

УДК 631.811.1:581.1

**РЕАКЦИЯ ЛИСТЬЕВ РАЗНЫХ ЯРУСОВ У РАСТЕНИЙ ФАСОЛИ,  
ПОДСОЛНЕЧНИКА И КУКУРУЗЫ НА ОБЕЗВОЖИВАНИЕ**

**В. Г. ЗЕМСКИЙ, Т. В. КАРНАУХОВА**

**(Кафедра физиологии растений)**

Критерием устойчивости к нарастающему обезвоживанию служило изменение проницаемости растительной ткани для электролитов. Установлено, что под действием подсушивания клеточная проницаемость у всех листьев изученных растений изменяется волнообразно. Однако выраженность ответной реакции на обезвоживание у разных ярусов неодинакова. В вегетативную фазу развития наименьшим выделением электролитов и более стабильным ходом этого процесса характеризуются верхние листья, в редуktивный период — листья, обслуживающие развивающееся соцветие. Выявлена видовая специфика растений по способности листьев переносить обезвоживание.

Растение представляет собой сложную систему, в которой физиологические функции отдельных частей находятся в динамическом единстве. При этом конкретная роль каждого органа определяется главной

биологической задачей — последовательной реализацией наследственной программы, завершающейся образованием органов воспроизводства. Отсюда вскрытие закономерностей влияния частей и органов растения друг на друга может открыть практические возможности для регулирования этих взаимоотношений.

Биологические потенции растения и его конечная продуктивность во многом определяются способностью организма противостоять воздействию неблагоприятных факторов среды. Поэтому исследование устойчивости растительного организма и его отдельных органов к изменению внешних условий представляет значительный научный интерес.

Целью настоящей работы было изучить реакцию на обезвоживание листьев трех сельскохозяйственных культур — фасоли, подсолнечника и кукурузы — в зависимости от их возраста и функционального состояния.

Критерием устойчивости к обезвоживанию служил хорошо проверенный тест — изменение проницаемости растительной ткани, учитываемое по выходу из нее электролитов в бидистиллированную воду [7].

Известно, что выход веществ из клетки является неспецифической реакцией на повреждение, связанной с дезорганизацией клеточных мембран под действием внешнего агента, достигшего пороговой силы [8]. Однако наиболее объективную картину ответной реакции растительной ткани на воздействие повреждающего фактора дает проследивание динамики проницаемости клеток, т. е. временной ход выделения электролитов [1, 2].

Объектом изучения служили фасоль сорта Мотольская белая, подсолнечник сорта Одесский 63 и кукуруза гибрид Пионер, которые различаются как по характеру взаимоотношений между ростом и генеративным развитием, так и по топографии органов размножения. Такой подбор опытных растений позволял, во-первых, выявить характер проявления ярусной изменчивости изучаемого признака в зависимости от биологических особенностей объекта и, во-вторых, подойти к объяснению внутренних причин, обуславливающих эти изменения.

Опыты проводили в лаборатории физиологии растений Тимирязевской академии. Растения выращивали в песчаной культуре на питательной смеси Кнопа с добавлением микроэлементов В, Мп, Си, Zn. Влажность песка — 70 % полной влагоемкости; температура — 20° круглосуточно. Фасоль выращивали под люминесцентными лампами (10 клк); подсолнечник и кукурузу — в светлом отсеке на смешанном свету.

В определенные фазы развития растений листья разных ярусов удаляли с побегов и подсушивали на воздухе в факторостатных условиях теплицы в течение 30 мин, 1, 2, 3 и 4 ч. После соответствующего срока подвядания из средней части листа металлическим сверлом выбивали по одному диску диаметром 20 мм (фасоль, подсолнечник) и 10 мм (кукуруза). Диск помещали в бюкс, заливали 10 мл бидистиллированной воды, закрывали крышкой и выдерживали 30 мин. По истечении этого срока диск удаляли из бюкса и определяли электропроводность образовавшегося раствора с помощью универсального прибора для химических анализов ОМ-1А (Япония) на переменном токе (400 Гц) посредством ячейки с неполяризуемыми платиновыми электродами с постоянной, равной единице. Электропроводность растворов выражали в % к электропроводности раствора, полученного при выдерживании в бидистилляте высечки из листа, не подвергавшегося завяданию (контроль). Повторность всех определений 3-кратная. Полученные данные обрабатывали статистически [6].

