затоплению.

В последующие 5 дней рост растений сорта Северная гибридная 69 в контроле резко сократился. За этот промежуток времени накопление сухой массы в надземной части растений данного сорта составило лишь 6 %, Ташкентской 1 — 116 %; в корнях — соответственно 1 и 6 %. Причиной столь слабого роста люцерны Северной гибридной 69, по-видимому, является нарастающее действие недостатка света на развивающееся растение. Задержка роста в этот период обусловлена недостатком питания и не является адаптационным механизмом, повышающим устойчивость. В этом случае оба неблагоприятных фактора — дефицит света и переувлажнение — должны действовать синергически, вызывая более сильное повреждение. Тем не менее у люцерны Северной гибридной 69 чувствительность к затоплению была меньше, чем у Ташкентской 1, хотя последняя выращивалась в оптимальных условиях.

Таким образом, можно предположить, что различия в реакции на затопление у двух сортов люцерны в какой-то степени отражают их генотипические особенности. Однако чтобы уверенно это утверждать, необходимо повторить опыт в одинаковых условиях выращивания обоих сортов.

Каковы физиологические основы изменений интегральных ростовых показателей под влиянием затопления?

Исследователи, интересующиеся «кислородным стрессом», часто обращаются к дыханию растений. Это естественно: дыхание является основным поставщиком энергии для процессов жизнедеятельности, и именно эта важнейшая функция наиболее уязвима в условиях недостатка кислорода. Известно, что реакция на гипоксию неоднозначна: может отмечаться как уменьшение, так и увеличение активности дыхания [6, 17, 18, 20]. Широко обсуждаются пути дыхательного метаболизма в условиях недостатка кислорода [21]. Ученые приходят к выводу, что тяжелые для энергетики условия приводят к возникновению или стимуляции разнообразных приспособительных механизмов, которые призваны поддерживать необходимый энергетический уровень и освободить клетки от вредных продуктов промежуточного обмена [19].

В наших опытах интенсивность дыхания растений определялась сразу после окончания затопления. Измерения проводили в оптимальных условиях аэрации в корнях, зрелых листьях [5—6-й] и в нижней части стебля — «коронке». Установлено существенное повышение дыхания корней под влиянием затопления. В фазу цветения усиление дыхания было отмечено и в органах надземной части.

Как интерпретировать полученные результаты? Однозначно ответить на вопрос о природе и значении стимулированного затоплением дыхания пока нельзя. Однако можно высказать некоторые соображения об этом интересном явлении.

Недостаток кислорода прежде всего затрудняет аэробное дыхание — мощный источник энергии для процессов жизнедеятельности. Очевидно, в этих условиях должны перестраиваться системы, связанные с энергетическим обменом. Так, в исследованиях [5] недостаток кислорода стимулировал гликолиз, увеличивал число его оборотов. В анаэробных условиях растения способны перейти на другие типы дыхания и приобретать устойчивость к классическим дыхательным ядам, например цианиду [22], у них может отмечаться активация пентозофосфатного пути [8]. Есть мнение, что поддержание энергетического статуса затопленных корней возможно также за счет притока кислорода из надземной части [6].

Таким образом, наблюдаемая нами активизация поглощения кислорода у растений, подвергнутых затоплению, может объясняться следующим. Не полностью окисленные продукты гликолиза или других альтернативных дыхательных путей начинают интенсивно окисляться при перенесении растений в аэробные условия. Следовательно, усиленное поглощение кислорода может косвенно указывать на уровень анаэробного дыхания при кислородной недостаточности. С другой стороны, несомненно, что интенсификация поглощения кислорода определяется и диффузионным градиентом: извлеченные из условий затопления корни, обедненные кислородом, быстро насыщаются им, попадая в аэробную среду. Однако последним нельзя полностью объяснить активизацию поглощения кислорода опытными растениями, так как и у их надземных частей, не испытывавших недостатка кислорода, часто наблю-

