

**МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
КАЗАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

**ВОДА В РАСТЕНИЯХ:
РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИЙ
И МЕХАНИЗМЫ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ**



КАЗАНЬ

2022

УДК 581.11
ББК 28.57
В62

Авторы:

**В.М. Пахомова, Д.В. Пахомов, А.И. Даминова,
Н.А. Кузнецова, И.В. Галияхметов**

Рецензенты:

заведующий кабинетом микроскопии Института биохимии и биофизики – обособленного структурного подразделения Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр Российской академии наук»,
доктор биологических наук, профессор **В.В. Сальников**;
доцент кафедры ботаники и физиологии растений Института фундаментальной медицины и биологии Казанского (Приволжского) федерального университета, кандидат биологических наук, доцент **Н.Б. Прохоренко**

Вода в растениях: регуляция функций и механизмы засухоустойчивости / В.М. Пахомова, Д.В. Пахомов, А.И. Даминова и др. – Казань: Издательство Казанского университета, 2022. – 444 с.

ISBN 978-5-00130-

В монографии ретроспективно представлено учение о водном режиме растений при разных условиях окружающей среды, а также собственные экспериментальные данные по изучению водного статуса сельскохозяйственных растений при разной влагообеспеченности и под влиянием микроэлементов в связи с их продуктивностью. Описываются механизмы и пути транспорта воды в системе «почва – растение – атмосфера», взаимосвязь воды с физиологическими процессами растения и возможности воздействия на водообмен с целью повышения устойчивости и продуктивности растений. Особое внимание уделяется Казанской школе водного режима.

Книга рассчитана на преподавателей, специалистов, бакалавров, магистров и аспирантов в области физиологии и биохимии растений, ботаники, экологии, агрохимии и растениеводства.

УДК 581.11
ББК 28.57

ISBN 978-5-00130-

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	4
Глава I. Основные положения учения о водном статусе растений.....	10
1.1. Ретроспективные исследования водного режима растений.....	10
1.1.1. История развития учения о водном режиме растений.....	10
1.1.2. Особенности воды, выделяющие ее среди других жидкостей.....	36
1.1.3. Изменение свойств воды в растворах.....	52
1.1.4. Количество и состояние воды в почве и растении.....	81
1.1.5. Транспорт воды в растениях.....	118
1.1.6. Вода и физиологические процессы растений.....	174
1.1.7. Расходование воды растением.....	252
1.1.8. Эволюция водообмена растений.....	290
1.2. Современные аспекты в изучении водного статуса растений.....	302
1.2.1. Аквапорины, вакуолярный симпласт, цитоскелет, вторичные мессенджеры, рециркуляция калия: взаимосвязь с водным обменом.....	302
1.2.2. Растительная клетка в условиях водного дефицита.....	308
1.2.3. Потенциальная продуктивность и засухоустойчивость растений.....	312
1.2.4. Способы повышения засухоустойчивости растений.....	314
Глава 2. Регуляция функционального состояния яровой пшеницы в условиях водного дефицита и комбинированного стресса (исследования авторов в тезисном изложении).....	316
2.1. Водный режим и фотосинтетическая активность в условиях водного дефицита.....	316
2.2. Водный и энергетический обмен хлоропластов при водном дефиците.....	319
2.3. Влияние микроэлементов на водный статус и засухоустойчивость...	330
2.4. Микроэлементы в устойчивости растений при комбинированном стрессе.....	331
Литература.....	335
Приложения.....	354

*Казанской школе водного режима растений,
ее достойному представителю Галине Ивановне Пахомовой
и 90-летию со дня рождения известного
казанского физиолога и биохимика растений
Ю.С. Карпилова посвящается*



Изучая пройденный жизненный путь великих людей, мы ищем в нем не следы погасших костров их творческой деятельности, а оставшиеся на века искры созидательного огня, которые воспламят наши сердца новыми идеями, позволят оценить настоящее и заглянуть в далекое будущее.

В.В. Кидин

ВВЕДЕНИЕ

Вода является наиболее распространенным на Земле веществом, встречающимся во всех трех агрегатных состояниях: твердом, жидком и газообразном. Значение ее в природе и деятельности человека исключительно велико. Академик А.Н. Карпинский называл ее самым драгоценным ископаемым, той живой кровью, которая создает жизнь там, где ее не было. Академик В.Н. Вернадский говорил, что нет другого природного тела, влияние которого на ход самых грандиозных геологических процессов могло бы сравниться с влиянием воды. Он считал, что наиболее существенные процессы на земной поверхности и в глубоких (в масштабах биосферы) частях планеты определяются существованием и свойствами воды.

Вода определяет возможность жизни на нашей планете. Жизнь зародилась в воде. Первые простейшие организмы получали из нее питательные вещества, вода способствовала удалению ненужных продуктов жизнедеятельности, была благоприятной средой для размножения, препятствовала высыханию. И после выхода жизни на сушу вода не утратила значения. Живые организмы

сохранили водную среду в своих клетках. У взрослого человека вода составляет более половины его веса, в клетках листьев растений ее количество достигает 70–80 %. Будучи универсальным растворителем, вода играет важнейшую роль в процессах обмена веществ, она необходима для поддержания структурной целостности биологических макромолекул, их комплексов, биологических мембран, а следовательно, и целостности клеток, тканей и всего организма. Вода создает непрерывную жидкую фазу в системе: почва – растение – атмосфера, являясь важным фактором, определяющим единство организма растения и среды его обитания. Лауреат Нобелевской премии А.Сент-Дьердьи [цит. по 137] писал: «Биологические функции могут фактически заключаться в образовании и нарушении водной структуры; вода – неотъемлемая часть живой машины, а не просто ее среда; водные структуры и их взаимодействия с электронными возбуждениями тесно связаны с самой сущностью «живого состояния».

Гидросфера нашей планеты (т. е. совокупность океанов, морей, озер, рек, болот, ледников, подземных и атмосферных вод) очень велика. Общий ее объем составляет около 1386 млн. км³, но из этого количества 97,5 % приходится на долю соленых вод океанов и морей, и лишь 2,5 % (или 35 млн. км³) – на долю пресной воды (пресной называется вода с содержанием солей не выше 0,1 %. Соленость океанической воды составляет 3,5 %). При этом значительная часть пресной воды находится в ледниках и водоносных слоях под землей, что делает ее труднодоступной для человека. Распределение пресной воды на Земле показано в табл. 1. Из этой таблицы видно, что количество легко доступной воды составляет лишь около 0,4 % (или 132,5 тыс. км³) от общего содержания пресной воды.

Таблица 1

Распределение пресных вод на земном шаре [168]

Водные объекты	Количество воды, тыс. км³
Ледники, подземные льды, постоянный снежный покров (в пересчете на воду)	24364,0
Подземные воды	10500,0
Влага в почве	16,0
Пресные озера	91,0
Болота	11,5
Вода в атмосфере	12,9
Биологическая вода (в живых организмах)	1,1
Итого:	34999,1

Соотношение частей гидросферы может меняться, т. к. в ней совершается постоянный круговорот воды, но общее количество воды на Земле остается практически неизменным. Под влиянием изменений геофизических процессов и все возрастающего воздействия человечества на природные процессы круговорот воды испытывает существенные изменения. Этот круговорот (или водообмен) прежде всего связан с тепловым балансом на поверхности Земли. При повышении температуры воздуха водообмен возрастает за счет усиления испарения с поверхности акваторий, что ведет к уменьшению речного стока и количества льда ледников. Общее потепление климата нашей планеты привело к изменению круговорота воды в направлении «перекачки» ее в Мировой океан. В северном полушарии средняя годовая температура повышалась на 0,6 °С, а на всей земле на 1,2 °С [168]. Началось повсеместное таяние снегов и уменьшение глетчерного льда. В результате, уровень Мирового океана за период с 1900 по 1964 г. повышался в среднем на 1,5 мм, а начиная с 30-х годов на 1,9 мм за год. Общий подъем за 65 лет составил около 10 см [168]. Это одна из причин уменьшения запасов пресной воды на земле.

Другой причиной является деятельность человека. За время с 1900 по 1975 г. общее водопотребление в мире возросло более, чем в 7 раз (с 400 до 3000 км³ в год). К 2000 году оно увеличилось по данным специалистов еще в 2 раза по сравнению с 1975 годом [168].

Из расходуемой человечеством воды до 70 % используется на нужды сельского хозяйства, около 20% на нужды промышленности и 10 % на бытовые нужды. Большой расход воды в сельском хозяйстве характеризуют следующие данные: за вегетационный период одно растение кукурузы испаряет до 200 литров воды. Расход воды с 1 га кукурузного поля составляет около 6 тыс. тонн, с 1 га яровой пшеницы – до 3,42 тыс. тонн, овса – до 5,62 тыс. тонн, клевера – до 7,43 тыс. тонн. На выращивание 1 тонны пшеницы требуется за вегетационный период 1,5 тыс. тонн воды, 1 т. риса – более 7 тыс. тонн, 1 т. хлопка – около 10 тыс. тонн. Подсчитано, что для производства суточной нормы пищевых продуктов в расчете на одного человека требуется не менее 6 м³ воды [125]. Развитие орошаемого земледелия увеличивает водопотребление в сельском хозяйстве.

По всем континентам площади орошаемого земледелия увеличиваются за этот срок более, чем в 10 раз. В нашей стране площади орошаемых культур в 1985 г. составляли около 21 млн. га, а уже к 1990 году были доведены до 23–25 млн. га [цит. по 137]. Расход воды на орошение 1 га в зависимости от климатических условий, характера почв, потребностей сельскохозяйственных

культур и способов орошения колеблется от 4 до 12 тыс. м³ в год. Большая часть этой воды до (80 %) расходуется безвозвратно.

В промышленности нет ни одной отрасли, где бы не расходовалась вода. Достаточно сказать, что на производство 1 тонны чугуна расходуется 20–50 тонн воды, на изготовление 1 тонны бумаги – 250 т, 1 тонны искусственного волокна – 2000–3000 т воды. Бурный рост промышленности определяет сильное возрастание этой статьи расхода пресной воды. С промышленностью связано и создание искусственных водоемов, общая акватория которых на земле достигает 300–400 тыс. км², а потеря воды за счет испарения с их поверхности превышает 100 км³ в год [168].

Расход воды на бытовые нужды наиболее высок в крупных городах, где он достигает 300–700 литров в сутки на человека. Самый высокий в мире уровень потребления воды – 700 л на человека в сутки в Москве. В сельских местностях в высокоразвитых странах он не превышает 100–120 л, а в слаборазвитых – 20–30 л. Эта статья расхода также возрастает в связи с увеличением населения Земли, усиливающейся урбанизацией и возрастанием потребностей людей. По данным агентства ЮПИ, в середине 1985 г. население Земли составило 4,9 миллиарда, к середине 1986 г. увеличилось на 79 миллионов, а к 2000 году составило более бмиллиардов жителей (т. е. за 15 лет возросло на 26 %).

Часть воды, расходуемой по упомянутым статьям, возвращается в природу, но в загрязненном состоянии. Это прежде всего относится к промышленности. Поэтому теперь придается такое большое значение строительству очистительных сооружений, которые должны способствовать возврату воды в достаточно очищенном от вредных примесей состоянии.

Таким образом, расходование пресной воды постоянно увеличивается, и к настоящему времени уже приходится говорить о дефиците ее на Земле. В 1977 году в Аргентине состоялась первая Всемирная конференция по водным ресурсам Земли, подчеркнувшая, что недостаток и загрязнение пресной воды во многих странах уже ограничивают развитие промышленности, создают трудные санитарные условия для населения, вызывают голод и повышенную смертность. В связи с этим Организация Объединенных Наций объявила период с 1980–1990 годы Всемирным десятилетием обеспечения населения водой и призвала правительства всех стран принять участие в организации необходимых мер. Еще в 1979 году Совет Министров СССР утвердил Положение о государственном контроле за использованием и охраной вод.

В нашей стране в целом недостатка пресной воды нет. Расход ее не превышает 1/6 прихода. Но распределение прихода и расхода воды по территории

страны очень неравномерно. Три великих сибирских реки: Обь, Иртыш, и Енисей уносят ежегодно в Северный Ледовитый океан до 1560 км³ пресной воды, что составляет 35 % стока всех рек страны. В общем итоге в северной половине РФ сосредоточено около 80 % годового стока рек, а в южных, засушливых областях, составляющих 25 % территории страны, лишь около 2 %. В самых обжитых районах нашей страны, где располагается около 80 % населения, 80 % промышленности, 90 % пригодных для сельского хозяйства земель сток рек не превышает 24 % суммарной величины [168]. На южные районы Европейской части страны, Среднюю Азию и Закавказье приходится лишь 16 % общего объема речного стока [цит. по 137].

Благодаря этому, в районах с недостаточным стоком рек и малым количеством осадков уже начинает сказываться недостаток пресной воды. Значительная часть стока рек Сыр-Дарья и Аму-Дарья уже используются на орошение, что вызывает опасения относительно судьбы Азовского моря [цит. по 71]. На орошение используется существенная часть стока рек Кубани и Дона. Поэтому проблема пресной воды в южной части нашей страны является одной из важнейших проблем современности.

Более 80 лет назад русским ученым Я. Демченко был впервые предложен проект поворота части сибирских рек на юг – в засушливые районы Казахстана и среднеазиатских Республик. Позднее этот проект неоднократно обсуждался в специальной литературе и печати. Предусматривалось проведение научных исследований и осуществление на их основе проектных разработок. В течение ряда лет этот проект всесторонне обсуждался научными и техническими кругами и широкой общественностью. В ходе обсуждения были высказаны серьезные опасения в отношении возможных последствий переброски на юг части воды северных рек. Прежде всего говорилось о вероятных экологических нарушениях, от которых пострадает флора и фауна в бассейнах нескольких рек. Геологи указывали на неподходящие грунты в намеченных для трассы каналов местностях. Медики говорили об опасности такой переброски в санитарно-эпидемиологическом отношении, историки опасались за памятники истории и культуры и т. д. Пять отделений Академии наук и географическое общество дали отрицательное заключение по проекту. К отрицательному заключению пришла и Временная научно-техническая экспертная комиссия по проблемам повышения эффективности мелиорации [73]. В результате было принято решение, в котором говорилось о прекращении работ по проекту переброски части северных и сибирских рек в южные районы страны в связи с необходимостью дополнительного изучения экологических и экономических аспектов этой про-

блемы. Вместе с тем особо подчеркивалась необходимость сосредоточить главное внимание на эффективном использовании имеющихся водных ресурсов. Поскольку сельское хозяйство является главным потребителем пресной воды, это требование относится прежде всего к нему.

Эффективное использование поливной воды основывается на изучении потребностей в воде различных сельскохозяйственных культур в разных почвенно-климатических условиях, т. е. на изучении их водного режима в связи физиолого-биохимическими процессами и возможностей направленного воздействия на водный режим с целью повышения устойчивости и продуктивности этих культур. В нашей стране с преобладанием континентального климата также большое значение имеет разработка мероприятий, снижающих вредное влияние засухи на растения. Засухоустойчивость растений, по словам крупнейшего авторитета в этой области П.А. Генкеля [цит. по 137], основывается на особенностях их водного режима и структурных характеристиках протоплазмы клеток. Следует отметить, что даже в условиях орошения нередко остается вредное влияние атмосферной засухи на растения, так, что актуальность повышения засухоустойчивости их сохраняется не только для богарного, но и для поливного земледелия.

Поскольку физиология растений является теоретической основой растениеводства, именно физиологи растений на основе глубокого изучения вопросов водного режима должны быть главными советниками в сельском хозяйстве по вопросам организации оптимального водного режима сельскохозяйственных культур.

ГЛАВА 1. ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ УЧЕНИЯ О ВОДНОМ СТАТУСЕ РАСТЕНИЙ

1.1. РЕТРОСПЕКТИВНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ВОДНОГО РЕЖИМА РАСТЕНИЙ

1.1.1. ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ УЧЕНИЯ О ВОДНОМ РЕЖИМЕ РАСТЕНИЙ

Из современных мыслителей лучше всех значение воды определил крупнейший ученый, основоположник ряда новых научных дисциплин, биохимик и минералог, академик В.И. Вернадский: «Вода стоит особняком в истории нашей планеты. Нет природного тела, которое могло бы сравниться с ней по влиянию на ход основных геологических процессов. Нет земного вещества, живого тела, которое ее бы не заключало. Все земное вещество ею проникнуто и охвачено» [168]. Человечество во все времена стремилось к познанию этого удивительного вещества – воды, сознавая ее исключительную значимость для жизни. Согласно космогонической теории, египтяне утверждали, что вначале не было ни неба, ни земли: окруженную густым мраком Вселенную наполняла первичная вода.

Научный подход к явлениям мира, и, в частности, к воде, был связан с именем Милетского (624–548 до н.э.), которому было присвоено звание мудреца за умение применять свои знания на практике.

Этот ученый жил в период эллинской цивилизации и им была создана Ионийская школа. Наука эллинов была многим обязана египетской цивилизации, но именно в Греции впервые за всю историю человечества у людей появилось стремление к знанию ради знания.

Для развития представлений о воде имеет значение высказывание Фалеса, переданное Аристотелем: вода есть вещество изначальное и составляет материальную основу всех вещей. Изначальным элементом он считал ее потому, что без нее невозможна жизнь. Позднее Аристотель указывал на три положения, которые легли в основу философии Фалеса: все живое употребляет пищу, содержащую влагу, из влаги возникает тепло и поддерживается ею, семена находятся во влажном состоянии.

Уже тогда вода была в числе четырех главных элементов (огонь, воздух, вода, земля), из которых состояли все вещества в разных числовых сочетаниях.

Представителем Ионийской школы был отец медицины Гиппократ (460 г. до н. э.). По его мнению, вода состоит из двух частей: одна была разряженной, легкой и светлой, вторая – плотной, мутной и темной.

Воду можно выделить из всех предметов, содержащих ее, а влага есть решительно во всем.

Таким образом, традиция научного поиска начинается с Милетской школы, в частности, со времен «первого философа» Фалеса. В период древнегреческой цивилизации человек делает попытки понять явления природы и начинает задумываться над естественными причинами явлений мира. В это время были посеяны первые семена науки о воде, которые дали всходы только по прошествии двух тысяч лет.

В век Платона и Аристотеля (385 г. до н. э.) была сделана попытка объяснения появления воды. Платон считал, что внутри земли имеется подземный водоем Тартар. Пропась, в которой он помещается, проходит сквозь всю землю. Вода всех источников течет обратно в Тартар. Платону было известно одно из свойств воды, а именно, она всегда течет вниз.

Им были сформулированы законы о водопользовании. В частности, он считал, что, если кто-либо намеренно загрязнил водный источник или отравлял чужой водоем и отводил воду на свой участок, он должен был возместить убытки, причиненные соседу и очистить водоем от загрязнений.

Если бы эти положения соблюдались на протяжении веков, очевидно перед нами не стояла бы сейчас проблема загрязнения воды.

Период «Римской цивилизации» относится к 100 г. до н. э. В это время было создано мало научных концепций, но римляне были «Инженерами-практиками». Их акведуки (водопроводы) по сей день вызывают восхищение, хотя строились они без сознательного употребления законов физики.

Теоретическими исследованиями этого периода был отмечен Луций Анней Сенека (65 г. н. э.). Его труд «Вопросы природы», состоящий из ряда книг, включал исследования по астрономии, физике, метеорологии. В книге IV «Вопросов природы» Сенека излагает мысли о происхождении снега и града. Град, по его мнению, падает из дождевой тучи. Градины круглые потому, что всякая капля стремится к шарообразной форме, и если в начале падения они имеют неправильные очертания, то пролетая сквозь слой плотного воздуха они вращаются и приобретают округлую форму.

С 200 по 1500 годы нашей эры значительно уменьшилось стремление к научным исследованиям. И этот период не дал значительных успехов в развитии учения о воде. Однако следует отметить, что в это время в Корее и Китае

появились первые приборы, определяющие количество выпавших осадков, дождемеры и снегомеры. XVI век внес новую струю в развитие этого учения. Оно было связано с великим гением Леонардо да Винчи (1452–1519 г.), который дал наукам о воде (гидрологии, гидротехнике, метеорологии) большой стимул к прогрессу. Им был задуман «Трактат о воде», где должны были быть рассмотрены следующие разделы: о самой воде, о веществах, находящихся в ней, о реках и др. Но этот труд не был завершен и до нас дошли только его рукописи. Леонардо да Винчи занимался анатомированием трупов, отыскивая в них сходство со строением других живых существ и с самим мирозданием. Он писал: «Древние говорили, что человек – это Земля в миниатюре. И конечно это мнение справедливо... Те же причины, которые удерживают кровь в голове человека заставляют воду подниматься на вершины гор. Та же самая сила, которая заставляет жидкость внутри человеческого тела двигаться по закону тяжести, гонит воду по жилам Земли, в которые она заключена. Как кровь поднимается снизу тела, как влага из корней виноградной лозы поднимается к надрезу на ее стволе, так и вода поднимается из морских глубин к горным вершинам, выливается там и возвращается в море. Так она всё движется в непрерывном круговращении, снизу вверх и сверху вниз, никогда не оставаясь в покое, не отклоняясь ни от своего предназначения, ни от своей природы [24]. Конечно, не все сказанное этим ученым согласуется с современными взглядами, но следует признать, что он четко и верно сформулировал основные положения концепции о круговороте воды в природе.