### Результаты и обсуждение

На рис. 1 приведены данные, полученные в опыте с фасолью. Анализ кривых показал, что временной ход выделения электролитов при нарастающем обезвоживании листьев имеет волнообразный характер,

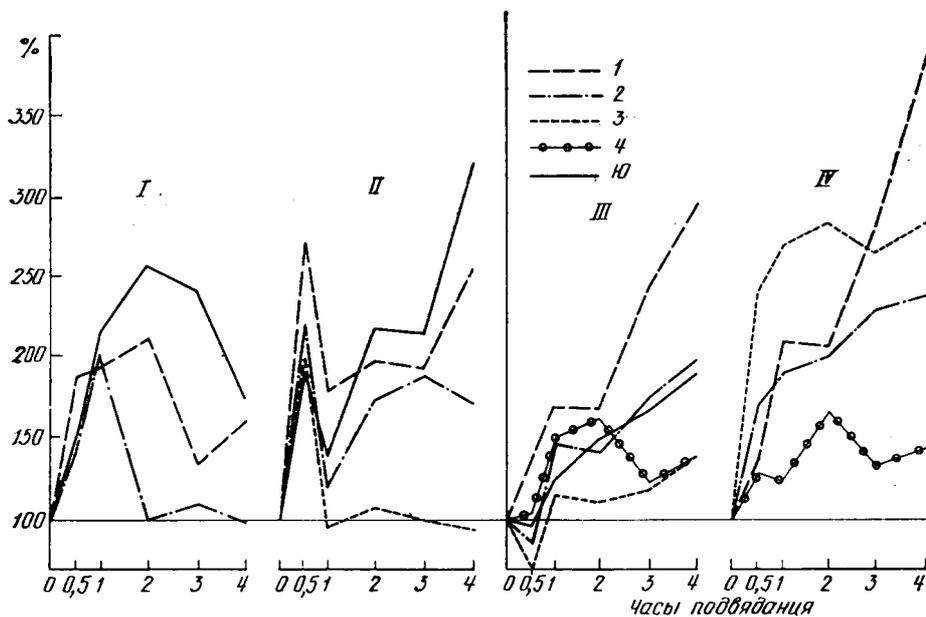


Рис. 1. Динамика выхода электролитов из тканей листьев фасоли (% к исходному) при нарастающем обезвоживании.

*I* — разворачивание 3-го листа; *II* — начало бутонизации; *III* — цветение; *IV* — формирование семян; 4 — порядковые номера ярусов настоящих листьев, считая снизу; 10 — ювенильный лист.

т. е. усиление данного процесса сменяется его ослаблением. И это является общей чертой ответной реакции листьев всех ярусов. Следовательно, волнообразный ход изменения проницаемости клеток можно рассматривать как неспецифическую ответную реакцию на повреждающее воздействие. В этой связи следует подчеркнуть, что подобным же образом меняются вязкость и движение цитоплазмы [3], биопотенциалы [5], фотосинтез [4] и другие свойства и функции клетки.

Хотя характер ответной реакции на обезвоживание тканей у листьев всех ярусов аналогичный, нетрудно видеть, что последовательно разворачивающиеся на побеге листья отличаются менее, интенсивным и более стабильным выделением электролитов.

Необходимо указать на достаточно четкую зависимость реакции листьев фасоли на повреждающее воздействие как от онтогенетического состояния организма, так и собственного возраста листа. Действительно, если у молодых растений (начало разворачивания 3-го тройчатого листа) у листьев всех находящихся на побеге ярусов не удастся обнаружить сколько-нибудь заметного второго подъема выхода электролитов, то в последующие фазы развития картина существенно меняется. Так, при переходе растений к бутонизации вслед за спадом проницаемости происходит новое ее увеличение. Причем у возрастно старых (ювенильный и 1-й тройчатый) листьев развивающееся обезвоживание вызывает резкое и необратимое изменение проницаемости клеток, тогда как у более молодых новый подъем (менее выраженный) сменяется последующим уменьшением выхода электролитов.