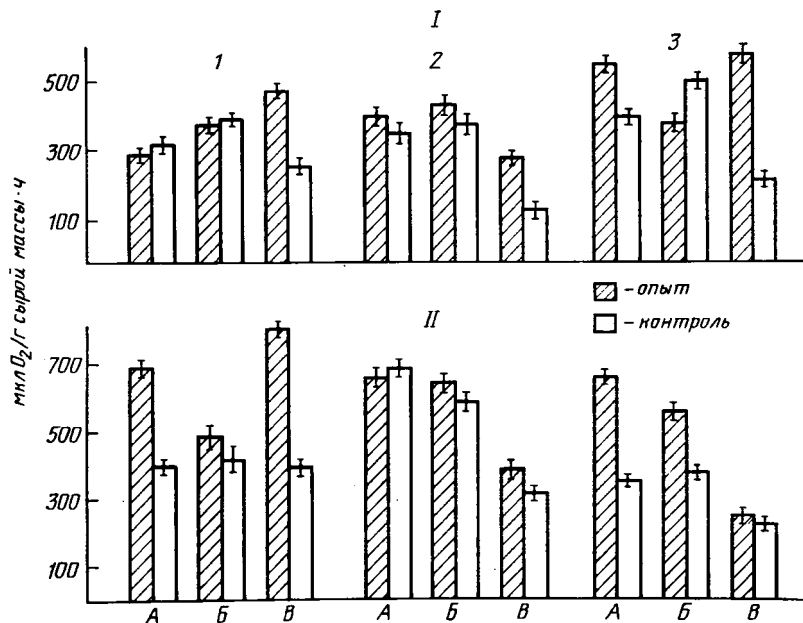


Рис. 1. Дыхание частей и органов люцерны при корневом затоплении. I — Северная гибридная; II — Ташкентская 1; I и 2 — затопление в фазу 6-го листа в течение соответственно 5 и 10 дней; 3 — затопление в фазу цветения в течение 5 дней; А — 4—5-й лист; Б — коронка; В — корневая система.

Содержание ионов в органах люцерны

Орган	Северная гибридная 69, затопление в фазу			Ташкентская 1, затопление в фазу		
	6-го листа		цветение, 5 дней	6-го листа		цветения, 5 дней
	5 дней	10 дней		5 дней	10 дней	
4—5-й лист, мкОм ⁻¹ на орган	41±6	45±3	74±7	22±3*	19±4*	33±6
	49±2	59±10	77±7	44±5	40±3	33±2
Стебель, мкОм ⁻¹ на орган	105±6*	163±8*	357±12*	149±7*	213±30*	388±39*
	182±8	341±28	605±70	102±14	335±8	584±14
Лист, %	84	76	96	50	48	100
	100	100	100	100	100	100
Стебель, %	58	48	59	149	64	66
	100	100	100	100	100	100
Корни, мкОм ⁻¹ на орган	663	612*	1572	358*	364*	1105*
	941	577	1512	760	978	2930
Корни, %	70	106	104	47	37	38
	100	100	100	100	100	100

дается стимуляция дыхания (рис. 1). Можно предположить, что это указывает на определенные изменения в дыхательном метаболизме, некоторые из которых, возможно, имеют приспособительное значение в условиях корневой гипоксии.

Прямым следствием энергетических затруднений, возникающих в условиях дефицита кислорода, является торможение активных процессов, среди которых важнейший — транспорт минеральных веществ. Определение суммарного содержания ионов в «убитых» органах растения показало, что при затоплении люцерны сорта Ташкентская 1 снижается обеспеченность корней ионами (очевидно, прежде всего калием [14]), т. е. в условиях гипоксии сильно уменьшается поглощение минеральных веществ корнями (табл. 3). В связи с ухудшением состояния корней при нарастании кислородной недостаточности их поглотительная функция все более ослабляется. Так, содержание ионов в корнях опытных растений сорта Ташкентская 1 через 5 дней затопления в фазу 6-го листа составило 47, а через 10 дней — 37 % к контролю. При этом значительно уменьшился приток ионов в надземную часть. Корневая гипоксия в фазу цветения в меньшей степени повлияла на снабжение надземной части ионами, однако в корнях, находившихся 10 дней в условиях сильной кислородной недостаточности, содержание ионов было крайне низким (38 % контролю), так как активный процесс поглощения их был, по-видимому, энергетически не обеспечен. Что касается сорта Северная гибридная 69, то различия по этому признаку между опытными и контрольными растениями оказались менее значительными. Так, только после 10 дней затопления молодых растений содержание ионов в корневой системе существенно изменилось, что, возможно, указывает на лучшую способность этого сорта переносить затопление (табл. 3). Несложность предлагаемой методики учета суммарного содержания ионов позволяет рекомендовать ее для характеристики степени гипоксического влияния на растение.