До XVI столетия предположение о том, что вода является единственный пищей для растений, выдвинутое еще древними учеными, оставалось не опровергнутым.

Экспериментальная проверка этого утверждения была сделана в 1600 году голландским ученым Ван-Гельмонтом, который впервые поставил физиологический опыт и «доказал» справедливость древней гипотезы. Он писал: «Я взял глиняный сосуд, в который поместил 200 фунтов высушенной в печи земли, затем смочил ее дождевой водой и посадил ветвь ивы, весившую 5 фунтов. Ровно через 5 лет из нее выросло дерево, которое весило 169 фунтов и 3 унции. В сосуд никогда не вносили ничего, кроме дождевой или дистиллированной воды для увлажнения земли, когда это было необходимо, и через 5 лет сосуд остался полным земли, которая еще больше уплотнилась. Для того, чтобы никакая пыль не попадала в почву, сосуд был закрыт листом жести с множеством отверстий. Я не взвешивал листьев, опадавших осенью. По окончании опыта я снова высушил землю и получил те же самые 200 фунтов, как

и вначале опыта, за исключением примерно 2 унций. Следовательно, 164 фунта древесины, коры и корней выросли из одной только воды» [65]. Ван-Гельмонт не сомневался в правдивости сделанных выводов и даже несколько позже Роберт Бойль, проводя опыты с растениями тыквы, подтвердил сделанный ранее Ван-Гельмонтом вывод.

В 1699 г. Джон Вудворд поставил самостоятельный эксперимент с растениями мяты, которые выращивались на воде, взятой из разных источников с добавлением в нее садовой земли. Было отмечено усиление роста растений в последнем варианте. Это дало основание сделать вывод о том, что «вещество, из которого образуются растения – земля».

«Водная теория» хотя и пошатнулась, но имела еще много сторонников, в числе которых был Шрадер, получивший премию Берлинской Академии наук за опыты, доказывающие, что минеральные вещества вегетирующего растения образуются из воды при участии «жизненной силы».

Большую роль в понимании перемещения воды по растению сыграли эксперименты итальянского ботаника Марчелло Мальпиги, доказавшего наличие в растениях восходящего и нисходящего тока воды и питательных веществ, позволившие наблюдать вытекание сока выше места среза. Это дало основание сделать вышеприведенный вывод.

В начале XVIII века английским ученым Стивенсом Гельсом было доказано наличие в растениях верхнего (транспирации) и нижнего (корневого давления) концевых двигателей. Он экспериментально установил количество воды, испаряемое растениями в разное время суток и в процессе вегетации при разных внешних условиях. Эти достижения Гейльса приблизили разгадку того, что же является пищей для растений. И только благодаря опытам Сенебье, доказавшим важное значение углекислоты для растений, пришлось отказаться от гипотезы, объясняющей роль воды как основного источника питания, хотя значимость воды для жизни растения от этого не уменьшилась [65].

До XVIII века существовало представление о воде как об индивидуальном химическом элементе.

В 1781 г. Г. Кавендиш впервые синтезировал воду, а в 1783 г. А. Лавуазье, повторив эти опыты, сделал вывод о том, что вода есть соединение кислорода и водорода. В 1800 г. была установлена формула воды. И только спустя 129 лет был определен изотопный состав воды и это позволило выдвинуть представления о «живой» воде – протии и «мертвой» – дейтерии. Были исследованы ее свойства, установлены аномалии и доказана распространенность ее на Земле, межзвездном пространстве, в космосе [168]. Физиологические иссле-

дования водообмена растений были начаты с конца XIX столетия и связаны с именем Сакса, Пфеффера, Шимпера, Ливингстона, а в России – К.А. Тимирязева, Е.Ф. Вотчала, Н.А. Максимова, И.И. Туманова, П.А. Генкеля, Н.С. Петина, А.М. Алексеева, Ф.Д. Сказкина, Н.А. Гусева и других исследователей как отечественных, так и зарубежных, внесших большой вклад и развитие этого сравнительно молодого раздела физиологии растений. В первой половине XIX столетия внимание ученых было привлечено к исследованию растительной клетки, как основной функционирующей части растения. Этому способствовали микроскопические исследования ее компонентов: ядра, хромосом, пластид, митохондрий.

Пионером ультрамикроскопического изучения протоплазмы был Н.М. Гайдуков. Начав свои исследования в 1906 г., он первым приложил понятия и представления коллоидной химии к изучению свойств протоплазмы, установив ее гетерогенность [156].

В связи с развивающимися представлениями о структуре протоплазмы стали исследоваться вопросы, связанные с изучением ее проницаемости для различных химических соединений и воды.

Во второй половине XIX столетия Сакс установил влияние температуры на поглощение воды корнями растений табака, а несколько позже появились работы Пфеффера, объясняющие влияние температуры на осмотические процессы [64].

В 1877 г. Пфеффером была опубликована книга «Осмотические исследования», где он сообщал о том, что в середине XVIII века Нолле было открыто явление осмоса, т. е. перемещения воды в раствор через перепонку. Затем эти исследования на протяжении долгого времени проводились Дютроше.

Пфеффер, на основе осмотических представлений, провел тщательное изучение движения нитей, позволившее установить, что при их сокращении вода из клеток поступает в межклетники и при этом сокращается объем протопласта.

Эти наблюдения привели его к предположению о том, что в состоянии покоя протопласт оказывает давление на клеточную оболочку, растягивая ее изнутри. Затем он заменил растягивающее действие давления клеточного содержимого на оболочку грузиком, прикрепленного к тычинкам, что позволило ему установить силу, действующую на оболочку (равную 2 атм).

Таким образом, им было доказано существование в клетках тычиночных нитей значительного осмотического давления, о котором не было известно науке того времени. Поэтому эти исследования были одним из наиболее круп-

ных открытий, сделанных в области физиологии растений. С действием осмотического давления клеточного сока на оболочку растительных клеток физиологии стали связывать процесс поглощения воды, явления роста и механических свойств растительных тканей. Была создана упрощенная модель растительной клетки как осмотической ячейки, которая используется и до настоящего времени. Следует отметить, что при использовании этого подхода протоплазме отводилась роль полупроницаемой перепонки, способной пропускать воду и препятствовать прохождению растворенных веществ клеточного сока. При этом первостепенное значение приобретал клеточный сок, осмотическое давление которого использовалось для объяснения поступления воды [2]. Это была ошибочная аналогия. Учение о плазматической перепонке, отделяющей протоплазму от оболочки и вакуоль от протоплазмы, было также развито Пфеффером. Этим двум слоям (плазмалемме и тонопласту) приписывалась роль барьера, используемого для пропускания или задержания веществ. При этом Пфеффер отвергал всякую мысль попытаться объяснить избирательную способность протоплазмы процессами, связанными с ее жизнедеятельностью, т. к. мертвая и жизнедеятельная протоплазма, по его мнению, согласуется в диосмотических свойствах. Для доказательства этого утверждения Пфеффер фиксировал протоплазму корневых волосков изотоничным раствором соляной кислоты, сохраняя целостность периферического слоя, после чего им было установлено одинаковое непроницаемость красящих веществ как в живые, так и мертвые клетки.

На основании этого подхода, Пфеффер представлял себе плазматическую перепонку твердой и не способной к росту, приписывал ей свойства, присущие искусственным осадочным перегородкам.

Полученный позднее экспериментальный материал позволил установить, что протоплазма обладает селективной или избирательной проницаемостью к различным веществам и, кроме того, она сама по себе непостоянна и изменяется под влиянием внешних факторов. Эти наблюдения требовали допущения известной внутренней дифференцировки протоплазмы.

Поэтому Краббе в своей работе о влиянии температуры на осмотические процессы живых клеток, вышедшей в 1986 г., дает новое освещение вопроса о роли плазмалеммы в процессе поступления воды. Им были поставлены опыты, позволяющие выяснить влияние температуры на осмотические процессы в сердцевине подсолнечника и молодых корнях лука. Объекты помещались в растворы сахарозы при разной температуре (4 °С и 26 °С). Отношение сокращений размеров клеток в первые минуты опыта составляло 1:2,5 и 1:3. В опытах с подсолнечником температурное влияние на количество протекающей воды по молодой сердцевине оказалось еще выше: при 0–5 °С соотношение со-

ставляло 1:5, а при 26–25 °С – 1:8. Таким образом, было установлено, что скорость осмотического движения воды в молодых сердцевинных клетках от 3 до 5 раз больше, чем скорость тока движения через осадочные перепонки.

Краббе объясняет высокую проницаемость протоплазмы для воды при относительно высоких температурах ее способностью изменять интермицеллярные пространства в поверхностном слое [64]. Связанные с температурными колебаниями изменения скорости поступления воды в клетки, он объяснял качественными изменениями поверхностной перепонки – сужением или расширением пор.

Причем, Краббе считал, что эти изменения имеют не чисто физическую природу, а являются результатом процессов, зависящих от жизнедеятельности протоплазмы. Плазматическую перепонку, автор представлял как живое образование, способное под влиянием температуры изменять диаметр своих пор – интермицеллярных пространств.

Противоречивые мнения двух ученых (Пфэффера и Краббе) послужили основанием для развития новых представлений о протоплазме и роли поверхностной мембраны в транспорте воды.

Эти исследования были начаты в начале XX в. и были связаны с зарождением и развитием коллоидной химии, которая имела широкое применение в самых разных аспектах естествознания и особенно в интерпретации строения протоплазмы.

В.В. Лепешкин [цит. по 137] отмечал, что изучение своеобразных особенностей коллоидного состояния вещества, а также целого ряда процессов, наблюдающихся у коллоидов (коагуляция, коацервация, адсорбционные явления) и сопоставление их с процессами, происходящими в живой протоплазме, убеждают исследователей в коллоидной природе последней и открывают широкий простор для дальнейших исследований в этой области.

Различные физические свойства протоплазмы могут быть объяснены, по мнению В.В. Лепешкина, только ее структурой.

В связи с выдвинутыми коллоидно-химическими понятиями о строении протоплазмы, автор широко развивает представления о структуре поверхностной перепонки и предпринимает исследования по выяснению проницаемости ее для разных химических соединений. Он развивает положение о том, что протоплазма – это коллоид с наличием гетерогенной структуры, состоящей из воды, белковых тел и липоидов.

Вследствие коллоидного строения наружная перепонка может подвергаться коагуляции и отвердеванию, при этом лишаясь свойства селективной

проницаемости. Причиной перехода может быть температура, деформирование протопласта и др.

Проницаемость ее, по мнению Лепешкина, определяется способностью различных веществ растворяться в дисперсионной среде перепонки. Следовательно, вода легко проходит через такую систему, что же касается других веществ, то возможность их эндосмоса в клетку зависит от специфичности их растворения в липидной и белковой фазах. Например, присутствие липоидов в поверхностном плазматическом слое обуславливает необыкновенно большую проницаемость протоплазмы для анестезирующих веществ, которые трудно растворяются в воде и хорошо в липоидах. Чем меньше липоидов содержится в перепонке, тем в большей мере становится она проницаемой для солей и других соединений, хорошо растворимых в воде.

Что касается изменчивости осмотических свойств плазматической перепонки под влиянием различных факторов внешней среды, то, по мнению В.В. Лепешкина, причина ее лежит, несомненно, в изменчивости ее химического состава и физического состояния.

Таким образом, коллоидно-химическое представление о структуре протоплазмы использовано первоначально для объяснения проницаемости ее для воды.

С другой стороны, эти представления нашли широкое обоснование взаимодействий воды с диспергированной фазой – ионами, молекулами, мицеллами гидрофильных коллоидов. В связи с этим в водном режиме растений стал широко использоваться термин гидратация. Так явление ориентации диполей воды в электрических полях ионов стало называться электростатической гидратацией [2]. Среди тех, кто наиболее полно дал представление о гидратации коллоидов и комплексных коллоидных систем, был С.М. Липатов [108]. Им было предложено различать понятия общей гидратации и хемогидратации и предложена стройная целостная схема, позволяющая понять взаимодействие воды с компонентами коллоидной системы.

Согласно его представлениям, молекулы органических соединений построены из цепей, по длине которых расположены полярные (COOH , OH , CHO , CO , NH_2 , CONH_2) и неполярные (CH , CH_2 , CH_3) группы. Вода фиксируется только по месту полярных (активных) групп, поэтому гидратация не может быть равномерной. При гидратации молекул радиус действия сил меньше, чем при ионной гидратации. Гидратация мицелл связана с гидратацией молекул, слагающих мицеллу, и происходит по месту расположения гидрофильных групп.

Гидратированные молекулы или мицеллы покрыты связанной с ними водой в виде сферы, состоящей из нескольких слоев. Эти представления дали ос-

нование предполагать, что в коллоидных системах имеет место полимолекулярная гидратация.

Согласно представлениям С.М. Липатова [108] у самой поверхности мицеллы (молекулы) располагается прочносвязанный с нею Лэнгмюровский мономолекулярный слой, а за ним следует рыхло связанные слои воды, в которых молекулы сохраняют способность теплового движения.

Благодаря рыхлому строению мицелл вода может проникать внутрь ее и гидратировать расположенные там активные группы. В связи с этим стали различать поверхностную или мицеллярную и пермитоидную или молекулярную гидратацию.

Кроме того, вследствие ионизации молекул, слагающих мицеллу, или адсорбции ионов появляется свободный заряд, создающий электрическое поле, которое вызывает дополнительную ориентацию молекул воды. Толщина водной сферы в этом случае будет определяться электрическим потенциалом поверхности мицеллы.

Часть воды может удерживаться мицеллой механически вследствие геометрического захвата. Этот процесс был назван иммобилизацией. Образующая вокруг мицеллы толща диффузных водных слоев препятствует сближению (их агрегации), тем самым повышая стойкость коллоидной системы.

Из сказанного видно, что процесс взаимодействия воды с мицеллами представляет собой сложное и многостороннее явление, приводящее в конечном итоге к набуханию мицелл гидрофильного коллоидного золя.

Но при исследовании этого процесса был установлен факт сжатия. Изучение теплового эффекта набухания показало, что уменьшение объема происходит за счет сжатия воды [2]. Утвердившиеся взгляды коллоидной химии стали переноситься на отдельные компоненты протоплазмы.

Так в 40-х годах XX в. появляется литература, касающаяся коллоидной химии белковых веществ [132]. Эти авторы предполагают, что гидратация белков определяется расстоянием расположенных на них заряженных ионов. Они пишут: «При очень близком расположении зарядов никакой ориентации диполей воды и гидратации происходить не будет. По мере их удаления друг от друга, хотя действие поля и будет ослабевать, но вблизи зарядов будет все же происходить ориентация диполей воды, стремящаяся к установлению диполей, по возможности, параллельно оси, соединяющей заряды... При дальнейшем увеличении расстояний между противоположными зарядами взаимное усиление ориентировки молекул воды ослабевает и при достаточном расстоянии ионных групп исчезает».

Вебер с сотрудниками [132], выдвигали предложение о том, что гидратация белков мало зависит от степени их ионизации. Так было установлено, что у яичного альбумина величина гидратации между рН 3 и рН 10 остается постоянной, т. е. не зависит от ионизации белка.

Де Бур и Диппель считали, что наиболее сильно гидратируются в белках пептидные связи [113]. В дальнейшем, все эти подходы будут переноситься на протоплазму и в связи с этим попытки решить вопрос о состоянии воды в ней приведут к различным гипотезам, которые будут объединены в 5 различных групп: 1) представление о протоплазме как о гидрозоле или гидрогеле; 2) представление о протоплазме как о коацервате; 3) представление о протоплазме как о золе, дисперсионной средой которого и является вода; 5) представление о протоплазме как о макромолекулярном геле [2].

Но спустя некоторое время дискуссия по вопросу об агрегатном состоянии протоплазмы потеряла смысл, т. к. достижениями коллоидной химии была доказана легкость изменения агрегатного состава гидрофильных коллоидных систем: переход от золя в гель в процессе застудневания, обратный переход при неограниченном набухании и пептизации.

Представления о протоплазме как о гидрогеле разделялось многими крупными биологами: Пфэффером, Артуром Мейером, Штруггером.

Согласно этой гипотезе, протоплазма растительных клеток как в состоянии гидрозоля, так и в состоянии гидрогеля должна наряду со свободной водой содержать коллоидно-связанную (гидратация мицелл), осмотически связанную (гидратация молекул) и структурно-связанную воду. Таким образом, к середине XX столетия биологическая литература стала пополняться исследованиями, посвященными изучению содержания «свободной» и «связанной» воды в растениях в связи с различными условиями среды.

Свободной считается вода, сохранившая все свойства чистой воды: подвижность, способность замерзать при 0 °С и быть растворителем. Связанная вода утрачивает эти свойства.

При учете содержания свободной и связанной воды в объекте исследователи считали часть воды, удерживаемой силами, меньшими принятой величины водоотнимающего раствора (обычно использовался гипертонический раствор сахарозы) – за свободную воду, а большими силами – за связанную. При изучении замерзания воды условно было принято считать, что замерзающая при охлаждении до – 15 °С – это свободная вода, а остальная – связанная. Конечно, такая граница состояний воды чисто условна, но для целей сравнения одного объекта с другим это считалось вполне допустимым.

Университетская наука этого времени мало интересовалась вопросами водного режима, хотя Уставом от 1863 г. в Университетах были созданы первые кафедры физиологии растений. Поэтому сведения о воде были разрозненными, не вскрывали основных достижений по этому вопросу и соответственно не ставились перспективные задачи.

Первым, кто обобщил эти исследования, был К.А. Тимирязев.

Свое образование он начал в Петербургском университете, а затем продолжил его у крупных физиков и химиков того времени: Кирхгофа, Гельмгольца, Бунзена, Бертло, физиолога Клода Бернара и ботаника Гофмейстера. Но наибольшее значение для К.А. Тимирязева имела его работа у одного из основателей агрономической химии Буссенго, которого он называл своим учителем.

По возвращении в Россию К.А. Тимирязев сначала работает в Петровской академии, а затем в Московском университете. В своих исследованиях наряду с вопросами воздушного питания растений он значительное внимание уделял проблеме водного режима растений. Результаты собственных исследований и его взгляды по этому вопросу были изложены в публичной лекции, прочитанной им 26 марта 1892 г. в Политехническом музее в Москве. Лекция называлась «Борьба растения с засухой» и явилась откликом на бедствие, связанное с засухой и неурожаем, постигшим Россию в 1891 г. К.А. Тимирязев выступает как натуралист, вскрывающий причинные связи и способы борьбы растения с засухой. В начале своей лекции он подводит итог тому, что было известно науке того времени о водном режиме и засухоустойчивости растений. Им была установлена физиологическая природа процесса транспирации и зависимость ее от внешних условий. Далее он разграничивает содержащуюся в растениях воду на организационную, которая необходима растениям в малом количестве и воду расходуемую, испаряемую в больших размерах, и рассматривает способы самозащиты растений от расходования больших количеств воды. В заключительном разделе этой лекции К.А. Тимирязев делает выводы для сельскохозяйственной практики, обращая внимание исследователей на то, что для сокращения расхода воды, следует регулировать уровень вносимых удобрений, устранять сорные растения с полей, бесполезно растрачивающих влагу, вводить в культуру засухоустойчивые сорта растений и организовать искусственное орошение полей.

Долгое время эти обобщенные сведения по водному режиму и засухоустойчивости растений являлись единственным источником и использовались широкими кругами агрономов, ботаников и физиологов растений.

В дальнейшем исследования по водному режиму растений проводились по трем основным направлениям: 1) изучение водного обмена растений (транспорта

и расхода); 2) содержания и состояния воды в различных органах; 3) ее роли в устойчивости растений против неблагоприятных факторов среды в связи с обменом веществ. Последнее направление связано с экологией водного режима.

Исследования водного обмена растений

Еще в конце XIX столетия Саксом было установлено, что завядание растений связано с прекращением поступления воды в корни. Физиологический анализ процесса поглощения воды корневыми системами привел к проблеме изучения механизмов проведения воды по растению и отдачи ее в атмосферу.

Поступление воды в растительную клетку объяснялось первоначально явлениями осмоса, как главного фактора, определяющего способность клетки поглощать воду. Но позднее было установлено, что при малой растяжимости клеточной оболочки даже незначительное увеличение объема протопласта наталкивается на препятствие к дальнейшему поглощению воды. Это потребовало новых подходов к объяснению транспорта воды. Большой вклад в развитие этого направления внес Д.А. Сабинин. Он был одним из немногих представителей так называемой физической физиологии. После окончания Петербургского Университета он начал работать сначала на кафедре, а затем во вновь открытом Пермском университете. Здесь он опубликовал свою первую монографию «О корневой системе как осмотическом аппарате». Им была пересмотрена упрощенная схема поступления воды в клетку на основе сосущей силы (S), принятой как разность между осмотическим (P) и тургорным давлением (T), т. е. $S=P-T$. Им была обоснована возможность более широкой амплитуды значений S , допускалось наличие отрицательного значения S и превышение ею осмотического давления.