Значительно изменяется устойчивость листьев к повреждающему фактору при переходе растений к цветению. В сущности, в эту фазу кривые изменения проницаемости тканей у всех находящихся на растении листьев почти не отличаются друг от друга. Иными словами, во время цветения различия по указанному признаку между листьями разных ярусов нивелируются и в целом ответная реакция на подсушивание проявляется слабее, чем в предыдущий период. Отмеченное нами возрастание устойчивости листового аппарата фасоли к повреждающему агенту в этот ответственный момент жизни растительного организма представляет большой интерес с точки зрения выяснения

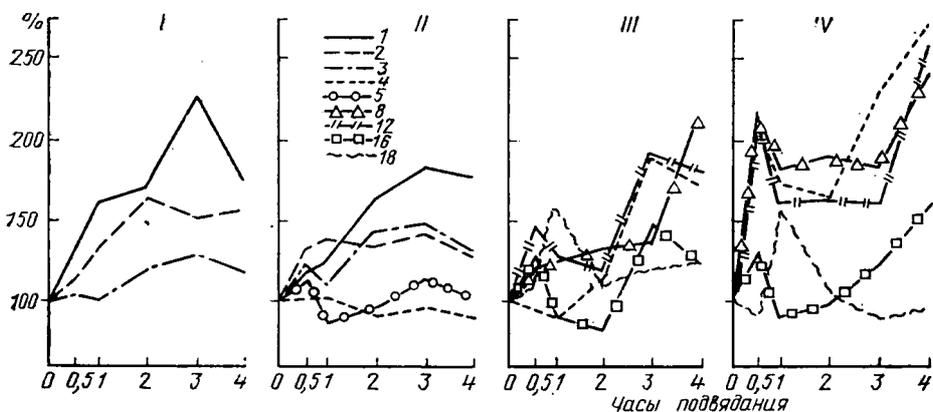


Рис. 2. Динамика выхода электролитов из тканей листьев подсолнечника (% к исходному) при нарастающем обезвоживании.

I — разворачивание 4-го листа; II — разворачивание 10-го листа; III — цветение; IV — формирование» семян; 1—18 — порядковые номера ярусов листьев, считая снизу.

его внутренних механизмов. Но одно несомненно — подобное явление относится к категории адаптивных.

С наступлением фазы формирования семян у всех листьев, подвергнутых подвяданию, наблюдается довольно значительное возрастание проницаемости тканей. Помимо этого, отмечается четкая дифференциация между ярусами: наибольшее и необратимое повреждение клеточных мембран наблюдается у листьев нижнего яруса; листья верхнего яруса характеризуются относительно невысоким и стабильным уровнем выхода электролитов. Листья средних ярусов по этому показателю занимают промежуточное положение. При этом следует подчеркнуть, что интенсивное выделение электролитов при нарастающем обезвоживании у более старых листьев отнюдь не коррелирует с содержанием в их тканях сухих веществ. Действительно, в фазу формирования семян содержание сухих веществ в ювенильных листьях составляло 0,153 г/дм<sup>2</sup>, в 1, 2, 3-м и 4-м тройчатых листьях — соответственно 0,171, 0,169, 0,172 и 0,184 г/дм<sup>2</sup>.

Все сказанное выше свидетельствует о значительных различиях между отдельными листьями фасоли в ответной реакции на развивающееся обезвоживание их тканей. Эти различия проявляются как в характере, так и в динамике изменения проницаемости клеточных мембран. Поскольку сильное возрастание выхода электролитов при действии экстремального фактора свойственно обычно неустойчивым живым системам, то мы вправе считать, что в каждый конкретный период развития растений фасоли верхние физиологически молодые листья менее чувствительны к нарастающему обезвоживанию, чем нижерасположенные. При этом особое внимания заслуживает высокая устойчивость листьев, непосредственно расположенных у соцветия и играющих важную роль в обеспечении его пластическими веществами. Обладая большими адаптационными возможностями, эти ярусы, по-видимому, способны сохранять в известной степени свои функции на соответствующем уровне даже в неблагоприятных условиях и тем самым обеспечивать осуществление репродуктивного процесса. Наконец, важно отметить еще и то, что старение каждого листа влечет за собой ослабление его способности переносить действие повреждающего агента.