Известно, что увеличение проницаемости растительной ткани под действием экстремальных факторов среды отражает степень деструкции клеточных мембран и может служить критерием повреждения. Поэтому динамика клеточной проницаемости в условиях повреждающего воздействия уже давно и успешно используется как критерий устойчивости [10].

Подвергая растения обоих сортов нарастающему обезвоживанию, мы обнаружили, что проницаемость листьев для электролитов меняется

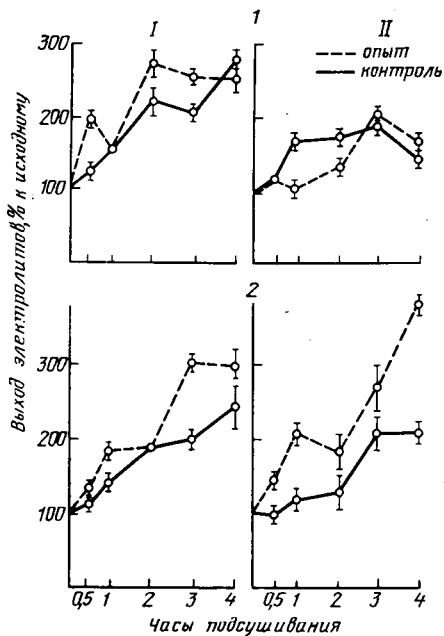


Рис. 2. Динамика проницаемости 5-го листа люцерны при нарастающем обезвоживании.

Обозначения те же, что на рис. 1

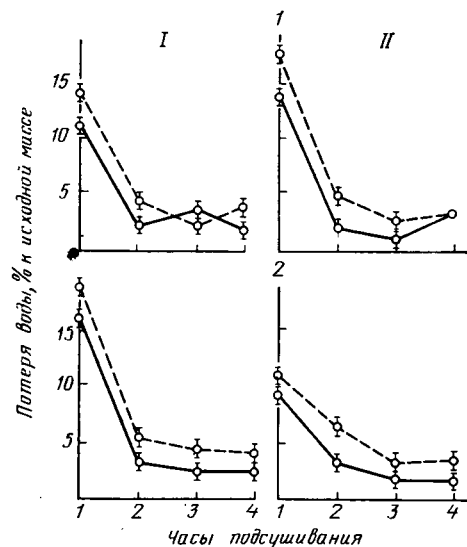


Рис. 3. Водоудерживающая способность надземной части люцерны при корневом затоплении.

Обозначения те же, что на рис. 1 и 2.

волнообразно (рис. 2), что является одним из проявлений общефизиологической реакции живой клетки на повреждение [2]. У обоих сортов затопление в течение 5 дней мало изменило реакцию на обезвоживание тканей листа по сравнению с контролем: кривые динамики проницаемости при засухе располагались близко друг к другу. Однако 10-дневное затопление уже заметно сказалось на проницаемости этих тканей при увеличивающемся водном дефиците. Выход электролитов из листьев опытных растений стал интенсивнее, чем из листьев контрольных растений. Это особенно четко проявилось к концу 4-часового подсушивания листьев.

В условиях нарастающего обезвоживания выявились различия между перенесшими затопление и контрольными растениями и по их способности удерживать воду в тканях (рис. 3). Водоудерживающая способность надземной части опытных растений оказалась несколько меньше, чем в контроле, при этом различия возрастали с увеличением срока затопления.

Итак, корневая гипоксия уменьшает способность растений противостоять другим экстремальным факторам среды. Поэтому засуха после предшествующего затопления может повлечь за собой значительное снижение урожая вегетативной массы и семян люцерны подобно тому, как переувлажнение почвы губительно отражается на растениях озимой пшеницы в условиях комплекса неблагоприятных зимних условий [12, 13].

Обратимся к данным, характеризующим урожай вегетативной массы и семян люцерны сорта Ташкентская 1, перенесших затопление в фазу цветения (табл. 4). Анализ I укоса, произведенного сразу после окончания затопления, показал, что как по сырой, так и по сухой массе надземной части опытные растения несколько отставали от контрольных. Более сильно сказалось затопление на способности люцерны к отрастанию. Спустя 3 нед был проведен II укос. Перенесшие затопление растения к этому сроку практически не отросли — скошенная масса на один сосуд составила лишь 0,44 г, т. е. 0,62 % массы контрольных растений. Таким образом, рост новых побегов был катастрофиче-