Д.А. Сабинин полагал, что увеличение S возможно за счет отрицательного тургорного давления, когда уравнение сосущей силы принимает следующий вид: $S=P-(-T)$ или $S=P+T$. Отрицательная сосущая сила возможна, когда $T>P$; в этом случае клетка не поглощает воду, а выделяет ее. Им также было обосновано участие электроосмотических сил в поглощении воды растительными клетками. Это было новым подходом в объяснении транспорта воды, т. к. на протяжении долгого времени после установления Пфедфером основных закономерностей определяющих величину осмотического давления растворов, оставалось незамеченным существование процессов электроосмоса, и в концепции «растительная клетка – осмометр» не находило представление о наличии поверхностной электрически заряженной мембраны.

Таким образом, поступление воды в корень стало рассматриваться с учетом трех процессов: поглощения воды биокolloидами и клеточными оболочками, поглощения осмотическим путем и за счет процесса электроосмоса. На этом этапе возникли представления о водоудерживающей силе среды, позволившие составить общую схему условий транспорта воды по растению. В почве в связи с высокой относительной влажностью водоудерживающие силы очень малы и приближаются к нулю. В воздухе, когда относительная влажность снижается до 50 %, водоудерживающая сила выражается сотнями МПа. В клетках растений они достигают от 0,1 до 1 МПа [156]. Следовательно, на границе атмосферы и наземных органов растений устанавливается громадный перепад этих величин, что является причиной возникновения тока воды от корневой системы к испаряющим органам-листьям.

Большое внимание Д.А. Сабинина было привлечено к обоснованию второго механизма, обеспечивающего транспорт воды, плачу растений.

В своей монографии «Физиологические основы питания растений» 1955 г. (изданной после его смерти) он дает углубленный анализ этого процесса. К своим исследованиям Д.А. Сабинин привлек ряд учеников и сотрудников: П.А. Генкеля, Л.С. Литвинова, О.Ф. Туеву, О.М. Трубецкову, С.А. Бассарскую, Н.Г. Потапова и др. Таким образом, поступление воды в растительную клетку и транспорт ее стали связываться не только с коллоидными представлениями о протоплазме, но и рассматривать его в зависимости от жизнедеятельности растений.

Большой вклад в развитие исследований по транспорту воды внесли работы Е.Ф. Вотчала. Он окончил Казанский университет, но научную работу начал в Москве под руководством К.А. Тимирязева. Его крупной работой было исследование передвижения воды по древесному стволу, где применялась методика с автоматической записью изменений давления в проводящих воду элементах древесины. В статье Е.Ф. Вотчала «О давлении воды (пасоки) в растениях», опубликованной в 1897 г., дано научное обоснование теории поднятия воды по растениям и роли концевых двигателей в этом процессе. Эти представления до сих пор являются общепринятыми. Свое исследование Е.Ф. Вотчал представил в виде магистерской диссертации, но ввиду ее большой научной ценности ему была присуждена степень доктора.

Все его научные статьи были опубликованы на русском языке и долгое время не были известны на Западе. Е.Ф. Вотчал имел многочисленных учеников, из которых самым выдающимся был В.Р. Заленский, выполнивший исследование по количественной анатомии листьев различных ярусов на стеблях од-

них и тех же растениях. Опытами В.Р. Заленского было установлено, что при переходе от нижних ярусов листьев к верхним уменьшаются размеры устьиц и клеток эпидермиса, гуще становится сеть жилок и возрастает число устьиц на единицу поверхности. Аналогичная закономерность наблюдалась при сравнении растений сухих и влажных мест обитания. Эти изменения были названы ксероморфными, а последовательность их проявления получила название «закона Заленского» и была использована в качестве основы, выдвинутой позднее Н.А. Максимовым теории засухоустойчивости растений. Развитию учения о транспорте воды способствовали блестящие работы Диксона – ботаника и Джоли – физика в Англии. Обобщение этих исследований, и представлений Е.Ф. Вочала о наличии в растениях двух концевых двигателей дали твердое обоснование «теории сцепления». Согласно этой теории, вся вода в растениях рассматривается как единое целое. Она удерживается силами межмолекулярного притяжения и приводится в движение по сосудам ксилемы двумя концевыми двигателями: нагнетанием со стороны корневой системы и присасыванием со стороны листьев, обусловленным испарением воды с их поверхности. Эта теория нанесла большой удар различного рода виталистическим умозрениям и в настоящее время считается одной из прочнообоснованных теорий водного режима растений.

Для развития представлений о транспорте воды и ее расходовании имела значение вышедшая в 1904 г. специальная монография по транспирации растений, составленная Бургерштейном, которому удалось обобщить до 400 научных работ. Но почти все они страдали общим недостатком, в значительной мере их обесценивающим, именно тем, что процесс транспирации рассматривался в них совершенно оторвано от других физиологических процессов. Кроме того, исследователи часто пользовались срезанными ветками, поставленными в воду. Этот прием мог дать весьма отдаленное представление о действительной потере воды, когда связь отдельных частей растения не нарушалась.

Конец XIX века был отмечен возникновением новой отрасли ботаники – экологии растений.

В связи с этим исследования по водному режиму и, в частности, транспорт и расход воды стали рассматриваться в зависимости от условий окружающей среды.

Для познания особенностей водного режима определенных групп как культурных, так и дикорастущих растений, определяющих собою успешность и возможность их произрастания, большое значение имело изучение их отношения к недостатку воды.

Новым этапом в учении о транспорте воды не только в растении, но и в системе: почва-растение-атмосфера явились исследования А.М. Алексеева [2], впервые широко использовавшего термодинамический подход для характеристики многих явлений водного режима растений. В качестве основной движущей силы транспорта воды он предложил способность вещества (в частности воды) к рассеянию, которая может оцениваться величиной химических потенциалов (или парциальных химических потенциалов, если вода находится в системе веществ). Разность химических потенциалов воды вызывает ее движение из почвы в растения, из корня в стебель и лист, из листа в атмосферу. В качестве характеристики водного потенциала А.М. Алексеев предложил активность воды, связанную с химическим потенциалом воды уравнением: $M_i - M_o = RT \ln a$, где $M_i - M_o$ – разность химических потенциалов воды в данном и стандартном состоянии, a – активность воды.

Значительно позднее такая же точка зрения на основную движущую силу транспорта воды была высказана Р. Слейчером [162], который подчеркнул особое значение выражения $M_i - M_o$ и в качестве характеристики химического потенциала воды, отнесенного к единице объема ее, предложил водный потенциал, $\psi = (M_i - M_o) / V$, определяемый как энергию на единицу объема. Таким образом, как активность воды, так и водный потенциал основывается на разности химических потенциалов воды в данном и стандартном состоянии.

В 60-х годах в связи с развитием представлений о свободном пространстве клеток было высказано мнение о том, что содержащуюся в клетках воду можно подразделить на воду живых протопластов и воду, содержащуюся в свободном (поровом) пространстве [141]. Согласно представлениям Саляева [цит. по 137], вода порового пространства, заполняя промежутки между живыми клетками, составляет единую гидродинамическую систему, связывающую во едино все части растения. А.П. Петров установил, что клетки растений способны регулировать свою оводненность, поглощая воду из порового пространства и выделяя ее обратно. Поэтому активность воды в поровом пространстве может играть важную роль в координации функций клеток.

Большой интерес представляет монография Т. Козловского [94], посвященная ксерофитам, в которой специальное внимание уделяется поглощению и перемещению воды, потери ее растениями и влиянию водных дефицитов на рост и развитие растений.

В этой работе, исследуя влияние водного дефицита, автор показал, что напряженность влаги в растениях оказывает явное влияние на такие процессы как поглощение воды, корневое давление, закрывание устьиц, плач, растений, транспирации, фотосинтез, дыхание, рост побегов и корней.

В настоящее время этот подход нашел развитие в работах А.А. Зялалова. Его монография «Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению» является весомым вкладом в развитие учения о водном режиме [78]. Им предложен новый термодинамический параметр – депрессия химического потенциала воды и сделаны оригинальные методические разработки. Рассмотрены вопросы ксилемного транспорта и перенос воды из листа в атмосферу.

Исследования недавнего времени показали, что восходящий водный ток в растении нельзя объяснить только перемещением воды по градиенту химического потенциала, хотя он остается основным движущим механизмом. В.Н. Жолкевич [70] развил представления о том, что в продвижении воды по растению на всем пути ее восходящего тока, кроме вышеуказанного фактора, определенную роль играют ритмические микроколебания потенциала давления паренхимных клеток вследствие их пульсаций. Последние являются своеобразным механизмом, регулирующим водный потенциал и создающим его локальные градиенты на пути восходящего тока воды. Ритмические микроколебания паренхимных клеток являются энергозависимыми и могут быть объяснены наличием актомиозиноподобных белков [137].

Значительные успехи были достигнуты в исследованиях транспорта при помощи тяжелой воды.

Чистая тяжелая вода (D_2O) с содержанием дейтерия не менее 99 % была получена Льюнсом и Макдональдом в 1933 г.

С открытием тяжелой воды начались исследования по выявлению ее токсического действия на растения и поступления ее в ткани.

В соответствии с проведенными исследованиями было установлено, что дейтериевая (D_2O) и тритиевая вода (T_2O) в повышенных концентрациях оказывают действие на рост и развитие растений, а в высоких – вызывают летальный эффект. В сравнительно низких концентрациях (до 15-20 ат. % D) дейтериевая вода не влияет отрицательно на физиологические процессы, а в ряде случаев обнаруживает стимулирующее действие [71; 137]. Несколько позднее начались работы по изучению скорости диффузии тяжелой воды в растения. Было установлено, что при погружении тканей в растворы тяжелой воды с последующим переносом их обычную воду в них происходит соответствующий обмен по законам диффузии двухкомпонентных систем [137]. Несколько позднее Лебедевым [цит. по 137] было установлено, что «связанная» вода является легкоподвижной и обмениваемой, и что скорость обмена воды в растениях значительна.

Опытами Б.Б. Вартапетяна [цит. по 137] было установлено, что при погружении растений фасоли корнями в H_2O^{18} (тяжелокислородную воду) у по-

следних в течении 1 мин. обменивалось до 50 %, а через 7 мин. практически вся вода была замещена на тяжелую.

Б.Б. Вартапетян и А.Л. Курсанов [цит. по 137] обратили внимание на значительную скорость обмена H_2O^{18} , находящейся в растениях фасоли, на пары воды окружающего воздуха.

Аналогичные данные были получены Ф.Д. Самуиловым [цит. по 137] на растениях кукурузы. В этих опытах наблюдалось обогащение растений H_2O при помещении их в пары тяжелой воды. Наиболее интенсивно этот процесс происходил в условиях водного дефицита. Кроме того Ф.Д. Самуиловым было установлено, что в растениях молекулы связанной и молекулы свободной воды постоянно обмениваются между собой, в результате чего между ними устанавливается подвижное равновесие.

Данные, полученные Г.В. Лебедевым и Н.А. Аскоческой [71], позволили сделать вывод о том, что наиболее интенсивный обмен воды наблюдается в корнях, затем в листьях, и очень сильно этот процесс замедлен в стеблях.

Таким образом, эти опыты позволили установить скорость, уровень обмена воды и токсичность тяжелой воды для растений.

Большой интерес представляют исследования путей межклеточного транспорта воды, проводимые А.В. Анисимовым [71]. При помощи метода ЯМР с импульсным градиентом магнитного поля он показал, что межклеточный транспорт воды по симпласту (через плазмодесмы) по значению не уступает трансмембранному транспорту ее, и что соотношение этих двух путей транспорта воды зависит от условий жизни растений.

Состояние воды в растениях

До начала исследований на молекулярном уровне состояние воды в растениях оценивалась соотношением свободной и связанной воды или величиной сосущей силы клеток, используемой в качестве обратного показателя ее активности. Вопрос о состоянии воды впервые обстоятельно обобщил А.М. Алексеев в монографии «Водный режим растения и влияние на него засухи» [2], где были рассмотрены вопросы, связанные с характеристикой состояния воды в почве и растений, взаимосвязи состояния воды с транспирацией. А.М. Алексеев обосновал вопрос о взаимодействии воды, находящейся в растительной клетке, с частицами диспергированных в ней веществ – ионами, молекулами, мицеллами гидрофильных коллоидов. Ему принадлежит ведущая роль в исследовании термодинамики водного режима растений. Он разработал эту область как биолог

и убедительно показал целесообразность использования парциального химического потенциала воды в качестве фактора напряжения. Начиная с 40-х – 50-х годов прежние представления о полимолекулярной гидратации, при которой главным параметром была энергия связи, стали меняться.

Это было обусловлено двумя причинами: во-первых, для понимания строения и свойств протоплазмы стали использоваться закономерности физической химии высокополимеров. Согласно представлениям Каргина и Слонимского [цит. по 137], разбавленные растворы высокомолекулярных соединений стали относить не к лиофильным коллоидным системам, а к истинным растворам, термодинамически устойчивым. Если с точки зрения прежних представлений гидратация рассматривалась как фактор агрегативной устойчивости гидрофильных систем, то на основании высказываемых представлений роль гидратации была пересмотрена.

В понимании протоплазмы и состояния в ней воды большую роль сыграли представления о спиральности макромолекул и их конформациях, переходах спираль клубок и взаимодействиях их с водой. Во-вторых, вопрос о взаимодействии воды с высокополимерными компонентами стал рассматриваться в связи с новыми данными о структуре чистой воды. В это понятие включалось представление о пространственном расположении ее молекул. Межмолекулярные взаимодействия при этом определялись энергией водородной связи. В связи с этим А.М. Алексеев обосновал некоторые подходы к интерпретации результатов физиологических исследований. В 1972 г. на постоянно действующем семинаре «Биофизика водных систем» было предложено под состоянием воды понимать ее физические свойства (в частности, характер теплового движения молекул) и связанную с ними структуру. На основе теории растворов высокополимеров и данных о структуре воды было составлено представление А.М. Алексеевым о протоплазме как о тиксотронном студне, в котором возникают взаимодействия между макромолекулами полимеров, происходит их агрегация и появляется внутренний скелет, определяющий структуру протоплазмы.

Согласно мнению А.М. Алексеева [4], конформация белковых макромолекул стала объясняться соотношением сил когезии и адгезии, что вызвало переход спираль → клубок. С этой точки зрения гидратация также рассматривалась как фактор устойчивости, в какой-то мере предупреждающий свертывание макромолекул в клубок, но представления о полимолекулярной гидратации были заменены. Таким образом, в связи с использованием представлений химии высокополимеров и структуры чистой воды встал вопрос об исследовании состояния воды в биологических системах на молекулярном уровне.

Это привело к развитию биофизического подхода к исследованию водного режима растений.

Наиболее важным вопросом на этом этапе развития являлась необходимость пересмотра механизма водоудерживающих сил растений. Старые представления о связывании воды на первый план выдвигали идею энергии, новые – структуру воды.

По мнению П.Л. Привалова [146], «биохимическая система, представляющая комплекс макромолекулы – вода является единой вполне упорядоченной структурой с регулярным электромагнитным полем». На основе экспериментальных данных возникли представления о том, что структура воды должна определяться влиянием других компонентов протоплазмы, но она должна оставаться динамичной. Наиболее высокая степень упорядоченности воды достигается при гидратации.

Представление о воде как ингредиенте общей структуры протоплазмы предполагало тесную взаимосвязь состояния воды с высокополимерами. Пассинским [131] и Гликманом [50] было выдвинуто представление о том, что структура воды мономолекулярного слоя приближается к кристаллической решетке льда. При этом степень стабилизации структуры воды должна зависеть от формы макромолекулы и ее поверхности.

Особую структуру граничных слоев стали связывать с наличием на поверхности белковых макромолекул полярных и неполярных радикалов.

И. Клотц [92] отмечал, что стабилизирующее действие белковых макромолекул на структуру воды включает образование кристаллогидратов на боковых неполярных цепях белка. Он допускал и обратное влияние, т. е. влияние воды на стабилизацию структуры макромолекулы.

Таким образом, термин «связывание» воды стал употребляться в смысле упорядочения ее структуры.

Исходя из этих представлений, водоудерживающая способность клеток находилась в зависимости от степени упорядоченности структуры и прочности водородных и электростатических связей.

Этим стали объяснять выход разных количеств воды из клеток при воздействии различных водоотнимающих сил.

А.М. Алексеев отмечал, что наиболее трудно должна извлекаться вода с наибольшей решеточной упорядоченностью, например вода мономолекулярных слоев и иммобилизованная вода. Развитие биохимического направления было связано с именем А.М. Алексеева и казанской школой физиологов – водников. В период 60-х годов было выдвинуто и обосновано положение о водо-

обмене, как важном ингредиенте обмена веществ растений, взаимосвязанным с другими сторонами обмена. Была экспериментально показана взаимосвязь водного режима с важнейшими физиологическими процессами растений: активностью ферментов, ходом обмена веществ, фотосинтезом, минеральным питанием. Эти представления легли в основу биохимического этапа в учении о водном режиме растений. Так В.Е. Петровым [цит. по 137] было выдвинуто представление о единой энергетической основе изменений в водном режиме растительной клетки. Понижение энергетического уровня в клетке должно дать перевес экзотермическому процессу хемогидратации над эндотермическим процессом дегидратации, и вода из свободного состояния должна переходить в связанное. При повышении энергетического уровня происходит увеличение свободной воды.

Таким образом, водный режим стал рассматриваться как один из регуляторных механизмов обмена веществ и при этом открылась возможность воздействия на физиологические процессы путем направленного его изменения. Но для реализации такого подхода требовалось более глубокое проникновение в сущность явлений водообмена, что требовало привлечения специальных методов.

Поэтому по инициативе А.М. Алексеева было начато использование физических методов (ЯМР – спиновое эхо, диэлектрическая и инфракрасная спектроскопия) для характеристики водообмена и состояния воды растений.

Эта область работ в последствии получила широкое развитие в институте биологии Казанского филиала АН СССР под руководством Н.А. Гусева. Исследования, выполненные им, его учениками и сотрудниками (А.В. Анисимовым, Ф.Г. Мифтахутдиновой, Г.В. Рыбкиной, Л.Х. Гордоном, Ф.Г. Каримовой) касались вопросов межклеточного и внутриклеточного водообмена, путей транспорта воды в растении, значению клеточных мембран в регуляции водообмена и др.

Результаты этих работ опубликованы в ряде монографий и статей [55; 57; 51; 137; 152; 155]. Признанием значения казанских исследований водного режима растений служит включение их с 1980 г. в Международную программу стран – членов СЭВ и СФРЮ по проблеме «Исследования в области биологической физики» (направление: «Вода в биологических системах»).

Физические методы уже дали многое, методом ИКС осуществлена оценка водородных связей; с помощью метода ЯМР показано, что основной причиной снижения трансляционного движения молекул в клетках являются «барьеры» (мембраны, молекулы), изучено состояние вода в покоящихся и прорастающих семенах, получена информация о проницаемости мембран.

Методом ЯМР выявлены в клетках фракции воды, отличающиеся релаксационными характеристиками, количество и подвижность молекул связанной воды [цит. по 137].

В исследованиях методом ЯМР определены коэффициенты самодиффузии внутриклеточной воды в различных объектах, оценена в них подвижность воды, изучена проницаемость клеточных мембран под влиянием различных факторов [155]. Исследования состояния воды проводились на разных уровнях: макромолекулярный уровень позволил выявить воду, граничащую с белковыми поверхностями и регистрируемую методом ЯМР. Получены данные о полиморфности гидратной воды белков и разном взаимодействии ее с крахмалом и белками в семенах [цит. по 137].

На мембранном уровне исследовались вопросы локализации воды [71], ее взаимодействия с полярными поверхностями фосфолипидов [цит. по 137] и транспорт воды через клеточные мембраны [13]. Значительное внимание уделялось изучению молекулярного состояния воды и роли мембран в водообмене митохондрий [цит. по 137]. На уровне органелл клеток показана способность хлоропластов клеток к самостоятельному регулированию водообмена, разнонаправленность изменений оводненности клеток листа и хлоропластов при засухе и энергозависимость их набухания [71]. С помощью зондов исследовались микровязкость водной среды хлоропластов [196] и механизмы [цит. по 137].

На клеточном уровне и на уровне изучения водообмена органов растений физические методы применяются до сих пор достаточно успешно.

Сопоставление величин спин-спиновой и спин-решеточной релаксации в разных органах растений показало, что наименее подвижна вода в листьях и тонких корешках. В стеблях и проводящей зоне корней почти вся вода свободна, а содержание связанной воды незначительно [цит. по 71].

С помощью ЯМР-спектроскопии установлены генотипические особенности водообмена культур, обнаруживающиеся в связи с формированием меристематических тканей. Сортовая специфичность при этом проявляется в перераспределении влаги между органами растений [цит. по 71].