На рис. 2 представлены результаты опыта с подсолнечником. Хорошо видно, что динамика выделения электролитов в процессе 4-часового обезвоживания во многом сходна с таковой для фасоли. И здесь до цветения достаточно четко проявляется уже известная закономерность, а именно: нижние, более старые листья, сильнее реагируют на обезвоживание изменением проницаемости клеток, чем вышерасположенные. К моменту цветения различия между листьями разных яру-

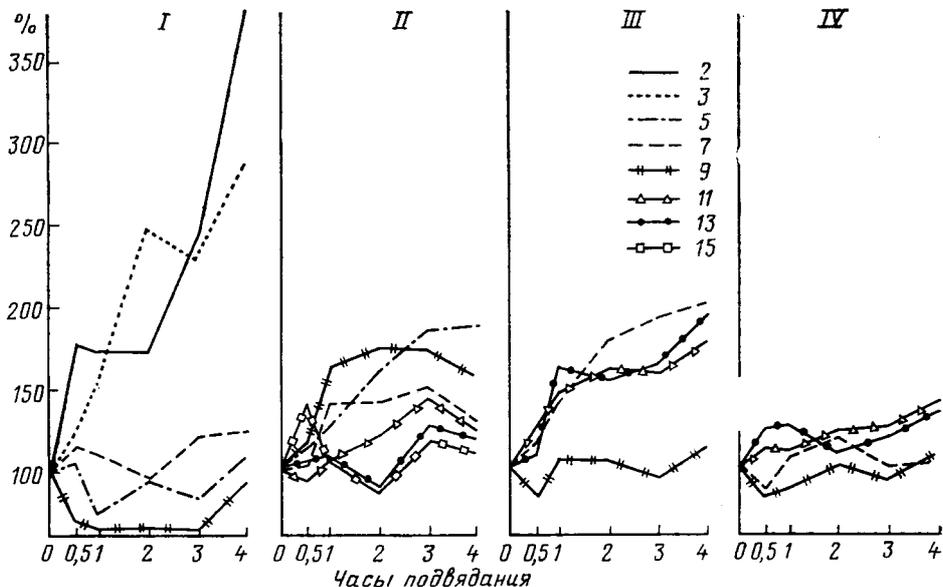


Рис. 3. Динамика выхода электролитов из тканей листьев кукурузы (% к исходному) при нарастающем обезвоживании.

*I* — разворачивание 10-го листа; *II* — выметывание метелки; *III* — формирование семян; *IV* — молочная спелость; /—/5 — порядковые номера ярусов листьев, считая снизу.

сов по динамике выделения электролитов сглаживаются. Однако в последующий период они вновь проявляются весьма четко. В частности, листья, расположенные ближе к соцветию, характеризуются большей стабильностью процесса выделения электролитов, чем нижерасположенные. Это еще раз свидетельствует о более высокой способности функционально активных листьев поддерживать рабочее состояние клеток и их мембран в неблагоприятных условиях.

Известно, что одной из важнейших биологических особенностей кукурузы является ее раздельноплодность. При этом женские соцветия, как правило, развиваются в зоне от 7-го до 12-го узла стебля, хотя теоретически они могут закладываться в пазухах почти всех стеблевых листьев. Раздельноплодность и различное расположение мужского и женского соцветий неизбежно должны были наложить глубокий и своеобразный отпечаток на функциональное состояние листового аппарата кукурузы. Отсюда естественно было предположить у кукурузы и иной характер изменений устойчивости листьев по ярусам к обезвоживанию.

Проследивая динамику проницаемости листьев кукурузы при нарастающем обезвоживании в разные фазы развития, удалось установить, что до цветения початков в динамике исследуемого показателя проявляется следующая закономерность: чем выше расположен лист на растении, тем слабее он реагирует на подсушивание, т. е. сохраняется более низкий уровень проницаемости клеток, а в целом временной ход выделения электролитов относительно стабилен (рис. 3).

В период цветения початка различия между ярусами листьев по их реакции на подсушивание сглаживаются. Об этом свидетельствует сближение кривых динамики выделения электролитов. Но к моменту начала формирования семян положение существенно меняется. Теперь уже самое слабое изменение проницаемости при обезвоживании наблюдается у листа, в пазухе которого расположен продуктивный початок (9-й ярус снизу). В сущности, реакция листа кукурузы указанного яруса на обезвоживание аналогична таковой у верхних листьев фасоли и подсолнечника. Все это позволяет предположить, что переход листьев на обслуживание развивающегося соцветия накладывает сильный отпечаток на его физиологическое состояние. Одно из проявлений этого — возрастание устойчивости к обезвоживанию.