Урожай вегетативной массы и семенная продуктивность люцерны сорта Ташкентская 1 после 10-дневного корневого затопления в фазу цветения

Компонент продуктивности	I укос, сразу после затопления	II укос, через 3 нед	Полная спелость семян	
			на сосуд	на растение
Масса надземной части, г:				
сырая	$108,41 \pm 6,50$ $138,70 \pm 5,40$	$0,44 \pm 0,01$ $70,19 \pm 2,71$	$72,39 \pm 3,9$ $109,37 \pm 6,0$	$5,57$ $4,74$
сухая	$39,81 \pm 2,56$ $41,60 \pm 1,85$	$0,23 \pm 0,02$ $16,42 \pm 0,56$	$31,19 \pm 2,50$ $44,00 \pm 2,50$	$2,40$ $2,00$
Масса корневой системы, г:				
сырая	$55,71$ $131,56$	—	$106,31 \pm 5,70$ $217,00 \pm 10,0$	$8,18$ $9,86$
сухая	$13,61$ $32,56$	—	$20,45 \pm 2,3$ $49,98 \pm 3,3$	$1,57$ $2,27$
Генеративные органы:				
сухая масса, г	—	—	$11,57 \pm 0,03$ $17,59 \pm 0,53$	$0,89$ $0,80$
семян	—	—	$4,08 \pm 0,01$ $7,05 \pm 0,03$	$0,31$ $0,32$
Число семян	—	—	2154 ± 38 3448 ± 26	166 157
Масса 1000 семян, г	—	—	$1,99 \pm 0,06$ $2,15 \pm 0,05$	—

ски подавлен, основной причиной чего следует считать конституционное и функциональное истощение корневой системы в условиях гипоксии. По-видимому, рассчитывать на II укос люцерны, испытавшей достаточно длительное корневое затопление, нельзя.

Рассмотрим показатели урожайности растений, перенесших затопление в фазу цветения (табл. 4). Прежде всего следует отметить, что к полной спелости семян число живых растений в опытных сосудах уменьшилось по сравнению с контролем (примерно с 22 до 13). Вследствие этого при расчете на один сосуд (единицу площади) в варианте с затоплением получены очень низкие значения всех компонентов продуктивности — массы надземной части, корневой системы, бобов, семян. Эти данные ясно показывают тот большой урон, который наносит затопление урожаю люцерны. Некоторая разница между опытным и контрольным вариантом в пользу последнего отмечена только по массе корневой системы (8,18 г против 9,86 в расчете на 1 растение) и массе 1000 семян (1,99 г против 2,15). Последнее связано с наличием в бобах опытных растений неполноценных семян. По другим компонентам продуктивности различия были незначительными. Очевидно, в опытных сосудах сохранились лишь растения, отличающиеся повышенными приспособительными качествами. Кроме того, на их росте и развитии мог сказаться ценотический эффект, так как в каждом опытном сосуде растений было меньше, чем в контрольном. Несомненно, растения, отличающиеся высокой пластичностью и устойчивостью, представляют большой интерес с точки зрения индивидуальных физиолого-биохимических и структурных особенностей, изучение которых может пролить свет на механизмы устойчивости к затоплению. Эти растения могут быть также использованы в качестве селекционного материала.

Выводы

1. Затопление как в вегетативную, так и в генеративную фазу развития отрицательно сказывается на росте и развитии люцерны.

2. Под влиянием корневой гипоксии изменяется активность физиологических процессов: повышается дыхание корней, а иногда и надземной части, снижается поглощение корнями ионов и их передвижение в надземную часть.

3. В условиях действия другого неблагоприятного фактора (засухи) у растений, перенесших затопление, нарушения проницаемости и вододерживающей способности более сильные, чем у контрольных.

4. Истощение корневой системы в период затопления катастрофически сказывается на способности растений к отрастанию после скашивания, что может привести к потере урожая вегетативной массы.

5. Значительная часть растений, испытавших корневую гипоксию в фазу цветения, погибает к моменту полной спелости, что снижает урожайность с единицы площади почти наполовину. Оставшиеся и полностью созревшие растения по продуктивности незначительно отличаются от контрольных. По-видимому, они обладают высокими адаптационными свойствами и поэтому представляют большой интерес для изучения механизма устойчивости.