На клеточном уровне кроме вышеизложенных подходов широко применяются также такие параметры как водоудерживающая способность и сосущая сила клеток. Последний показатель используется для оценки термодинамического состояния внутриклеточной воды – расчета активности и водного потенциала.

В 1984 г. вышла книга под редакцией С. Роуланда «Вода в полимерах». Это коллективная монография, авторы которой, используя физические методы,

рассматривают вопросы взаимодействия воды с белками, полисахаридами и синтетическими полимерами на молекулярном уровне. Таким образом, физические методы имеют много достоинств, т. к. позволяют исследовать воду нативных объектов, дают информацию о самых глубинных процессах, таких как интенсивность трансляционного и вращательного движения молекул воды, энергии вязи, характере взаимодействия воды с неводными компонентами. По словам акад. А.Л. Курсанова [103], чем солиднее успехи в изучении первичной организации и элементарных свойств жизни, тем активнее роль физиологии растений как проводника этих достижений в учении о жизненных процессах растений. Поэтому один из последних этапов исследований внес биофизические представления в решение вопросов состояния воды в биологических системах.

Экологическое направление в водном режиме растений

Возникновение этого направления связано с именами Варминга и Шимпера. Среди всех условий существования растений они отводили важнейшее место воде как экологическому фактору.

Вармингу принадлежит общепринятая классификация всех наземных растений по их отношению к воде на три группы: ксерофиты, мезофиты, гигрофиты. Шимпер выдвинул положение о том, что ксерофиты имеют пониженную транспирацию, позволяющую экономно расходовать содержащуюся в них воду. Это положение вскоре получило всеобщее признание и привело к широкому распространению убеждений о том, что более засухоустойчивые сорта культурных растений также должны отличаться пониженной транспирацией, и поэтому селекцию на такой трудно учитываемый признак как засухоустойчивость можно заменить селекцией на пониженную транспирацию. В связи с этим в широких агрономических кругах распространилось убеждение о том, что мериллом засухоустойчивости может быть величина транспирационного коэффициента, который характеризуется отношением между величиной урожая и количеством испарившейся воды за вегетационный период. Но вскоре стали накапливаться факты, указывающие на неустойчивость транспирационных коэффициентов. Такие сведения были получены на Саратовской опытной станции. Особенно большие исследования по этому вопросу были проведены в засушливой зоне Северной Америки в штате Колорадо на опытной станции в Акроне двумя американскими исследователями Бриггсом и Шанцем. Они провели определение транспирационных коэффициентов более чем у ста видов расте-

ний местной дикорастущей флоры и сорняков, как наиболее приспособленных к засушливым условиям. Оказалось, что никакой связи между этими показателями нет. Поэтому причину устойчивости растений стали искать в наиболее эффективной добыче воды из почвы.

Из работ в этом направлении имели значения исследования Фиттинга. Он обнаружил у целого ряда растений пустыни Сахары осмотическое давление (Р) клеточного сока, достигающее 100 и более атмосфер. Такими высокими значениями автор объяснил способность ксерофитов поглощать достаточное количество воды из сухой почвы, а также снижать транспирацию.

Водный режим пустынных растений подвергался все более углубленному изучению. Этому способствовало основание в 1913 г. в Тбилисском ботаническом саду лаборатории физиологии растений, заведывание которой было предложено Н.А. Максимову.

Он пишет: «Я считал, что основной задачей такой лаборатории, расположенной в резкозасушливых условиях Тбилиси, ... должно являться изучение вопросов экологической физиологии с использованием тех возможностей, какие дает наличие вокруг лаборатории как естественной ксерофильной растительности, так и нашедших себе приют в тенистых орошаемых участках сада представителей мезофильной флоры» [113].

Исследования, проведенные Н.А. Максимовым совместно с сотрудниками лаборатории Т.А. Красносельской и В.Г. Александровым, позволили установить, что по характеру расходования воды ксерофиты не обнаруживают особенно резких отличий от мезофитов, хотя осмотическое давление клеточного сока у растений сухих мест обитания было несколько большим, чем у влажных и это находилось в согласии с представлениями Фиттинга.

Было отмечено, что при продолжительной засухе ксерофиты впадают в состояние завядания, которое не приводит к непоправимому нарушению их жизнедеятельности; после выпадения осадков их физиологические процессы восстанавливаются. По мнению Н.А. Максимова, эта способность выносить без вреда длительное завядание обусловлена коллоидно-химическими свойствами клеточного содержимого и анатомическим строением листьев ксерофитов. Толстая кутикула, восковой налет, волоски при открытых устьицах почти не снижают общей интенсивности газообмена, но при закрытых помогают растению более прочно удерживать воду, необходимую для предупреждения денатурации коллоидов цитоплазмы.

Это была новая концепция засухоустойчивости, предложенная Н.А. Максимовым на смену транспирационному критерию Шимпера. Наметившееся

экологическое направление в изучении водного режима растений было прервано гражданской войной и возобновлено Н.А. Максимовым с 1922 г. в лаборатории академика В.Л. Комарова в отделе живых растений Петербургского ботанического сада.

Одним из главных вопросов этого периода было изучение влияния завядания на растения, которое приводило к сокращению транспирации, задержке ростовых процессов и глубокому изменению анатомической структуры листьев. Последнее проявлялось в увеличении количества устьиц на единицу площади, увеличении сети жилок.

Совокупность этих показателей получила название ксероморфной структуры растений. Н.А. Максимов привлекает к своей работе целый ряд выдающихся сотрудников: Н.Н. Туманова, Ф.Д. Сказкина, В.И. Разумова, С.В. Тагеева.

Он получает возможность создать для своих исследователей богато оснащенную техническую базу в виде мощной холодильной и сушевой установок, позволяющих подвергать растения низким температурам и воспроизводить засуху.

В результате проведенных исследований были разработаны ускоренные методы испытания сортов культурных растений на морозо- и засухоустойчивость.

Большой вклад в развитие этого направления внесли исследования Ф.Д. Сказкина по выявлению критических периодов к недостатку водоснабжения. Критический период в нормальных условиях водоснабжения характеризуется напряженностью всех физиологических процессов, направленных на обеспечение наиболее важного акта в жизни растения – оплодотворения. Для этого периода в условиях достаточного водоснабжения характерно также большее содержание воды в репродуктивных органах. По мнению Сказкина [137], это одна из причин более сильного их повреждения при засухе. Особенностью этого периода развития водного режима растений было внедрение коллоидно-химических представлений в оценку состояния протоплазмы растений, подвергающихся засухе и морозу.

К числу факторов, обуславливающих устойчивость растений к температурному воздействию среды стали относиться так называемую «связанную воду». Эта точка зрения разделялась и советскими представителями коллоидной химии [цит. по 137]. Количество связанной воды рассматривалось в качестве показателя степени гидрофильности клеточных коллоидов, а так как эта вода и испаряется значительно труднее, чем вода свободных, то, естественно возникло предположение, что чем больше содержится в растениях связанной воды,

тем более устойчивыми они должны быть по отношению к действию низких температур.

На этом этапе исследований особое внимание уделялось определению фракций воды в клетке. В основу классификации был положен характер связей воды с частицами диспергированных в ней веществ. Содержание свободной воды связывали с интенсивностью физиологических процессов, а содержание связанной с устойчивостью растений против неблагоприятных условий среды [2; 114; 139]. На основе экологического подхода и изучению водного режима растений были начаты разработки научных основ поливных режимов главных сельскохозяйственных культур. Решение этих вопросов связано с именем крупного физиолога и большого организатора Н.С. Петина. Его деятельность связана с институтом физиологии растений имени К.А. Тимирязева АН СССР, где он проработал почти 40 лет. Исследования Н.С. Петина хорошо известны как у нас в стране, так и за рубежом. Он разработал сложные вопросы орошаемого земледелия с совершенно новых позиций, исследуя растения в онтогенезе как единое целое в неразрывной связи с условиями произрастания.

Многолетняя работа Н.С. Петина нашла отражение в его монографии «Физиология орошаемой пшеницы» [139]. Под его редакцией вышли сборники «Биологические основы орошаемого земледелия», 1966 г., «Водный режим растений и их продуктивность», 1968 г. Лабораторию физиологии устойчивости растений в этом же институте долгое время возглавлял П.А. Генкель. Исследуя водный режим растений разных мест обитания, он сформулировал ряд общих закономерностей механизмов жаро- и засухоустойчивости растений. П.А. Генкель ввел понятие о гомеостатической воде – том наименьшем количестве воды, при котором растение способно поддерживать постоянство внутренней среды (гомеостаз).

В развитии этого направления, как уже отмечалось раньше, сыграли работы А.М. Алексеева, который с 1932 г. начал заведовать кафедрой физиологии растений Казанского университета. В монографии, вышедшей в 1948 г. «Водный режим растения и влияние на него засухи», он показал недостаточность осмотических представлений о водном режиме растений и перенос центр тяжести этой проблемы на протоплазму клеток.

Влияние засухи на растения рассматривалось им всесторонне, начиная с водного режима почвы, водного баланса растения, возрастных изменений этого показателя и кончая состоянием воды в протоплазме. Им была установлена необходимость, как уже отмечалось раньше, характеристики водного режима

растений не только фактором емкости (количественными показателями), но и фактором напряжения (показателями состояния и свойств воды).

В более поздних работах А.М. Алексеева [5; 6; 7] было показано значение тесного взаимодействия воды и белков протоплазмы, как основы неспецифической устойчивости растений к действию факторов среды. Направление, разрабатываемое А.М. Алексеевым, а впоследствии и его учениками и сотрудниками (Н.А. Гусевым, И.Г. Сулеймановым, И.А. Тарчевским, Ф.Д. Самуиловым, Г.И. Пахомовой, В.Е. Петровым, Л.П. Хохловой, А.А. Зялаловым) послужило основой для создания Казанской школы учения о водном режиме растений и завоевало всеобщий авторитет в ученом мире.

Исследование влияния засухи на растения стало традиционным для казанских физиологов. Оно не ограничивалось только изучением вызванных засухой изменений водного режима растений. Один из учеников А.М. Алексеева И.А. Тарчевский (заведующий кафедрой биохимии Казанского университета, а с 1975 г. директор института биологии КФАН СССР) исследовал влияние засухи на химизм фотосинтеза. Результаты его исследований опубликованы в монографии «Фотосинтез и засуха» [177]. Проблемы экологии водного режима растений разрабатывались в целом ряде научных центров нашей страны и имели прикладной характер.

В г. Кишиневе в Институте физиологии и биохимии растений АНМССР под руководством М.Д. Кушниренко изучался водообмен древесных растений в связи с адаптацией их к засухе. Исследования проводились на разных уровнях целостности: на органоидном, организменном и были направлены на поиск путей экономного и продуктивного путей расходования воды.

В г. Киеве в Институте физиологии растений АН УССР лабораторию водного режима возглавлял И.Г. Шматько. Здесь решался круг вопросов, связанных с регуляцией водообмена растений, направленной на обеспечение оптимального уровня формирования урожая. На Украине широко использовались в качестве регуляторов физиологически активные соединения, гормоны, антитранспиранты.

В г. Ташкенте в Институте экспериментальной биологии АН Уз. ССР под руководством Х.С. Самиева проводилось изучение водообмена важнейшей орошаемой культуры республики – хлопчатника. Водный режим рассматривался при этом как один из регуляторных механизмов физиологических процессов. Особое внимание при исследовании этих вопросов отводилось роли корневой системы в обеспечении растений хлопчатника водой.

Развитие направления о водном режиме растений сопровождалось соответствующим изданием научной литературы, где эти вопросы были освещены с разных позиций [49; 51; 55; 69; 78; 105; 155; 163; 211]. Подводя итоги истории развития водного режима растений, можно представить их поэтапно.

I этап – осмотические представления, которые были направлены на исследование проницаемости протопласта для воды на клеточном уровне и позволившие прийти к заключению о том, что потеря воды клетками приводит к уменьшению проницаемости протоплазматических структур и к увеличению сопротивления фильтрации воды через живые клетки корня. Они легли в основу объяснения поступления воды в корневую систему растений и перемещение ее из клетки в клетку.

II этап – связан с использованием коллоидно-химических представлений, позволивших вскрыть основные закономерности взаимодействия воды с неводными компонентами, и подойти к решению вопроса об агрегатном состоянии протоплазмы.

III этап – знаменует собой термодинамический подход к оценке состояния воды в растениях, который позволил для характеристики ее использовать фактор емкости и напряжения, т.е. количественный и качественный показатели.

IV этап – биохимический, позволивший подойти к идее взаимосвязи водного режима с обменом веществ.

V этап – биофизический, вскрывающий элементарные процессы при взаимодействии воды с различными структурами клетки (молекулярный уровень).

1.1.2. ОСОБЕННОСТИ ВОДЫ, ВЫДЕЛЯЮЩИЕ ЕЕ СРЕДИ ДРУГИХ ЖИДКОСТЕЙ

Для понимания водного режима растений необходимо знать, что представляет собой вода. Химическая формула воды – H_2O – общеизвестна. Входящий в ее состав водород – самый распространенный в природе элемент, составляющий 76 % мировой массы. В свободном состоянии на Земле водород не встречается (исключение – вулканические газы). Строение его атома наиболее просто: один протон (положительно заряженное ядро), вокруг которого вращается один электрон (заряженный отрицательно) с массой около 1/200 массы протона. Вторая составная часть молекулы воды – кислород – также широко распространенный на Земле элемент. Он встречается в свободном состоянии (в атмосфере) и в связанном – в земной коре, где его весовое содержание достигает 47 %.

Аномальные свойства воды

При своей распространенности и простоте химического состава вода является одним из самых необыкновенных веществ на земле. Она обладает аномальными свойствами, выделяющими ее из среды других жидкостей. Эти свойства определяют особую ее роль в биологических процессах.

1. Сравним температуры плавления и кипения воды и других веществ, молекулы которых состоят также из двух атомов водорода и одного атома другого элемента: H_2S , H_2Se , H_2Te (VI-а подгруппа периодической системы элементов). Как видно из рис. 1, для этих трех соединений температуры плавления и кипения изменяются пропорционально их молекулярным весам. Соответственно у воды (H_2O), входящей в ту же подгруппу, температура плавления должна быть около -90°C , температура кипения – около -70°C , т. е. она могла бы встречаться на Земле только в парообразном состоянии. В действительности температура ее плавления 0°C , температура кипения 100°C .

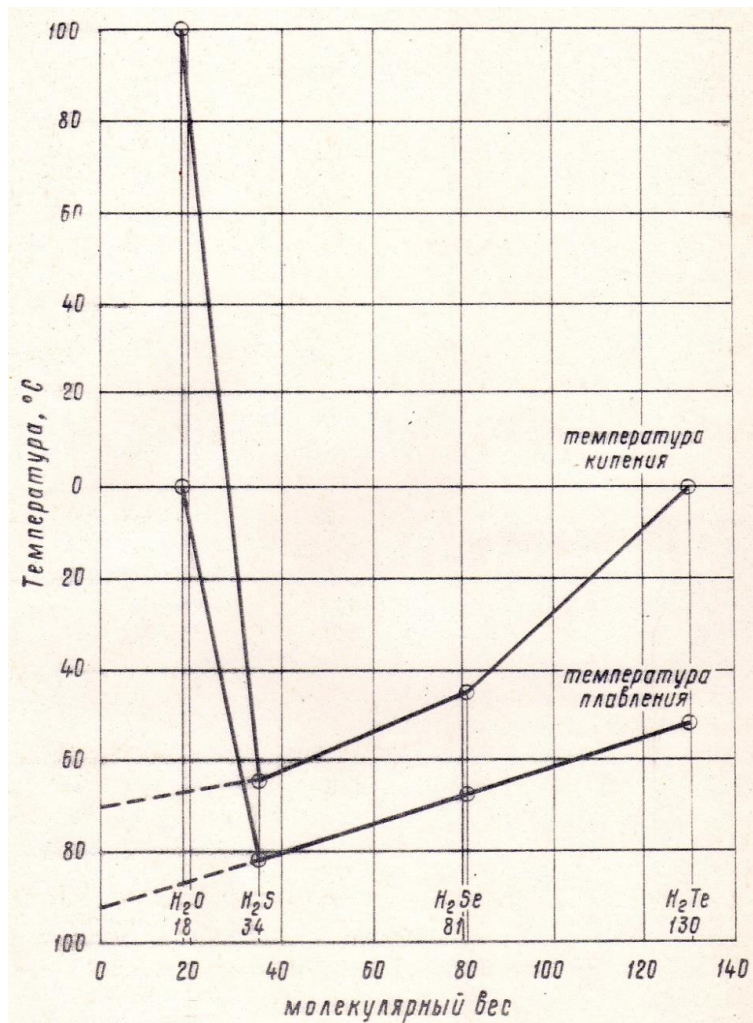


Рис. 1. Температура фазовых переходов VI – а подгруппы периодической системы элементов [198]

2. При плавлении вода не расширяется, как подавляющее большинство веществ, а наоборот, сжимается.

3. Плотность воды при нагревании увеличивается в пределах $0^{\circ} - 4^{\circ}\text{C}$ и лишь после этого начинает снижаться.

4. Теплоемкость вещества при плавлении обычно изменяется незначительно, а при плавлении льда увеличивается более, чем вдвое (от 2,05 до 4,22 Дж).

5. Теплоемкость жидкой воды при нагревании сначала падает (до $36,8^{\circ}\text{C}$), после этого начинает повышаться.

Структура воды

Причиной аномальных свойств воды являются сильные взаимодействия между ее молекулами и возникающая вследствие этого структура.

Понятие «структура» кажется вполне приемлемым для твердой воды (т. е. льда) и парадоксальным для жидкой воды, обладающей высокой подвижностью. Однако здесь нет противоречия. Структуру жидкой воды следует понимать как очень лабильную, существующую в данном положении в течение очень малого времени, после чего эта структура начинает разрушаться и вместо нее создается новая, аналогичная по типу, но отличающаяся пространственным расположением молекул и числом связей между ними (координационным числом). Разумеется, этот процесс происходит не сразу во всем объеме воды, а совершается постепенно: сначала одна-две молекулы меняют положение в пространстве и образуют новые межмолекулярные связи, затем этот процесс охватывает все большие и большие части объема. Но в каждый момент времени в объеме воды существует структура, характеризующаяся молекулярными взаимодействиями и пространственным расположением молекул. Причиной лабильности водной структуры, ее постоянной перестройки является тепловое движение молекул воды, резко усиливающееся при плавлении льда. Существует два вида теплового движения молекул: 1) поступательное или трансляционное, когда молекула изменяет свое положение в пространстве, перемещаясь в нем; 2) вращательно-колебательное, когда молекула, не перемещаясь в пространстве, совершает лишь колебательные или вращательные движения. Первое характеризуется коэффициентами самодиффузии (определяемыми методом ядерного магнитного резонанса), второе – временами релаксации (определяемыми методом диэлектрической спектроскопии). Согласно Д. Эйзенбергу и В. Кауцману [213] в твердой воде (лед) коэффициент самодиффузии составляет от $2 \cdot 10^{-11}$ до $10 \cdot 10^{-11}$ см²/сек., а в жидкой воде – от $2,1 \cdot 10^{-5}$

до $2,6 \cdot 10^{-5}$ см²/сек, следовательно, интенсивность трансляционного движения в жидкой воде на 5–6 порядков выше, чем в льде. Время релаксации молекул льда около $2 \cdot 10^{-5}$ сек., молекул жидкой воды – около $17,8 \cdot 10^{-12}$ сек. Следовательно, интенсивность вращательно-колебательного движения молекул воды после плавления возрастает на 7–8 порядков. Благодаря такому резкому различию теплового движения молекул лед имеет стабильную кристаллическую структуру, а жидкая вода – лабильную структуру, существующую в неизменном виде лишь ничтожно малые промежутки времени. Д. Эйзенберг и В. Кауцман [213] различают три вида водных структур в зависимости от времени их жизни (т. е. времени, в течение которого структура воды не нарушается движением молекул):

1) J – структура, существующая в течение времени, меньшего, чем период осцилляций (колебаний) молекул ($< 2 \cdot 10^{-13}$ сек.).

2) V – структура, существующая в течение времени, большего, чем период осцилляций, но меньшего, чем период диффузионных движений молекул ($> 2 \cdot 10^{-13}$ сек., $< 10^{-11}$ сек.).

3) D – структура, существующая в течение времени, большего, чем период диффузионных движений молекул ($> 10^{-11}$ сек.). Большинство существующих методов может дать представление лишь о D – структуре (в том числе и метод ЯМР). Только методы инфракрасной и Раман-спектроскопии способны дать информацию о V – структуре. Поэтому приведенные выше величины коэффициентов самодиффузии и времен релаксации молекул воды характеризуют лишь D – структуру.

Таким образом, характер водной структуры определяется противодействием двух сил: межмолекулярных взаимодействий, направленных на фиксирование молекул в определенном положении, и теплового движения, стремящегося нарушить эти взаимодействия.