При наступлении молочной и восковой спелости различия между ярусами листьев по ответной реакции на подсушивание становятся минимальными.

Если сопоставить ответные реакции листьев на обезвоживание трех исследованных растений, то оказывается, что наиболее сильно реагирует на него фасоль. У данного растения наблюдаются самый высокий уровень выделения электролитов, значительные колебания проницаемости и быстрое наступление резкого необратимого подъема во временном ходе изучаемого процесса. У подсолнечника все эти параметры выражены слабее. Что касается листьев кукурузы, то, за исключением самых нижних ярусов, у них слабо изменяется уровень проницаемости клеточных мембран при нарастающем обезвоживании тканей.

Таким образом, на одно и то же воздействие клетки листьев фасоли, подсолнечника и кукурузы отвечают неодинаково, что, по-видимому, обусловлено видовыми особенностями этих растений.

## Выводы

1. Под действием нарастающего обезвоживания клеточная проницаемость листьев фасоли, подсолнечника и кукурузы изменяется волнообразно, что отражает общефизиологическую ответную реакцию живых структур на повреждающее воздействие.

2. Реакция на обезвоживание у листьев разных ярусов неодинакова. В условиях прогрессирующего обезвоживания выделение электролитов из тканей верхних листьев существенно меньше, чем из расположенных ниже, и временной ход этого процесса отличается относительной стабильностью. Последнее свидетельствует о большей их устойчивости к обезвоживанию по сравнению с листьями нижерасположенных ярусов.

3. С возрастом листа его устойчивость к обезвоживанию падает независимо от яруса, что выражается в резком возрастании проницаемости тканей.

4. При действии нарастающего обезвоживания в репродуктивный период низким уровнем и стабильным характером временного хода выделения электролитов характеризуются листья, обслуживающие развивающееся соцветие. Повышенные адаптационные способности этих листьев имеют существенное биологическое значение, так как позволяют завершать воспроизводительную функцию растения в неблагоприятных условиях среды.

5. Изучение уровня и характера временного хода выделения электролитов из тканей листа при длительном подсушивании позволило установить видовую специфику растений по способности переносить обезвоживание.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Александров В. Я. Проблема авторегуляции в цитологии. Репараторная способность клеток. — Цитология, 1964, т. 6, № 2, с. 133—151. — 2. Биликов П. С., Кириллова Т. В. Интенсивность выделения веществ как показатель функционального состояния растительной клетки. — Изв. ТСХА, 1958, вып. 2, с. 21—38. — 3. Беликов П. С., Кириллова Т. В. Действие термического раздражителя на вязкость протоплазмы. — Изв. ТСХА, 1960, вып. 5, с. 37—44. — 4. Беликов П. С., Моторина М. В., Курков Е. Б. Кратковременная активация фотосинтеза как проявление раздражимости у растений. — Изв. ТСХА, 1962, вып. 1, с. 47—60. — 5. Г у н а р И. И., Паничкин Л. А., Маслов А. Н. Оценка морозостойкости и жаростойкости растений по биоэлектрическим реакциям. — Изв. ТСХА, 1971, вып. 5, с. 3—7. — 6. Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. — М.: Колос, 1968. — 7. Кожуш к 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/Под ред. Г. В. Удовенко. Л.: Колос, 1976, с. 32—43. — 8. Насонов Д. Н., А л е к с а н д р о в В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940.

*Статья поступила 10 июля 1986 г.*

## SUMMARY

The response of leaves of different stories in beans, sunflower, and corn to increasing dehydration was studied. Various permeability of plant tissue for electrolytes proved to be a criterion of resistance to drying. It has been found that under the effect of increasing dehydration cell permeability in leaves of all plants studied varied in waves. However, the response to dehydration in different stories is not the same. In vegetative phase, the upper leaves are characterized by the lowest extraction of electrolytes and by higher stability of the process, while in the reductive period — the leaves connected with the developing inflorescence. It has been found that different plant species have different tolerance for dehydration.