ЛИТЕРАТУРА

1. Арланд А. Использование физиологических показателей в сельском хозяйстве. — Физиология растений, 1960, № 2, с. 160—169. — 2. Беликов П. С. Растительная клетка. — М.: Изд-во УДН им. П. Лумумбы, 1980. — 3. Беликов П. С., Кириллова Т. В. Динамика выделения веществ как показатель теплоустойчивости растительной ткани. — Изв. ТСХА, 1959, вып. 6, с. 7—18. — 4. Букин В. Н. Влияние водного режима на зимостойкости люцерны. — Вестн. с.-х. науки, 1981, № 3, с. 94—96. — 5. Вартапетян Б. Б. Анаэробизм и структурно-функциональные перестройки растительной клетки. — В сб.: Новые направления в физиологии растений. М.: Наука, 1985, с. 175—199. — 6. Гринева Г. М., Андреева И. Н., Ступишина Е. А. Влияние затопления на рост, дыхание и концентрацию кислорода в тканях зародышевых и стеблевых корней кукурузы. — Физиология растений, 1970, № 17, вып. 4, с. 655—662. — 7. Гринева Г. М., Карнаухова Т. В., Гаркавенкова А. Ф. Анатомо-морфологические особенности растений кукурузы в связи с устойчивостью к затоплению. — В сб.: Морфофизиологические основы устойчивости растений. М.: ТСХА, 1985, с. 11—17. — 8. Гринева Г. М., Липасова В. А. О роли пентозофосфатного пути дыхания в корнях кукурузы в условиях различного анаэробизма. — Докл. АН СССР, 1968, № 178, вып. 3, с. 728—730. — 9. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М.: Агропромиздат, 1985. — 10. Кожушок о Н. Н. Выход электролитов как критерий оценки засухоустойчивости и особенности его использования для зерновых культур. — В сб.: Методы оценки устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. Л.: Колос, 1979, с. 32—43. — 11. Куперман Ф. М., Чирков Ю. И. Биологический контроль за развитием растений на метеорологических станциях. — Л.: Гидрометеиздат, 1970. — 12. Остаплюк Е. Д. Причины вымокания растений. — Киев: Наукова думка, 1977. — 13. Остаплюк Е. Д. Влияние кислородной недостаточности на зимостойкость зерновых культур. — В сб.: Устойчивость растений к действию отрицательных температур. — Киев: Наукова думка, 1984, с. 36—48. — 14. Палта Д. ж. П., Ли П. Х. Свойства клеточных мембран в связи с повреждением при заморзании. — В кн.: Холодостойкость растений. М.: Колос, 1983, с. 79—96. — 15. Тарковский М. И. Люцерна в Нечерноземной полосе. — М.: Сельхозгиз, 1959. — 16. Тезисы Международного симпозиума по анаэробизму растений «Растение и кислородный стресс». — М.: АН СССР — ЮНЕСКО, 1985. — 17. Туркова Н. С. Дыхание растений. — М.: Изд-во МГУ, 1963. — 18. Чиркова Т. В. Метаболические пути приспособления растений к анаэробизму. — Автореф. докт. дис. М., 1984. — 19. Чиркова Т. В. Регуляция приспособительных реакций растений к гипоксии и аноксии. Тез. Всесоюз. конф.: Устойчивость к неблагоприятным факторам среды и продуктивность растений. Иркутск, 17—21 сент. 1984 г. Иркутск, 1984, с. 80—81. — 20. Пеев Х., Колев В., Готева М. Влияние на излишната почвена влажност върху развитието на люцерната. — Растениеведни науки, 1973, г. XI, с. 107—117. — 21. Cannel R. Q. — Appl. Biology, 1977, vol. 2, 2—86. — 22. Lance C. — In: Abstracts Intern. Symp. on Plant Anaerobiosis "Plant Life under Oxygen Stress", Moscow, September 9—13, 1985, p. 7—8.

Статья поступила 17 марта 1986 г.

SUMMARY

The effect of root submergence (5—10 days) on physiological condition and productivity of Severnaja hybrid-69 and Tashkentskaja alfalfa varieties was studied in

greenhouse experiments. Root hypoxia both in the vegetative and in the generative phase produced undesirable effect on growth and development of plants in both varieties, respiration of roots, and sometimes of the aboveground portion too, getting more intensive, and ion absorption and movement—less intensive. After submergence, another unfavourable factor, such as drought, destroyed permeability and water holding capacity in plants more heavily. Submergence at the flowering phase reduced heavily the ability of Tashkentskaja alfalfa to grow again after being cut, and finally reduced its yield.