Водородная связь

Остановимся на межмолекулярных взаимодействиях в воде, создающих эту структуру и играющих важную роль в биологических процессах. Для их понимания необходимо рассмотреть строение молекулы воды и распределение в ней электрических зарядов (рис. 2).

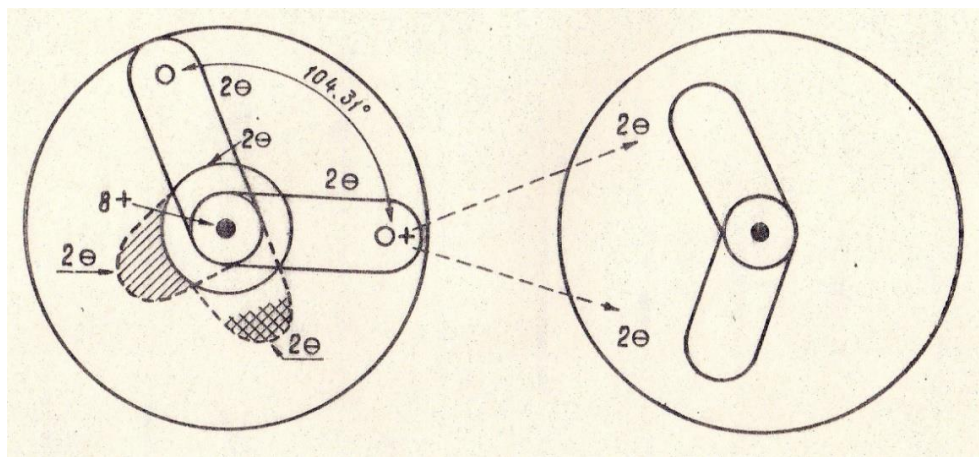


Рис. 2. Схема возникновения водородной связи между молекулами воды [цит. по 155]

Справа орбиты неподеленных пар электронов.

Слева – то же, заштрихованы. Расположены перпендикулярно орбитам протонов

В центре молекулы располагается ядро кислорода, содержащее 8 протонов. На расстоянии 0,099 нм (лед) – 0,0957 нм (пар) от него находятся ядра водорода, содержащие по одному протону. Эти три ядра располагаются по углам равнобедренного треугольника, на вершине которого находится ядро кислорода, а угол между боковыми линиями, в основании которых находятся ядра водорода, равен $104,31^\circ$. Электроны распределены неравномерно. Два из них движутся по круговой орбитали вокруг ядра кислорода, остальные 8 разделены попарно и движутся по четырем удлинненным орбиталям: две пары – более удлинненным орбиталям, внутри которых находится по одному протону (ядра водорода), две других – по менее удлинненным орбиталям, не содержащим протонов. Последние две пары электронов называются неподеленными. Орбитали неподеленных пар электронов лежат не в плоскости, а приблизительно в плоскости, проходящей через ядро кислорода и перпендикулярной плоскости НОН.

Такое распределение зарядов делает молекулу воды полярной (дипольной) несмотря на то, что общее количество положительных зарядов в ней равно количеству отрицательных: две пары неподеленных электронов образуют два отрицательных полюса, а два протона водорода – два положительных. Поэтому вода относится к числу соединений, наиболее подходящих для образования так называемых водородных связей между ее молекулами. В каждой молекуле могут образоваться 4 водородных связи (соответственно числу полюсов молекулы). Две таких связи показаны на рис. 2 пунктирными линиями. Особая роль атома водорода в образовании связи определяется его малым размером и отсутствием слоя электронов, что позволяет соседней молекуле подойти к атому водорода в составе другой молекулы на очень близкое расстояние. Образование водородных связей наиболее характерно для случаев, когда атомы водорода

связаны с атомами кислорода, азота или галогенов, т. к. высокая электроотрицательность этих атомов и малый объем атома водорода (положительного конца молекулы) приводит к высокой полярности такой связи. Отсюда ясно, что водородные связи должны иметь большое значение в биологических объектах при взаимодействии воды с органическими соединениями (белками, углеводами, органическими кислотами и др.).

Образование одной водородной связи ведет к увеличению полярности молекулы, т. к. при этом происходит смещение электронов, взаимодействующих с протонами другой молекулы. Усиление полярности молекулы облегчает возможность образования следующих водородных связей между этой и последующими молекулами. Поэтому можно говорить об одновременном образовании (или нарушении) большого числа водородных связей, то есть о кооперативном (кооперативным называются такие системы, в которых взаимодействие между составляющими их компонентами очень сильное, благодаря чему изменения, возникающие в одной части системы, распространяются на всю систему или значительную часть ее) характере этого процесса. Расчеты энергии решетки льда подтверждают влияние взаимной поляризации молекул воды на их объединение и влияние кооперативных эффектов на прочность водородных связей [213].

В твердой фазе (лед) молекулы реализуют все 4 водородных связи. Поэтому ее молекула окружена 4-мя соседними молекулами, (т. е. ее координационное число равно 4). Угол ковалентной связи Н-О-Н близок к тетраэдрическому ($104,31^\circ$), что определяет расположение этих 4-х молекул по углам тетраэдра. Такие образования из 5-ти молекул служат структурными элементами, из которых строится трехмерная гексагональная кристаллическая решетка льда (рис. 3).

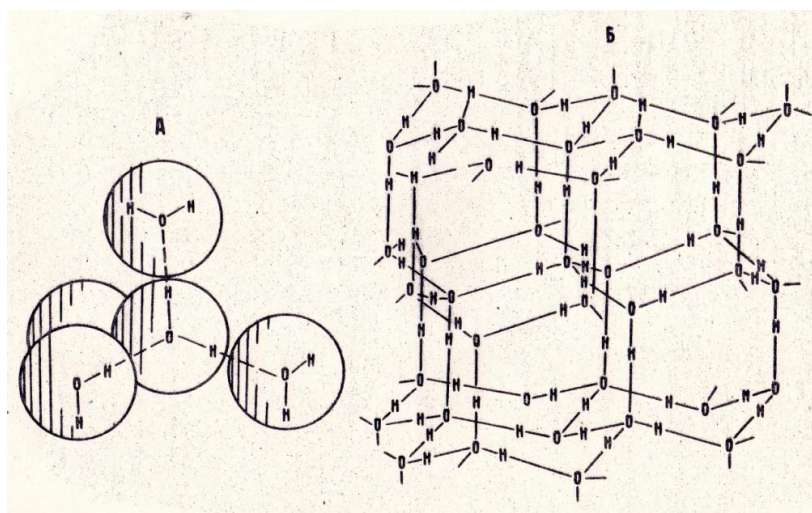


Рисунок 3. Схема тетраэдрического окружения молекулы воды (А) и тетраэдрически координированной решетки воды (Б) [198]

Как видно из рисунка, лед имеет ажурную структуру (каркас), каждая ячейка которой образовано 6-ю молекулами воды. В центре такой гексагональной ячейки имеется полость. Молекулы каркаса находятся на расстоянии 0,294 нм от центра полости. Гексагональные структуры во льду расположены гофрированными слоями. Из четырех водородных связей каждой молекулы каркаса три являются центросимметричными (т. е. образованы между молекулами одного и того же слоя каркаса), а четвертая – зеркально-симметричной (т.е. образована с молекулой соседнего слоя). Расстояние между молекулами воды при образовании центросимметричных связей составляет 0,294 нм, при образовании зеркально-симметричных – 0,277 нм [96]. Прочность водородной связи находится в обратном соотношении с ее длиной. Следовательно, зеркально-симметричные водородные связи прочны, чем центросимметричные. Это подтверждается данными инфракрасной спектроскопии, показавшими, что при повышении температуры прежде всего разрываются центросимметричные связи [174].

Благодаря наличию больших пустот в кристаллической решетке лед имеет меньшую плотность, чем жидкая вода (где пустоты частично заполнены мономерными молекулами воды). Поэтому лед плавает на поверхности воды, препятствуя этим полному ее замерзанию. Если бы этого не было, водоемы зимой промерзали бы до дна и развитие жизни в них было бы невозможно.

Энергия водородных связей льда составляет около 37,68 кДж/моль, жидкой воды около 14,65–18,84 кДж/моль, т. е. занимает среднее положение между энергией вандерваальсовых взаимодействий (около 2,51 кДж/моль) и ковалентных связей (десятки кДж/моль).

Упорядоченное расположение молекул в решетке льда имеет большое значение для переноса электронов и протонов [46; 175]. Х. Грант [цит. по 137] показал большое значение упорядоченной кристаллической решетки льда для хода некоторых биохимических процессов. Вопреки установившемуся мнению, связывающему скорость химических реакций прежде всего с температурой, он наблюдал максимальную скорость реакций гидролиза, окисления, восстановления перекисей во льду при температуре – 11,6 °С. Поскольку в переохлажденной жидкости при той же температуре эти реакции не происходили, Грант рассматривает структуру льда в качестве катализатора их.

При плавлении льда вследствие резкого усиления теплового движения (см. выше) происходит разрыв части водородных связей и частичное нарушение кристаллической структуры льда (возникают «дефекты структуры»). По поводу количества разорванных связей нет единого мнения. Л. Полинг [71],

основываясь на невысокой энергии плавления льда, полагает, что разрывается незначительная часть водородных связей (не более 15 %). Другие авторы [137; 146] допускают, что разрывается до 45–47 % всех связей. Поэтому молекулы жидкой воды могут иметь различное число водородных связей (4 и меньше). При этом происходит частичное нарушение кристаллической структуры льда (возникают «дефекты структуры»).

Структуру жидкой воды невозможно описать достаточно полно, если ничего не сказать о дефектах, т. е. нарушениях в упорядоченном расположении молекул. Если у льда количество дефектов структуры очень мало ($2 \cdot 10^{-17}$ моль дефектов / 1 моль льда, по Эйзенбергу и Кауцману [213], то в жидкой воде дефекты становятся важным элементом структуры [54]. Представление о дефектах льдоподобной структуры дает рис. 4.

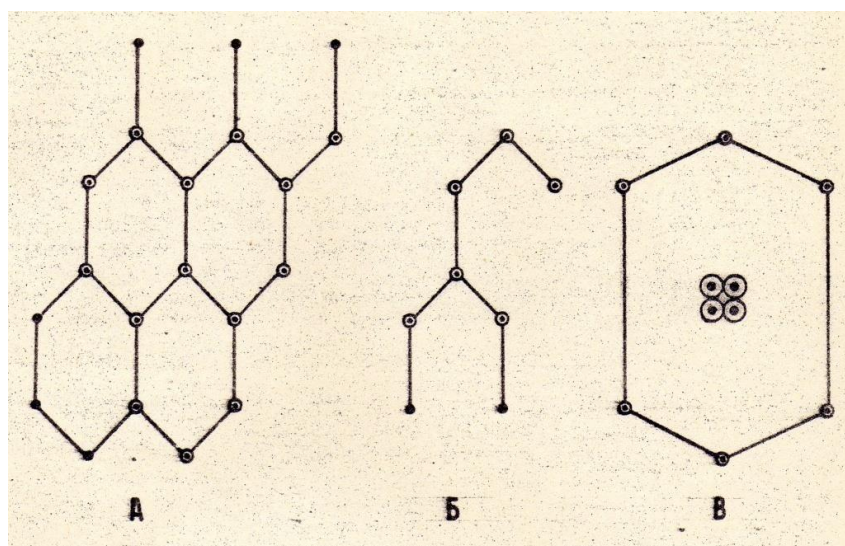


Рис. 4. Схематическое изображение структуры воды в твердом и жидком состоянии [92]

Благодаря наличию структуры, жидкая вода сохраняет некоторые свойства твердого тела. В большинстве жидкостей (без водородных связей) возможны быстрые и длительные переносы молекул в данном объеме (при трансляционном движении). В воде, как и в твердом теле, передвижение отдельных молекул возможно лишь при затрате определенной энергии, необходимой для преодоления сил взаимодействия между молекулами (энергии активации скачка). При 20 °С энергия активации скачка около 18,84 кДж/моль, т. е. приблизительно равна энергии одной водородной связи. Следовательно, при скачке молекулы разрывается лишь одна связь, а остальные только изгибаются или растягиваются.

Как уже говорилось, структура жидкой воды очень лабильна. Время жизни ее составляет около 10^{-11} сек., (т. е. примерно соответствует D-структуре, по Эйзенбергу и Кауцману). Это сильно затрудняет ее исследование. Поэтому до настоящего времени нет единого, основывающегося на точном и исчерпывающем эксперименте представления о структуре жидкой воды, а существует ряд моделей, приближенно описывающих эту структуру.

Модели структуры воды

Модели структуры жидкой воды можно разделить на три группы, которым разные авторы дают разные названия:

1. Структурно однородные [26], модели двух состояний [54].
2. Структуры неоднородные [26], мозаичные [54], смешанные [213].
3. Модели искаженных водородных связей [213].

К первой группе относится получившая широкое признание двухструктурная модель воды. В основе ее лежит представление О.Я. Самойлова [154], согласно которому в жидкой воде сохраняется несколько нарушенный («расшатанный» по терминологии Гурикова) тепловым движением молекул каркас, из которого «выпали» молекулы воды с разорванными водородными связями. Эти молекулы (мономерные, т. е. не связанные с другими) располагаются в полостях каркаса (рис. 4). Эта модель в дальнейшем разрабатывалась Ю.В. Гуриковым [54]. Г.А. Крестов [93] утверждает, что модель Самойлова находится в наилучшем согласии с экспериментальными данными.

Современная двухструктурная модель предполагает существование в жидкой воде льдоподобной и плотноупакованной структур, различающихся пространственным расположением молекул и их энергетическим состоянием, зависящим от числа водородных связей. Льдоподобная структура представляет собой частично нарушенную кристаллическую решетку льда с дефектами, вызванными разрывом части водородных связей в результате усилившегося теплового движения молекул (квазикристаллическая структура). Кооперативный характер образования и нарушения водородных связей ведет к тому, что начавшееся при усилении теплового движения нарушение их может охватить большой объем воды. Поэтому не все молекулы льдоподобной структуры сохраняют 4 водородных связи. Молекулы, примыкающие к дефектам структуры, могут иметь меньшее их число.

Есть экспериментальные данные, подтверждающие подобие льдоподобной структуры жидкой воды тетраэдрической структуре льда [21]. Частотные спектры жидкой воды (при -2 °С) и спектры льда (при -3 °С), полученные при

изучении неупругого рассеяния холодных нейтронов, оказались идентичными по форме и интенсивности [цит. по 137]. О подобии структур льда и жидкой воды говорят также результаты изучения температурной зависимости диэлектрической постоянной в интервале от -5 до $+25$ °C [цит. по 137].

Плотнупакованная структура состоит из молекул, выпавших из каркаса и располагающихся в его пустотах. Ю.В. Гуриков [54] делит молекулы плотнупакованной структуры на «гидрофобные» и «гидрофильные». Первые располагаются в центре полостей и не образуют водородных связей с молекулами каркаса. Вторые смещены из центра полостей и могут образовать такие связи, но количество связей у них менее четырех, и они имеют большую длину (0,31 нм), чем связи между молекулами каркаса (от 0,245 до 0,225 нм). Поскольку энергия водородной связи находится в обратном соотношении с ее длиной, то связи молекул плотнупакованной структуры с молекулами каркаса менее прочны, чем связи между молекулами каркаса.

Чем сильнее разрушен каркас (чем больше дефектов структуры), тем большее количество водородных связей образуют молекулы плотнупакованной структуры, т. к. освобождается возможность образования связей у молекул каркаса, примыкающих к дефектам структуры. Таким образом, к мономерным следует относить лишь «гидрофобные» молекулы плотнупакованной структуры, количество которых невелико, чем и объясняется сравнительно небольшое количество разорванных при плавлении льда водородных связей. По расчетам Ю.В. Гурикова даже при высокой степени заполнения полостей (достигающей 67 %) доля разорванных водородных связей оказывается незначительной. Это соответствует экспериментальным данным, полученным при помощи инфракрасной спектроскопии, спектров комбинационного рассеяния и электронных спектров поглощения.

Но соотношение «гидрофобных» и «гидрофильных» молекул плотнупакованной структуры постоянно изменяется, т.к. по полостям каркаса происходит трансляционное движение молекул воды, нарушающее их пространственное расположение.

Ю.В. Гуриков предполагает существование в жидкой воде четырех различающихся энергетическими уровнями категорий молекул: две входят в состав каркаса (с 4-ми водородными связями и с меньшим их числом) и две – в состав плотнупакованной структуры (образующие водородные связи и не образующие их).

Ко второй группе относится распространенная среди зарубежных исследователей модель текучих кластеров или мерцающих скоплений. Она была

предложена Х. Фрэнком и В. Веном [71] и разработана в дальнейшем Г. Немети и Х. Шерагой [71]. Согласно этой модели, в жидкой воде имеются скопления молекул, объединенных друг с другом водородными связями (кластеры), между которыми располагаются мономерные молекулы (не образующие водородных связей) (рис. 5).

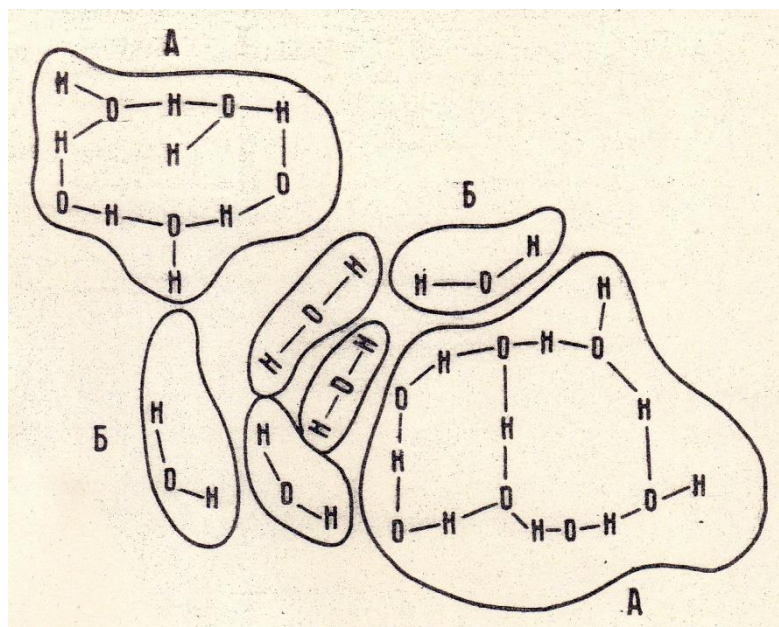


Рис. 5. Схема образования «мерцающих скоплений» молекул воды (кластеров) [цит. по 137]

В процессе образования кластеров авторы придают большое значение кооперативному характеру водородных связей. Как уже говорилось, при образовании одной водородной связи усиливается поляризация молекулы и увеличивается потенциальная возможность образования следующих водородных связей ее с другой, соседней молекулой, что в свою очередь увеличивает поляризацию последней и способствует образованию связей ее со следующими молекулами и т. д. Таким образом, происходит кооперирование молекул в рой (кластер). А.М. Блох [26] предполагает, что в образовании кластеров участвует до $2/3$ всех молекул воды. Координация молекул в кластерах имеет тетраэдрический характер (т. е. подобна структуре льда). Льдоподобная структура кластеров подтверждается результатами электронографических исследований [цит. по 137]. Время жизни кластеров составляет $10^{-10} - 10^{-11}$ сек., после чего их структура разрушается (вследствие флуктуации тепловой энергии) и возникает новая, которая может отличаться как местом, так и количественным составом (отсюда и название «текущие кластеры», «мерцающие скопления»). По данным различных авторов, в состав кластеров может входить от 12 до 86 молекул воды [26]. Кла-

стеры находятся в равновесии с окружающими их мономерными молекулами воды (рис. 5).

Г. Немети и Х. Шерага [цит. по 137] предполагают существование в такой модели структуры воды молекул с пятью различными энергетическими уровнями, соответствующими разному числу водородных связей (4, 3, 2, 1, 0).

К второй группе моделей структуры воды можно отнести гипотезу И.З. Фишера [цит. по 137], предполагающую, что весь объем воды разделяется на отдельные квазикристаллические фрагменты, которые Фишер называет доменами. Домены разделены тонкими, менее упорядоченными переходными областями. В состав домена может входить до 400 молекул воды. Эта структура очень лабильна, состав и расположение доменов непрерывно меняется за счет перемещений и поворотов доменов, перемещения границ и т. д.

На основе имеющихся сейчас экспериментальных и теоретических данных трудно отдать предпочтение той или другой из рассмотренных двух моделей структуры воды. Двухструктурная модель получила широкое признание в нашей стране, модель кластеров – преимущество за рубежом. Необходимо, однако отметить, что в этих моделях много общего:

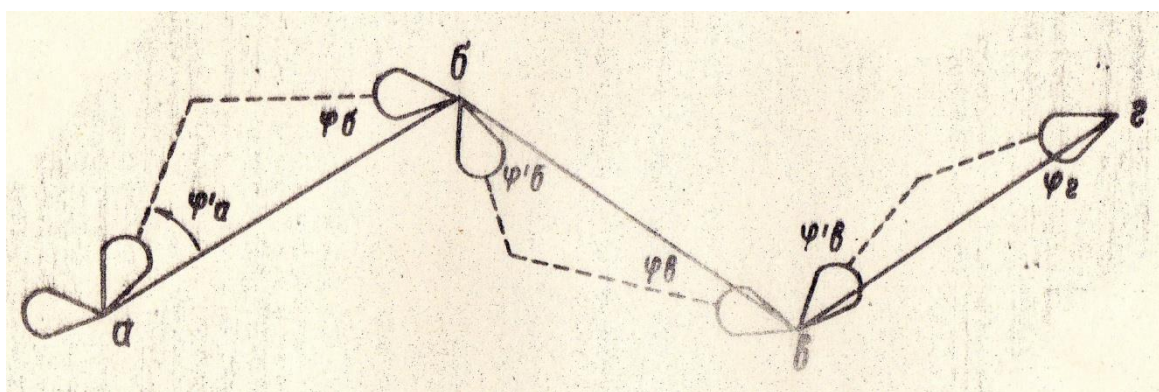
1. Обе модели признают существование в жидкой воде двух структур: одной с более упорядоченной ориентацией молекул, обусловленной большим числом водородных связей (льдоподобная структура, кластеры) и другой – без правильной ориентации молекул вследствие отсутствия или уменьшению числа и меньшей энергии водородных связей (плотноупакованная структура, мономерные молекулы).

2. Обе модели признают существование в воде молекул с различными энергетическими уровнями (в зависимости от числа водородных связей).

3. Обе модели придают большое значение кооперативному характеру возникновения и разрушения водородных связей.

В литературе высказывается мнение об отсутствии принципиального различия между этими моделями. Так Р. Курант, Б. Рей и Р. Хорн [192] путем построения двухмерной модели структуры жидкой воды на основе теории кластеров показали, что кластеры должны не свободно плавать в мономерной воде, а соприкасаться друг с другом. Но в таком случае есть основания говорить о непрерывной льдоподобной структуре. Авторы приходят к выводу, что различие между рассмотренными моделями структуры воды теряет смысл. Поэтому при дальнейшем изложении мы будем пользоваться представлениями двухструктурной модели воды.

Третья модель структуры воды отличается от первых двух тем, что признает жидкую воду за структурно однородное образование, внутреннее строение которого определяется льдоподобным тетраэдрическим каркасом водородных связей [26]. Эта модель предложена Дж. Поплом [цит. по 137]. Он полагает, что тетраэдрический каркас льда очень устойчив к тепловым воздействиям и поэтому при плавлении льда водородные связи совсем или почти не разрываются. Такое предложение Попла основывается на том, что молярная теплота плавления льда (6,03 кДж/моль) значительно меньше энергии водородных связей (37,68 кДж/моль у льда) и поэтому может вызывать лишь искажение и напряжение водородных связей, а не разрыв их. Искривление связей понимается как изменение угла между линией, соединяющей центры соседних молекул и направлением водородной связи между ними (рис. 6).



*Рис. 6. Схема изгиба водородных связей в воде, согласно Поплу [213]
 а – центральная молекула, б – ближайшая соседняя молекула,
 в – вторичная соседняя молекула, г – третичная соседняя молекула.
 Углы характеризуют степень изгиба связи*

Попл показал возможность вычисления среднего искажения такого угла и величину необходимой для этого энергии, которую он назвал константой силы изгиба водородной связи. При плавлении льда, по мнению Попла, искажаются одновременно все четыре водородных связи молекулы, не нарушая дальнего порядка в кристаллической решетке, а при дальнейшем повышении температуры (уже жидкой воды) они приобретают способность искажаться независимо друг от друга. В этом состоит различие структуры льда и жидкой воды [26].

Г.Н. Зацепина [71] отмечает, что в качестве одной из основных причин изгибания водородных связей в жидкой воде и связанного с этим процессом уплотнения структуры, является активация поперечных к направлению водородной связи колебаний атомов водорода, которая во льду не имеет места и на которую в жидкой воде тратится дополнительная энергия (поэтому теплоемкость жидкой воды больше, чем теплоемкость льда). Эйзенберг и Кауц-

ман [213] отмечают, что модель Попла находится в согласии с большинством экспериментальных данных о структуре воды. Современное усовершенствование способов получения инфракрасных спектров и спектров комбинационного рассеяния позволило обнаружить мономерные молекулы в метиловом спирте, но не обнаружило их в воде, что подтверждает представление о сохранении водородных связей (хотя бы искаженных) при плавлении льда [31].

Несмотря на это, наиболее распространенными остаются пока две первых группы моделей структуры воды.

Влияние внешних условий на структуру воды

Усиление теплового движения молекул при повышении температуры способствует разрушению структуры, в результате чего уменьшается доля более упорядоченной структуры (льдоподобной или кластеров) и увеличивается доля менее упорядоченной (плотнупакованной или мономерных молекул). Это показывают таблицы 2 и 3.

Таблица 2 характеризует изменения структуры воды с позиций двухструктурной модели. Она показывает, что с повышением температуры снижается доля молекул каркаса, увеличивается доля молекул пустот (т. е. плотнупакованной структуры) и возрастает степень заполнения пустот каркаса.

Таблица 2

Количество молекул воды (молярные проценты) в льдоподобных структурах и их пустотах и доля заполнения пустот [25; 96]

Тем- пера- тура, °С	Доля молекул пустот	Доля мо- лекул каркаса	Доля запол- нения пустот, %	Тем- пера- тура, °С	Доля молекул пустот	Доля моле- кул каркаса	Доля запол- нения пустот, %
0	0,137	0,863	31,7	40	0,238	0,762	62,5
10	0,162	0,838	38,7	50	0,263	0,737	71,0
20	0,187	0,813	46,0	60	0,288	0,712	80,9
30	0,213	0,787	54,1	80	0,333	0,667	100,0

**Температурная зависимость
структурных параметров жидкой воды [198]**

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

Таблица 3 составлена на основе модели кластеров. С повышением температуры уменьшается число неразорванных связей и соответственно увеличивается количество мономерных молекул воды. Концентрация кластеров увеличивается. Это как будто бы противоречит сказанному выше о нарушении упорядоченных структур при повышении температуры. Но сильно уменьшается среднее количество молекул, входящих в состав кластера. Это уменьшение (почти в 6 раз) значительно превышает увеличение концентрации кластеров (в 3,2 раза). Следовательно, общее число молекул, входящих в состав кластеров, с повышением температуры уменьшается. Следует отметить малое изменение доли неразорванных водородных связей в интервале от 0° до 100 °С. Таким образом, вода заметно структурирована даже при температуре кипения.

Данные таблиц 2 и 3 дают лишь общее представление об изменении соотношения более и менее упорядоченных структур при повышении температур. Более детальные исследования показывают, что этот процесс не совершается равномерно и монотонно, а в определенных температурных точках происходят резкие изменения свойств воды.

Ю.В. Гуриков [54] придает большое значение собранным В. Дрост-Хансеном [цит. по 137] многочисленным данным, показавшим аномалии в температурных зависимостях различных физико-химических свойств воды и водных растворов (плотности, теплоемкости, диэлектрической постоянной, вязкости, самодиффузии, протонной магнитной релаксации, теплопроводности, магнитной восприимчивости, поверхностном натяжении). Дрост-Хансен выде-

ляет четыре температурные точки: 15, 30, 45, 60°, около которых происходят резкие изменения свойств воды. Он полагает, что при этих температурах происходит структурная перестройка воды. Характер этих перестроек пока неизвестен, но Гуриков предполагает возможность перехода тетраэдрического льдоподобного каркаса в додекаэдрические структуры. В.П. Фронтасьев и Шрайбер [цит. по 137] обнаружили, что поляризуемость молекул воды резко изменяется при температурах 36 °С и 60 °С. Я.В. Фрейдин и В.Г.Бочков [цит. по 137] считают не случайным совпадением температуры тела человека с минимумом теплоемкости воды (36,79 °С), т. к. при минимуме теплоемкости экономиться энергия терморегуляции. В связи с данными Дрост-Хансена Фрейдин и Бочков констатируют, что в середине температурного интервала 30–40 °С (что опять соответствует температуре тела человека) структура воды наиболее благоприятна для гидратации органических молекул (в частности белков). Напомним, что одна из найденных Фронтасьевым и Шрайбером температурных точек резкого изменения поляризуемости воды (36 °С) также приблизительно равна температуре человеческого тела. На основании всех этих данных Гуриков говорит, что исключительное значение структуры воды для правильного понимания механизмов биологических процессов становится очевидным.

Влияние давления на структуру воды более сложно. Увеличение давления должно ограничивать тепловое движение молекул и тем самым способствовать стабилизации структуры, но вместе с тем оно должно вести к частичному нарушению ажурной структуры и более компактному расположению молекул воды [25]. Суммарный эффект зависит от того, какое из этих влияний преобладает. Экспериментально установлено, что перевес положительного или отрицательного давления на структуру воды зависит от температуры. При более низкой температуре (от 0° до 20–30 °С) скорость трансляционного теплового движения молекул воды невелико. Поэтому дополнительное снижение его интенсивности не имеет решающего значения, а доля ажурной (льдоподобной) структуры велика и потому преобладает отрицательное влияние давления на структуру воды. При более высокой температуре роль отрицательного влияния давления уменьшается, т. к. доля ажурной структуры и без того уменьшена усилившимся тепловым движением молекул. Поэтому на первый план выступает ограничение теплового движения молекул, т. е. положительное влияние на структуру воды.

Для растений важен первый температурный интервал (до 30 °С), поэтому преобладает разупорядочивающее структуру воды влияние давления. Подтверждением этого может служить положительное влияние давления на активность внутриклеточной воды. Одной из важнейших характеристик активности воды является подвижность ее молекул, которая возрастает при разрушении льдоподобной структуры.

1.1.3. ИЗМЕНЕНИЕ СВОЙСТВ ВОДЫ В РАСТВОРАХ

Этот вопрос представляет особый интерес для биологов, которым приходится иметь дело с водой в сложных системах с тесным взаимодействием элементов.

Первым этапом действия растворенных в воде веществ является нарушение типичной для чистой воды структуры. Возможны две причины этого: 1) различие размеров ионов и молекул растворенного вещества с размерами молекул воды и полостей каркаса (геометрический фактор); 2) переориентация молекул воды в электрическом поле иона (электростатический фактор). Вторым этапом является образование в окружении частиц растворенного вещества какой-то новой структуры, характер которой в сильной степени зависит от свойств этого вещества. От соотношения этих двух этапов зависит окончательный эффект: преобладание стабилизации или разупорядочивания структуры воды.

Растворы воды

При растворении электролитов могут действовать оба фактора, нарушающие структуру воды, но главную роль играет электростатический фактор. Если в чистой воде каждая молекула окружена четырьмя другими, причем две из них обращены к ней своими положительными полюсами и две – отрицательными, то вокруг катиона все молекулы воды ориентированы отрицательными полюсами к нему, а вокруг аниона, наоборот положительными полюсами к нему (рис. 7).

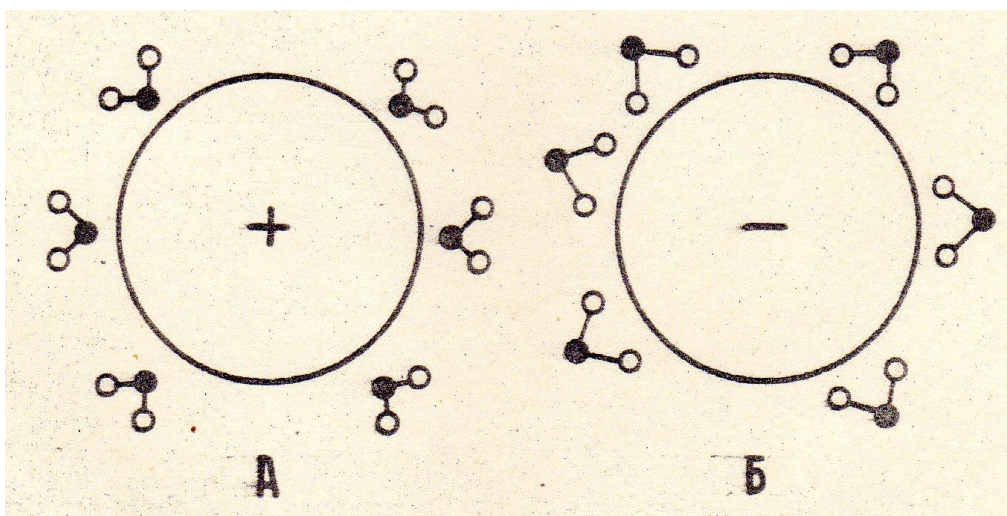


Рис. 7. Схема ориентации молекул воды в электрическом поле иона [162]
А – катион, Б – анион

Поэтому, если даже размеры иона не превышают размеры молекул воды (т. е. геометрический фактор нарушения структуры отсутствует), ориентация молекул воды вокруг иона будет отличаться от ориентации их в чистой воде.

Способность к разупорядочению структуры чистой воды сильнее проявляется у катионов, чем у анионов, т. е. положительный полюс дипольной молекулы воды ближе расположен к ее периферии, чем отрицательный и потому может подойти значительно ближе к центру катиона, чем отрицательный полюс аниона [71]. Взаимодействие растворенных ионов с водой получило название гидратации, а участвующая в нем вода называется гидратной. Знание процесса для биологов необходимо, т. к. вода в организме гидратирует не только ионы, но и определенные группы (ионизированные и полярные) в макромолекулах белка, от чего в значительной степени зависят свойства и функции последних.

Гидратация зависит от свойств иона:

1) Знак заряда. Катионам свойственна более сильная гидратация, чем анионам (см. выше). Гидратационные числа (число молей воды на моль иона) катионов щелочных металлов составляет около 4, а для галоидных анионов – в пределах 1–4.

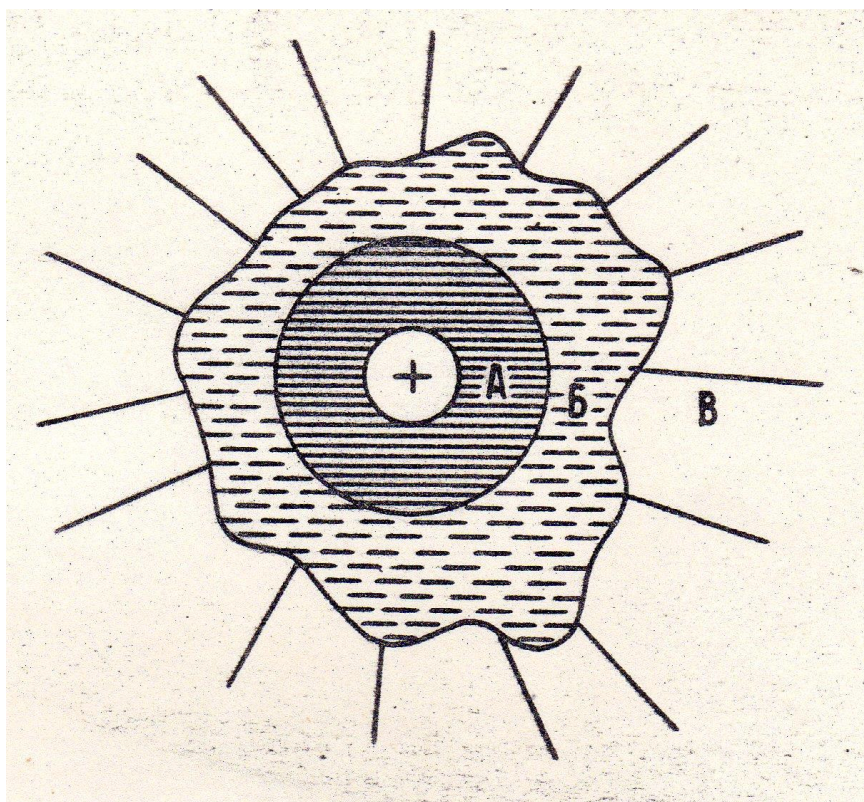
2) Величины заряда. Чем выше заряд иона, тем сильнее он гидратируется. Гидратационное число двухзарядного иона Mg^{2+} между 6 и 12, однозарядного иона Li^+ (при той же величине кристаллического радиуса) – около 4.

3) От радиуса иона. При одинаковом заряде сильнее гидратируются ионы, имеющие меньший кристаллический радиус [198].

Дальность действия ионов на структуру воды

Наиболее сильное влияние оказывают ионы на непосредственно прилегающий к ним мономолекулярный слой воды (см. рис. 7). Влияние их на следующие слои молекул воды ослабляется по мере удаления от иона. Ф. Гауровиц [цит. по 137] приводит теоретические расчеты энергии взаимодействия молекулы с ионом (окись титана – TiO_2): 1-ый слой – 27,42 кДж/моль, 2-ой слой – 4,78 кДж/моль, 3-ий слой – 0,92 кДж/моль, 4-ый слой – 0,29 кДж/моль. Три последних значения ниже энергии температурного движения молекул воды (способного разорвать водородные связи с энергией 18,84 кДж/моль). Следовательно, в этих слоях вода не может иметь определенной ориентации молекул под влиянием иона. Эти данные позволяют говорить лишь об одном слое молекул воды с определенно измененными под действием иона свойствами. На этот вопрос нельзя считать окончательно решенным, т.к. в литературе есть указания на

возможность большого количества водных измененными свойствами. В связи с этим следует остановиться на гипотезе Франка и Эванса [цит. по 137], получивший признание многих зарубежных исследователей [198]. Эта гипотеза предполагает, что находящийся в растворе ион окружен двумя сферами воды с различно измененной структурой (рис. 8).



*Рис. 8. Двухфазная модель гидратационной атмосферы иона в водном растворе [198]
А – упорядоченная фаза, Б – разупорядоченная фаза, В – объемная вода
(с неизменными свойствами)*

В ближайшей к иону сфере (А) молекулы воды строго ориентированы в электрическом поле иона, образуя сильные связи с ним и имеют сниженную подвижность. Это та вода, которую обычно называют гидратной. Р. Хорн [198] называет ее сферой первичной гидратации. В следующей сфере (Б) молекулы воды находятся под действием электрического поля иона, достаточным для того, чтобы нарушить типичную структуру чистой воды, но уже недостаточным для того, чтобы вызвать определенную переориентацию молекул и создать какую-либо новую структуру. Следовательно, слой Б представляет собой область нарушенной ориентации молекул, т. е. – разупорядоченной структуры воды. Располагающаяся за его пределами вода (В) не испытывает достаточно сильного влияния иона и сохраняет типичную для объемной (чистой) воды структуру. Разумеется, переходы от одной сферы к другой должны быть постепенными.

Эта гипотеза используется и в более поздних работах [198].

Вследствие возникновения электрических взаимодействий между ионами и молекулами воды подвижность молекул гидратной воды снижается. Величина этого снижения по данным разных авторов составляет от 1 до 4 порядков (по сравнению с подвижностью чистой воды). Разница получаемых данных может зависеть от ряда причин: различия методов (измеряющих разные параметры гидратной воды), степени учета обмена между гидратной и остальной (объемной) водой, влияния переохлаждения воды (при методах, основывающихся на замораживании воды) и др.

Способы характеристики гидратации

Процесс гидратации можно характеризовать различными параметрами: 1) силой удержания («связывания») молекул воды; 2) числами гидратации (количеством воды, гидратирующей ион; 3) временем жизни (или частотой обмена молекул) гидратной воды; 4) термодинамическими параметрами (величиной энтропии).

Все названные характеристики гидратации используются при исследовании процессов в биологических объектах. Но наиболее распространенными после работ О.Я. Самойлова [154] и Г.А. Крестова [96] стали характеристики по частоте обмена и энтропии гидратной воды. О.Я. Самойлов [154] полагает, что рассмотрение обмена ближайших к ионам молекул воды на другие молекулы воды раствора может обеспечить более общий подход к изучению гидратации ионов. Усилению гидратации иона в растворе соответствует уменьшение частоты обмена и увеличение среднего времени пребывания (τ_i) молекул воды в составе ближайшего окружения иона (или увеличение времени жизни гидратной воды). Самойлов предлагает следующие параметры характеристики гидратной воды: 1) изменение энергии активации обмена молекул гидратной воды (ΔE_i) по сравнению с энергией активации объемной (неизменной) воды (E). В таком случае энергия активации обмена гидратной воды будет $E_i = E + \Delta E_i$. 2) изменение среднего времени жизни гидратной воды (τ_i) по сравнению с таковым для объемной воды (τ).

Рассмотрим два возможных случая изменений этих параметров:

1) $\Delta E_i > 0$ и $\tau_i / \tau > 1$. В этом случае $E_i = E + \Delta E_i$, т. е. энергия активации обмена гидратной воды увеличена по сравнению с энергией активации чистой воды, а время жизни гидратной воды больше такового для чистой воды. Это случай положительной гидратации.

2) $\Delta E_i < 0$ и $\tau_i < \tau$. В этом случае $E_i = E + (-\Delta E_i)$ или $E_i = E - \Delta E_i$, а $\tau_i < \tau$, т. е. энергия активации обмена и время жизни гидратной воды меньше соответствующих величин для чистой воды.

Таким образом, при влиянии ионов на воду возможно не только снижение, но и повышение подвижности гидратной воды. Этот случай получил название отрицательной гидратации. В таблице 4 приведены величины ΔE_i воды в ближнем окружении некоторых ионов.

Таблица 4

**Значение ΔE_i для некоторых ионов
и их кристаллические радиусы [96; 154]**

Ион	ΔE_i	τ_i , нм	Ион	ΔE_i	τ_i , нм
Li^+	0,99	0,068	Cl^-	-0,10	
Na^+	0,17	0,098	Br^-	-0,14	
K^+	-0,20	0,133	I^-	-0,15	
Rb^+	-0,30	0,149			
Cs^+	-0,34	0,165			

Из таблицы видно, что отрицательная гидратация свойственна многим ионам. О.Я. Самойлов [154] считает, что величина ΔE_i зависит от характеристик иона – его радиуса, заряда и строения электронной оболочки. Таблица 4 показывает обратную зависимость ΔE_i от кристаллохимического радиуса иона (при одинаковых зарядах). Это согласуется с мнением Р. Хорна [198] о более сильной гидратации ионов с маленьким радиусом, а также с тем, что при увеличении радиусов иона усиливается геометрический фактор нарушения структуры воды.

Представление О.Я. Самойлова о двух видах гидратации подтверждается измерениями энтропии растворов [96]. Энтропией называется количество энергии системы, необратимо переходящей в тепловую энергию и рассеивающейся в пространстве. Величина энтропии может служить мерой упорядоченности или вероятности системы, обладающей энергией. Чем больше степень упорядоченности системы, тем меньше ее вероятность и энтропия. Чем меньше упорядоченность системы, тем больше вероятность ее существования и энтропия [цит. по 137]. Поэтому величина энтропии может служить обратным показателем упорядоченности системы. Это относится и к водным растворам ионов. Величина энтропии очень чувствительна к нарушениям структурных особенно-

стей водных растворов. Любое изменение подвижности воды при гидратации ионов отражается на ней [25]. Поэтому Г.А. Крестов [96] использует энтропию в качестве показателя характера гидратации ионов. При положительной гидратации подвижность гидратной воды снижается, что ведет к повышению упорядоченности всей системы (раствора) и уменьшению энтропии. При отрицательной гидратации подвижность воды гидратного слоя возрастает, что снижает упорядоченность системы и увеличивает энтропию.

В таблице 5 сопоставляются изменения энтропии (ΔS_{II}) с изменениями энергии активации обмена молекул гидратной воды.

Из таблицы видно, что отрицательным значениям ΔS_{II} (т. е. уменьшению энтропии) соответствуют положительные значения ΔE_i (т. е. положительная гидратация), а положительным значениям ΔS_{II} (увеличение энтропии) – отрицательные значения ΔE_i (отрицательная гидратация). Видна также положительная связь между числовыми значениями ΔS_{II} и ΔE_i .

Таблица 5

**Изменение значений энтропии- ΔS_{II} [96]
и энергии активации обмена молекул воды – ΔE_i [25; 154]**

Катионы	ΔS_{II}	ΔE_i	Анионы	ΔS_{II}	ΔE_i
Mg ²⁺	-46,1	+0,80	PO ₄ ³⁻	-85,9	–
Mn ²⁺	-41,5	+ -	CO ₃ ²⁻	-44,6	–
Ca ²⁺	-31,6	+0,28	SO ₄ ²⁻	-30,2	–
Li ⁺	-13,3	+0,39	OH ⁻	-20,8	–
Na ⁺	-1,3	+0,17	HCOO ⁻	-9,0	–
K ⁺	-8,2	-0,20	Cl ⁻	+2,5	-0,10
Rb ⁺	+12,5	-0,30	NO ₃ ⁻	+2,2	-
Cs ⁺	+14,1	-0,34	Br ⁻	+6,6	-0,14
			J	+13,1	-0,15

Некоторые авторы характеризуют гидратацию структурной температурой воды в растворе. Согласно понятию «структурная температура» структурированность воды в системе характеризуется температурой, при которой чистая вода имеет ту же степень структурированности. Если, например, в растворе при температуре 20 °С в результате гидратации ионов происходит суммарное упорядочение воды такое же, какое происходит при понижении температуры чистой воды до 10 °С, то структурная температура воды в этом растворе будет 10 °С. Сле-

довательно, положительная гидратация характеризуется снижением структурной температуры воды, отрицательная – ее повышением. Так, при растворении HCl, NaOH структурная температура воды снижается до 6–8 °С (при действительной температуре раствора 20 °С) при растворении KCl, NaClO₄ – повышается до 60–80 °С [146]. Следовательно, в первом случае происходит положительная гидратация, во втором – отрицательная.

Исследование водных растворов при помощи инфракрасной спектроскопии [137] позволило разделить ионы на две группы, понижающие структурную температуру воды:

катионы – Al³⁺, Cr³⁺, Be²⁺, Cd²⁺, Zn²⁺, Mg²⁺, Li⁺, Na⁺

анионы – CO₃²⁻, JO₄²⁻, OH⁻, F⁻

и повышающие структурную температуру:

катионы – Cs⁺, K⁺

анионы – ClO₄⁻, J⁻, NO₃⁻, JCN⁻, Cl⁻

Аналогичные данные были получены при помощи ядерного магнитного резонанса (ЯМР) и диэлектрической спектроскопии. Эти результаты согласуются с данными Самойлова.

Положительный или отрицательный характер гидратации ионов разными авторами объясняется различно. Г.А. Крестов [96] полагает, что общий знак изменения энтропии (характеризующий конечное изменение структуры воды в растворе) зависит от преобладающего влияния одного из двух эффектов: 1) нарушения типичной структуры чистой воды при растворении электролита; 2) упорядочения структуры воды при взаимодействии иона с молекулами воды. Р. Хорн [198] рассматривает этот вопрос с позиций уже упоминавшейся гипотезы Х. Фрэнка и М. Эванка о двуслойной гидратации. Преобладание первого, упорядоченного слоя (рис. 8 А) ведет к положительной гидратации, преобладание разупорядоченного слоя (Б) – к отрицательной гидратации.

Кроме свойств ионов на гидратацию влияет степень стабильности структуры воды. О.Я. Самойлов [154] подчеркивает, что образование связей между молекулами воды ведет к уменьшению гидратации ионов, а разрушение межмолекулярных связей в воде – к усилению гидратации. Г.А. Крестов [96] определяет температуру как мощный фактор воздействия на гидратируемость ионов в водных растворах. Это воздействие он также рассматривает на основании структурных представлений. Поскольку введение ионов в водный раствор связано с двумя вкладками в изменение структуры воды (отрицательным и положительным, см. выше), то величину изменения энтропии раствора (ΔS_{II}) можно рассматривать как сумму двух составляющих: $\Delta S_{II} = \Delta S_{II}^+ + \Delta S_{II}^-$, где ΔS_{II}^+ и ΔS_{II}^-

изменения энтропии вследствие разупорядочивающего и упорядочивающего действия иона. Величина ΔS_{II}^+ (увеличение энтропии вследствие разрушения структуры воды при внедрении иона) при повышении температуры уменьшается (т. к. структура воды и без того разрушается усиливающимся тепловым движением молекул). Величина ΔS_{II}^- (снижение энтропии вследствие упорядоченности структуры воды при взаимодействии с ионом) практически не меняется. Следовательно, с повышением температуры соотношение отрицательного и положительного влияния иона на структуру воды будет смещаться в сторону положительного (что согласуется с мнением Самойлова). Этим объясняется показанная экспериментально возможность превращения отрицательной гидратации иона K^+ в положительную при повышении температуры раствора [цит. по 137].

Уже упоминалось, что явление гидратации ионов имеет большое значение для биологии. Взаимодействие воды с биополимерами, как и гидратация ионов зависит от стабилизации или разрушения структуры воды. При этом большое значение имеет знак гидратации находящихся в клетке ионов (например, отрицательная гидратация иона K^+ или положительная – иона Na^+). Влияние различно гидратирующихся ионов на состояние внутриклеточной воды показано А.М. Алексеевым [4; 137]. Для этого определялись изменения трансляционного движения молекул воды (методом ЯМР) в листьях бобов после инфильтрации их однопроцентными растворами солей, содержащими положительно и отрицательно гидратирующиеся ионы (табл. 6).

В солях KCl , KNO_3 оба иона отрицательно гидратируются (ΔS_{II} положительная). Они увеличили интенсивность трансляционного движения молекул воды на 13–15 %, что свидетельствует о разупорядочении ее структуры. В соли $NaCl$ ионы имеют различные по знаку и численно одинаковые значения ΔS_{II} , действие которых, по-видимому, уравнивается, и трансляционное движение воды не изменяется. В соли $Ca(NO_3)_2$ преобладает положительная гидратация катиона (отрицательное значение ΔS_{II}). Следствием является упорядочение структуры воды и снижение трансляционного движения ее молекул (на 20 %). В двух случаях (K_2SO_4 и KH_2PO_4) можно было ожидать перевеса положительной гидратации аниона. Но ожидаемого снижения трансляционного движения молекул воды не произошло, оно даже несколько усилилось. Причина, по-видимому, в том, что анионы SO_4^{2-} и PO_4^{3-} не оставались в свободном виде, а включались в процесс обмена веществ, и будучи в связанном состоянии не оказывали непосредственного влияния на состоянии воды.

Таблица 6

**Величина ΔS_{II} и коэффициенты самодиффузии воды
в листьях бобов [96; цит. по 137]**

Соли	ΔS_{II}		Коэффициент самодиффузии	
	катион	анион	$D_2 \cdot 10^{-5}$, см/сек	% от контроля
H ₂ O (контроль)	–	–	1,87	100
KCl	+8,2	+1,5	2,11	113
KNO ₃	+8,2	+2,2	2,15	115
K ₂ SO ₄	+16,4	-30,2	1,97	105
KH ₂ PO ₄	+8,2	-81,0	1,85	99
NaCl	-1,3	+1,5	1,85	99
Ca(NO ₃) ₂	-31,6	+1,4	1,50	80

Растворы неэлектролитов

Неэлектролиты (неполярные молекулы и радикалы) не могут взаимодействовать с водой путем электростатических сил или образования водородных связей. Возможны лишь довольно слабые вандерваальсовы взаимодействия. Тем не менее экспериментально показано, что неполярные молекулы и радикалы каким-то образом стабилизируют структуру воды. На это указывает снижение энтропии при взаимодействии воды с неполярными молекулами [146], снижение структурной температуры воды [цит. по 137], увеличение числа неразорванных водородных связей в растворах алифатических углеводородов по сравнению с чистой водой [цит. по 137] и др.

Таблица 7

**Влияние растворения алифатического углеводорода
на количество водородных связей в воде [цит. по 137]**

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

Из таблицы 7 видно, что при растворении углеводорода в воде сохраняется более высокое число существующих при данной температуре водородных связей. Это согласуется с данными о снижении энтропии (табл. 8).

Таблица 8

Энтропия перехода углеводорода из неполярного окружения в воду при 25°С [цит. по 137]

Вещество	ΔS_{II}	Вещество	ΔS_{II}
CH ₄	-18	C ₄ H ₁₀	-23
C ₂ H ₆	-19	C ₆ H ₆	-14
C ₃ H ₈	-23	C ₆ H ₅ -CH ₃	-16

Относительно характера и механизмов стабилизации структуры воды неэлектролитами высказываются различные мнения. С позиций двухструктурной модели воды неполярные молекулы, не образующие водородных связей, должны располагаться в полостях каркаса и тем самым ограничивать трансляционное движение молекул воды, происходящее по этим полостям, т. е. будут ослаблять действие фактора, нарушающего структуру. Как отразится на состоянии каркаса (решетки) воды внедрение неполярных молекул, зависит от размера последних. При малом их размере структура каркаса может не нарушаться или лишь незначительно деформироваться. При большем размере внедряющихся молекул происходит нарушение гексагональной льдоподобной структуры и возникновение других структур с более крупными полостями. В литературе [92; 198] описывается образование кристаллогидратов с пентагональными (пятиугольными) ячейками, составляющими додекаэдры (двенадцатиугольники) с пустотами, диаметром 0,5–0,7 нм. Такие структуры очень неустойчивы и могут существовать лишь молекулами или радикалами (CH₄, C₂H₂, C₂H₄, C₂H₆, CH₃Cl, CH₃OH, H₂S, PH₃ и др.). Но и при этом условии структура оказывается непрочной, о чем свидетельствует малая энергия ее плавления: 66,99 кДж/моль, т. е. в 5 раз меньше энергии плавления льда [92].

По мнению П.Л. Привалова [146], структурирующее действие неполярных молекул в таком случае объясняется тем, что они снижают внутреннее давление в граничащем с ним слое воды (вследствие разрыва водородных связей). Поскольку при понижении давления точка замерзания воды повышается, то слой воды, граничащий с неполярной молекулой, замерзает, т. е. кристаллизуется в так называемый «айсберг».

Иное объяснение стабилизации структуры воды при взаимодействии с неполярными молекулами и радикалами предлагает В.А. Пчелин [цит. по 137]. Он основывается на данных ряда исследователей, показавших, что на границе воды с воздухом (который является неполярной средой) возникает электролизация поверхности воды в результате самопроизвольной ориентации ее молекул (рис. 9 А).

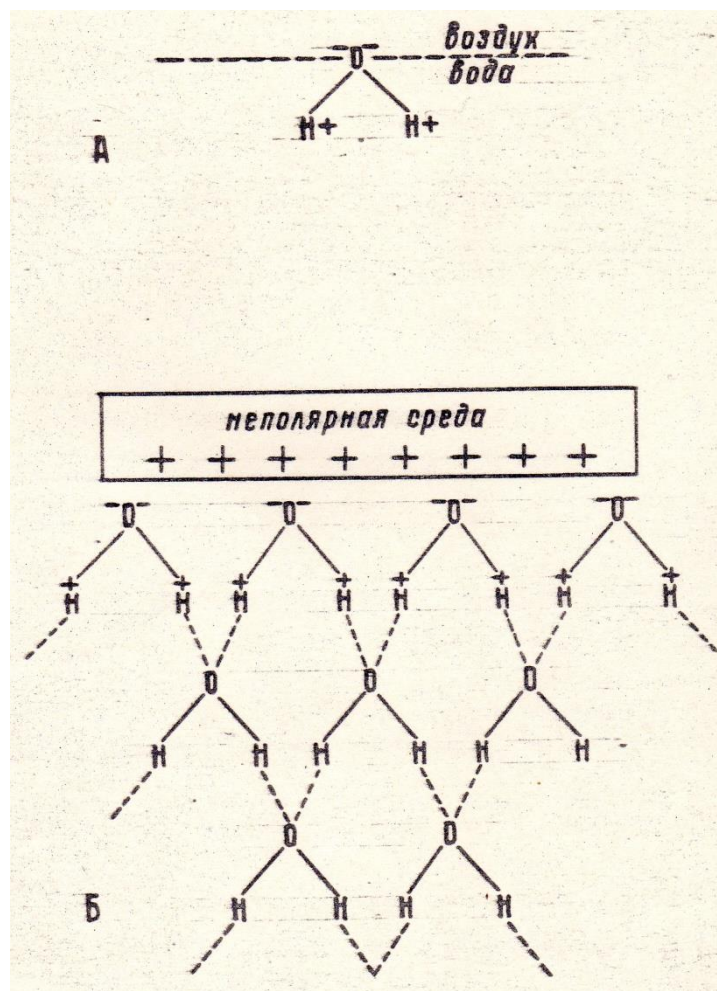


Рис. 9. Схема взаимодействия воды с неполярными поверхностями [цит. по 137]

А – взаимодействие вода-воздух,

Б – взаимодействие воды с любой неполярной поверхностью

Таким образом, неполярная среда оказывается положительной по отношению к поверхности воды. Показано, что разность потенциала на границе с воздухом составляет 0,1–0,2 в. Пчелин полагает, что такое соотношение зарядов можно рассматривать как общее правило для границы воды с неполярной фазой и потому предлагает следующую схему взаимодействия неполярных молекул с водой (рис. 9 Б). Молекулы воды в этом случае самопроизвольно ориентируются на границе с неполярной фазой, образуя сначала максимально

уплотненный мономолекулярный слой. Он служит как бы «матрицей», на которой могут строиться за счет водородных связей следующие слои водной структуры, образуя вокруг неполярной молекулы (или радикала) трехмерную структуру, представляющую собой подобие упоминавшегося уже «айсберга». По мнению Пчелина, количество слоев в такой структуре должно быть больше, чем на границе воды с воздухом, т. к. в последнем случае структура монослоя будет постоянно нарушаться испарением. На границе же воды с неполярной молекулой испарения нет и нарушение структуры возможно лишь под влиянием теплового движения молекул. Поэтому понижение температуры должно вести к увеличению объема ориентированных слоев молекул воды, повышение температуры – к уменьшению его. Ориентация молекул воды на границе с неполярной молекулой и последующие взаимодействия со следующими слоями молекул ведут к уменьшению общего запаса свободной энергии системы и, следовательно, термодинамически оправданы.

С позиции кластерной модели воды объяснение стабилизирующего действия неполярных молекул на структуру воды основывается на изменчивости и лабильности кластеров, благодаря которым они идеально «подгоняются» к структуре неполярной молекулы, заполняя все ее выемки. При этом происходит увеличение координационного числа и энергии водородных связей молекул воды на границе с неполярной молекулой. Вследствие кооперативного характера образования водородных связей этот процесс распространится на следующие слои молекул. Такая упорядоченная вода образует как бы «клетку» вокруг неполярной молекулы и называется клатратной (клеткоподобной) структурой или айсбергом [198]. Преимущественное внедрение неполярных молекул в кластерные структуры и образование на этой основе клатратных структур (более выгодное энергетически) вызывает сдвиг равновесия в сторону более упорядоченной структуры, что проявляется в увеличении количества неразорванных связей, которое было показано в табл. 7 [198].

Некоторые авторы [198] называют упорядочение воды при взаимодействии с неэлектролитами гидрофобной гидратацией.

Образование клатратных структур лежит в основе теории анестезии, предложенной Л. Полингом [цит. по 137]. Было установлено, что многие вещества, коренным образом различающиеся в химическом отношении, способны вызвать анестезию. Некоторые из них химически инертны (N_2 , Ar, Xe), поэтому трудно допустить, что их анестезирующее действие может быть следствием химических реакций [198]. Но они способны участвовать в образовании клатратных структур воды. Клатратные структуры неустойчивы и при участии в их

образовании лишь одного из упомянутых веществ разрушаются при температурах немного выше нуля. Было замечено, что стабильность клатратов повышается, если в их образовании участвовала смесь газов. Такой эффект повышения температуры разрушения клатратов был назван эффектом «вспомогательного» газа: один газ как бы помогает другому повысить устойчивость клатратных структур. Отсюда возникает гипотеза, объясняющая явление наркоза тем, что молекулы анестезирующего вещества стабилизируют клатратные структуры около аминокислот и других веществ, растворенных в черепной жидкости. Стабилизирующее действие их объясняется тем, что строение клатратов очень рыхлое, в нем много пустот, наиболее крупные из которых заняты молекулами основного клатратообразующего вещества, а более мелкие заполняются молекулами анестезирующего вещества. При этом прочность клатратов повышается, а условия функционирования включенных в клатратные структуры аминокислот и других веществ настолько искажаются, что происходит ингибирование ферментативных и других биологических реакций. Предполагается, что клатраты могут образоваться как около молекул аминокислот, так и около гидрофобных аминокислотных остатков белков [37].

Образование кристаллогидратов или айсбергов может проявляться очень неожиданно. Так, в литературе описаны закупорки «льдом» труб газопровода при положительных температурах. Причина этого в образовании кристаллогидратов при взаимодействии метана с водой (молекулу метана и могут окружать до 10-20 молекул воды). Случаи замерзания зерна, смоченного водой, при температуре 4°C также объясняются образованием кристаллогидратов около неполярных групп молекул белка [25; 71].

Растворы белков

Влияние высокополимерных веществ на структуру воды очень сложно. Макромолекулы их благодаря своей величине не могут помещаться в пустотах каркаса воды и потому при растворении прежде всего вызывают разрыв части водородных связей, т. е. ослабление сил когезии (взаимодействие между однородными молекулами, в данном случае между молекулами воды). Затем между макромолекулами белка и молекулами воды возникают силы адгезии (взаимодействие между разнородными молекулами). Природа сил адгезии между молекулами белка и воды может быть различной: гидратация (ионная и электронейтральная), влияние неполярных радикалов («гидрофобная гидратация»), иммобилизация (структурное связывание воды макромолекулами). Конечный эффект (упорядочение или разупорядочение структуры воды) будет зависеть от соотношения сил адгезии и когезии.

Гидратация белков

Белки гидратируются положительно. По механизмам взаимодействия вода – белок различают ионную и электронейтральную гидратацию [2; 5].

Ионная гидратация осуществляется по ионизированным группам молекул белка NH_3^+ , COO^- . При этом происходит ориентация диполей воды в электрическом поле, создаваемом ионизированными группами (аналогично гидратация ионов). Ионная гидратация зависит от суммарного заряда молекулы белка. Поэтому она минимальная при изоэлектрической точке (ИЭТ) белка, когда происходит уравнивание положительных и отрицательных зарядов. Она остается выше нуля в этом случае лишь потому, что ИЭТ различных аминокислот, входящих в состав молекул белка, различается [174]:

Треонин – ИЭТ при рН – 5,59

Лизин – ИЭТ при рН – 9,74

Аспарагиновая кислота – ИЭТ при рН – 5,38

Аланин – ИЭТ при рН – 6,11

Следовательно, в разных участках белковой молекулы при определенной рН могут быть различные условия (положительный заряд, отрицательный, отсутствие заряда). При отклонении в ту или другую сторону от ИЭТ ионная гидратация будет увеличиваться. В клетках растений ионная гидратация белков должна иметь меньшее значение, т. к. благодаря высокой ионной силе клеточного сока ионизированные группы макромолекул в основном экранированы [5].

Электронейтральная гидратация осуществляется по полярным радикалам, содержащим отрицательно-полярные атомы, главным образом кислорода и азота. Такими радикалами (группами) могут быть карбоксильная (COOH), карбонильная (CO), гидросильная (CHO), аминогруппа (NH_2), иминогруппа (NH), амидогруппа (CONH_2). Таким образом, молекула белка гидратируется не по всей поверхности равномерно, а лишь в местах расположения ионизированных и полярных групп. Такой характер гидратации белков подтвержден экспериментально. Так Т.Ю. Щеголева [цит. по 137] на основе данных диалектической спектроскопии на сверхвысоких частотах (СВЧ) и сопоставления их с результатами рентгеноструктурного анализа приходили к заключению, что структура гидратной оболочки биополимеров представляет собой несколько ассоциантов молекул воды вблизи гидратных центров. Гидратными центрами являются все атомы NH , CO и другие группы, свободные от внутримолекулярных и межмолекулярных контактов. Т.Ю. Щеголева и Ю.Н. Чиргадзе [цит. по 137] при помощи ЭВМ построили матрицу макромолекулы рубледоксина (для которого

детально описана полная гидратная оболочка на основе данных рентгеноструктурного анализа высокого разрешения). При помощи этой матрицы показано количество «свободных центров» в макромолекуле рубредоксина (т. е. атомов, свободных от контактов с окружающими атомами макромолекулы). В таблице 9 дано количество таких центров (N_2), количество гидратированных центров (1 – по данным рентгеноструктурного анализа) и общее количество центров такого типа в макромолекуле (N_0) N_2-N_1/N погрешность определения количества центров, способных связывать воду.

Таблица 9

Сопоставление количества «свободных» и гидратированных центров в молекуле рубредоксина [цит. по 137]

Гидратные центры	Количество центров			N_2-N_1/N
	N	N	N_2	N
Полярные группы	44	32	30	4,5
NH – группы	54	12	10	3,7
CO – группы	54	23	23	1,8

Как видно из этой таблицы, количество свободных центров (N_2) практически совпадает с количеством гидратированных центров (N_1).

Исследованиями, выполненными методом ЯМР [цит. по 137] показана связь между гидратацией отдельных аминокислот, входящих в состав полипептидных белков, и гидратацией макромолекул белка в целом (табл. 10 и 11).

В таблице 10 приведены примеры ионной (1) электронеutralной (2) и «гидрофобной» (3) гидратации. Ионные группы обнаруживают наиболее сильную гидратацию.

В таблице 11 показана гидратация макромолекул различных белков, найденная расчетным способом на основании гидратации входящих в их состав аминокислот, и полученная экспериментально (методом ЯМР). Те и другие данные достаточно хорошо совпадают.

Таким образом, приведенные данные [цит. по 137] говорят о том, что, зная аминокислотный состав белка, его пространственную структуру и количество свободных центров, можно делать достаточно обоснованные предположения о гидратации его макромолекул (или иначе о количестве связанной воды). Связь гидратации с пространственной структурой макромолекул имеет большее значение в биологии.

Таблица 10

**Гидратация аминокислот по данным исследования полипептидов
методом ЯМР [цит. по 137]**

Аминокислотные остатки	Гидратация (моль H₂O/моль аминокислоты)	Аминокислотные остатки	Гидратация (моль H₂O/моль аминокислоты)
1. Ионные			
Асп ⁻	6	Трп	2
ГЛУ ⁻	7	Асп	2
Тир ⁻	7	Глу	2
Арг ⁺	3	Тир	3
Гис ⁺	4	Арг	3
Лиз ⁺	4	Лиз	4
2. Полярные		3. Неполярные	
Асп. к-та	2	Ала	1
Гли	2	Глу	1
Про	3	Фе	0
Сер, Тр	2	Вал	1
		Иле, Лей, Мет	1

Таблица 11

**Значения гидратации белков, предсказанные на основании состава
и гидратации полипептидов и найденные экспериментально [цит. по 137]**

Нативный белок	Гидратация (гH₂O/г белка)	
	расчет	эксперимент
Лизоцим	0,36	0,34
Миоглобин	0,45	0,42
Химотрипсиноген	0,39	0,34
Химотрипсин	0,36	0,33
Яичный альбумин	0,37	0,33
Бычий сывороточный альбумин (БСА)	0,45	0,40
БСА + мочевины	0,45	0,44
Гемоглобин (денатурированный)	0,42	0,42
БСА, рН 3	0,32	0,30

А.М. Алексеев [5] подчеркивает, что успех электронейтральной гидратации определяется не только числом отрицательно-полярных атомов на поверхности макромолекулы, но и степенью соответствия их расположения решеточно-упорядоченной структуре воды. Степень соответствия имеет большое значение, т. к. определяет более легкую возможность образования новой структуры воды, взаимодействующей с макромолекулой, при меньшем нарушении прежней, типичной для объемной воды. Если отрицательно-полярных атомов на поверхности макромолекулы много и их расположение соответствует решетке (каркасу) воды, то гидратации за счет водородных связей осуществляется легче и макромолекула стабилизирует структуру воды. Если же отрицательно-полярных атомов на поверхности мало и расположение их не соответствует решетке воды, гидратация ослабляется и может преобладать разупорядочивающее влияние макромолекулы на воду (преобладание геометрического фактора нарушения структуры).

Таким образом, мы подошли к вопросу о связи гидратации с конформацией макромолекул белка. А.Л. Курсанов [103] писал, что характер реагирования макромолекул друг с другом или с молекулами мономеров определяется не только их первичной структурой (т. е. природой входящих в молекулу атомов и их взаимосвязью), но и конформационными состояниями макромолекул, т. е. их изгибами и скручиваниями в пространстве, благодаря которым отдельные участки гигантской молекулы биополимера занимают в ней различные положения относительно друг друга. При этом могут коренным образом изменяться химические и физико-химические свойства макромолекул (рис. 10).

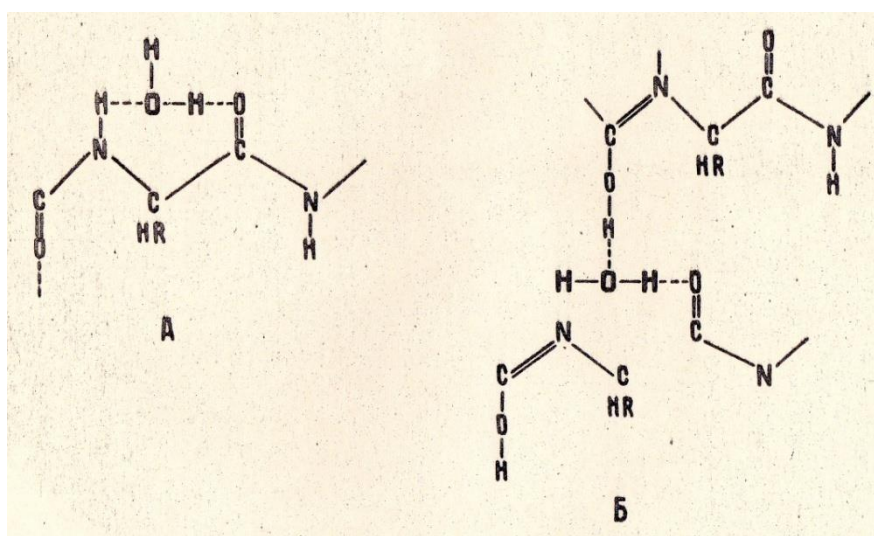


Рис. 10. Схема связи молекулы воды с одной (А) и двумя (Б) полипептидными цепями [174]

По мнению А.Л. Курсанова, установление этого обстоятельства открыло перед исследователями как бы третье измерение явлений, происходящих в клетке, позволив говорить об «объемной» биохимии.

Конформационные изменения макромолекул отражаются и на гидратации их путем изменения количества доступных гидратации групп (свободных центров). Это подтверждается экспериментально во многих работах [6; 135; 174].

Говоря о связи конформационных изменений макромолекул с гидратацией, необходимо иметь в виду, что эта связь двусторонняя, т. е. не только конформационные изменения макромолекул влияют на воду, но и состояние воды влияет на конформацию макромолекул. С.Э. Шноль [цит. по 137], рассматривая причины, вызывающие конформационные колебания макромолекул, придает большое значение структурным перестройкам воды. Если конформационные изменения путем перемены соотношения полярных и неполярных групп на поверхности, ведут к перестройке структуры воды вблизи макромолекул, то и волны структурной перестройки воды, возникающие по другим причинам, отражаются на конформации макромолекул. На основании анализа этой двусторонней связи Шноль приходит к выводу, что конформационные колебания макромолекул могут быть не столько причиной волн структурной перестройки воды, сколько их следствием. П.П. Нокс и др. [цит. по 137] при исследовании активности реакционных центров фотосинтетических единиц в хроматофорах *Rhodospirillum rubrum* также приходят к выводу о том, что важным фактором обеспечения конформационной подвижности макромолекул служит вода, участвующая в поддержании пространственной конформации белков и мембранных структур, главным образом в результате образования водородных связей и реализации гидрофобных взаимодействий. В.К. Боженко [цит. по 137] при изучении подвижности компонентов липид-белковых комплексов фотосинтетических мембран в связи с состоянием воды приходят к заключению, что изменение конформации белка в первую очередь зависит от изменения структуры ближайшего окружения: растворителя – воды, а в случае мембранных белков также от липидного окружения.

Многие авторы приводят доказательства значения молекул воды, их агрегатов, связанной воды в обеспечении структурной лабильности, сохранения биологически активных конформаций и формировании нативных свойств биополимеров: белков, нуклеотидов, фосфолипидного слоя, углеводов [цит. по 137]. Ф. Франкс [цит. по 137], рассматривая факторы, влияющие на конформацию биополимеров в растворе, на первое место ставит свойства растворителя и заключает, что при изучении конформации полимеров необходимо исследовать взаимодействие полимеров – растворитель.

Гидрофобная гидратация белков

Выше уже говорилось, что упорядочение структуры воды может происходить не только под влиянием неполярных молекул, но и под влиянием неполярных радикалов в макромолекуле.

В ряде работ описывается образование додекаэдрических кристаллогидратов (или клатратных структур) около радикалов CH_2 , C_2H_2 , C_2H_4 , C_2H_6 , CH_3OH , RN_3 и др. Т.М. Бирштейн [цит. по 137] отмечает, что гидрофобные взаимодействия с водой наиболее ярко выражены у неполярных групп биологических макромолекул. О возможных механизмах упорядочивающего влияния неполярных молекул и радикалов говорилось выше.

Дж. Ранли и др. [цит. по 137] на основании результатов, полученных различными методами, построили общую картину гидратации сухого белка (рис. 11).

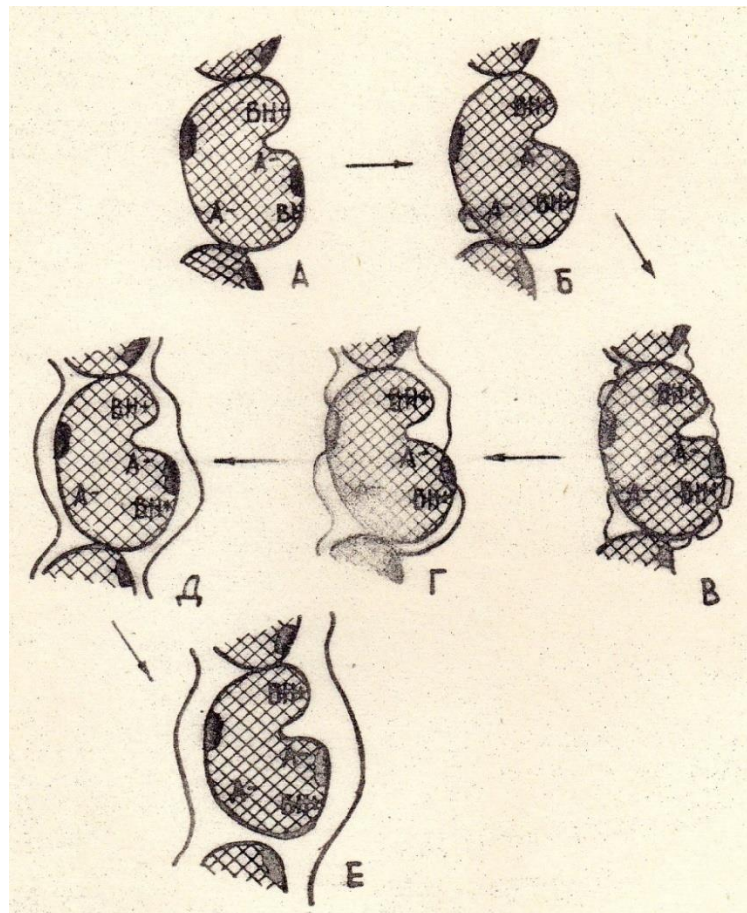


Рис. 11. Последовательность стадий процесса гидратации белка [цит. по 137]

А. Молекула сухого белка. Имеет конформацию, сходную с конформацией в растворе и несколько точек контакта с соседними молекулами.

Б. Первые порции воды взаимодействуют преимущественно с ионизированными группами. Это прочно связанная вода, оставляющая 25 % всей гидратационной воды, что соответствует доле поверхности, занятой ионизированными группами.

В. При содержании воды около 0,1 г/г белка начинается образование кластеров, группирующихся преимущественно вблизи полярных групп и заряженных атомов на поверхности белка. Измерения методами ЯМР, диэлектрической спектроскопии, ЭПР показывают, что подвижность этой воды по сравнению с объемной снижена, но авторы считают ее менее прочно связанной водой, чем вода, связанная с ионизированными группами.

Г. В интервале степеней оводненности от 0,2 до 0,3 г воды/г белка гидратации центров, взаимодействующих с водой при помощи водородных связей, завершается.

В соответствии с ранее изложенным материалом можно сказать, что в это время завершается ионная и электронейтральная гидратация.

Д. Конденсация воды над наиболее слабо взаимодействующими с ней участками поверхности (неполярными областями, т. е. «гидрофобная гидратация») приводит к образованию монослойного покрытия (при количестве воды 0,4 г/г белка). После завершения формирования монослоя подвижность системы белок – вода резко увеличивается. Таким образом, авторы считают, что в результате всех упомянутых способов взаимодействия белков с водой (ионной и электронейтральной гидратации, влияния неполярных поверхностей) макромолекула белка покрывается сплошным монослоем воды. Это не противоречит сказанному выше о том, что макромолекула белка гидратируется лишь в местах расположения ионизированных и полярных групп, т. к. при этом не учитывается взаимодействие воды с неполярными группами.

Е. Расположение воды в монослое таково, что белок при этом уровне оводненности хорошо проницаем по отношению к объемной (свободной) воде. Поэтому при оводненности выше 0,4 г воды/г белка в окружении макромолекулы присутствует уже и объемная вода. О том, что ее свойства остаются при этом неизменными, свидетельствует отсутствие изменений термических параметров (в частности теплоемкости, являющейся чувствительным тестом на возникновение или нарушение водородных связей).

Иммобилизация или структурное связывание воды белками

Особое положение занимает структурно-связанная или иммобилизованная вода. Иммобилизация представляет собой механический захват воды при

конформационных изменениях макромолекул (или их комплексов), в результате которого эта вода оказывается заключенной в замкнутых пространствах внутри макромолекулы или между макромолекулами. Какая-то часть ее может участвовать в гидратации, но остальная (большая) часть сохраняет свойства объемной воды, если не считать ограничения трансляционного движения молекул пределами замкнутого пространства. Благодаря расположению в замкнутых полостях, иммобилизованная вода, несмотря на такую же подвижность молекул как у обычной воды, с большим трудом отнимается от макромолекул. Поскольку физические свойства ее не изменены (по сравнению с объемной водой), то с точки зрения физики она не может считаться связанной (т. е. водой с измененными свойствами, благодаря взаимодействию с неводными компонентами). Но с точки зрения физиологии растений она является связанной, т. к. будучи замкнутой в малых пространствах, не может перемещаться в клетке и участвовать в процессах, происходящих за пределами этих пространств.

Значение иммобилизованной воды в физиологических процессах неоднократно подчеркивалось в литературе. А.М. Алексеев [цит. по 137] писал, что спутанный клубок беспорядочно изогнутой белковой макромолекулы неизбежно иммобилизует внутри себя часть воды, благодаря чему в протоплазме создается фракция «рыхлосвязанной» воды, имеющая немаловажное значение в водном режиме растений. Н.А. Аскоченская [цит. по 137], изучая методом ядерного магнитного резонанса (ЯМР-спиновое эхо) подвижность воды в семенах некоторых растений, обнаружила двухкомпонентную кривую спада сигнала эхо, указывающую на наличие двух различающихся по подвижности форм воды. Быстро спадающая компонента кривой, характеризующая менее подвижную воду, была отнесена к гидратной воде крахмала. Медленно спадающая компонента, характеризующая более подвижную воду, оказалась каким-то образом связанной с белками зародыша семени. Эту воду нельзя считать гидратной водой белков, т.к. подвижность ее молекул достаточно высока. Но при высушивании семян при 105°C, когда испарялась даже гидратная вода крахмала, эта вода сохранялась. Удалить ее оказалось возможным лишь путем высушивания при более высоких температурах (130–135 °C), когда начинается нарушение клеточных структур. Очевидно, это была вода, иммобилизованная белками зародыша, сохранившая высокую подвижность, но неспособная испаряться, благодаря заключению ее в замкнутых полостях. Нарушение этих полостей (при высоких температурах) привело к испарению ее. Аскоченская предполагает, что с наличием такой воды связано сохранение жизнеспособности зародыша семени. С этой точки зрения ее свойства (высокая подвижность молекул и неспо-

способность испаряться) приобретает особое значение. И.Г. Сулейманов [174] считает находящуюся в митохондриях воду иммобилизованной. Это согласуется с мнением А. Ленинджера [цит. по 137] о «запирании» воды в митохондриях при нарушении окислительного фосфорилирования. С таким же основанием можно, очевидно, считать иммобилизованной значительную часть воды хлоропластов при их набухании во время обезвоживания клеток [цит. по 137], исследуя методом ЯМР – спиновое эхо высушенную биомассу эукариотных микроорганизмов и некоторых низших растений, обнаружил медленные компоненты спада кривой эхо, свидетельствующие о наличии воды с достаточно высокой подвижностью (приближающейся к подвижности объемной воды). Более детальные его исследования обитающих в высокогорных пустынях дрожжей *Cryptococcus albidum* показал, что многочасовое высушивание при 105 °С лиофилизированной биомассы дрожжей, а также воздействие на них ацетона практически не изменяет медленной компоненты спада кривой (т. е. практически не влияет на количество сохранившейся воды). Но высушивание влажной биомассы уменьшает медленную компоненту в несколько раз. По мнению Аксенова, такие результаты можно объяснять лишь наличием подвижной воды, изолированной в клетках при конформационных изменениях мембран, вследствие обезвоживания. Если в обычных условиях белки осуществляют контакт как с внешней, так и внутренней стороной мембран, то при высушивании вода оказывается внутри структуры, полностью ограниченного липидным слоем. Извлечение изолированной воды возможно лишь при обмене с поступающей извне водой, которая восстанавливает нормальную проницаемость мембран или при разрушении мембран, например, высокими температурами (150–200 °С).

Таким образом, иммобилизация воды возможна на уровне макромолекул, их комплексов, органелл клетки и целых клеток.

Дальность влияния белковых макромолекул на структуру воды

Здесь следует иметь в виду лишь гидратацию (гидрофильную и гидрофобную, т. к. при иммобилизации изменения структуры воды не происходит).

Долгое время существовало представление о дальнем упорядочивающем влиянии макромолекул белка и других полимеров на структуру воды. Оно основывалось на результатах, полученных Б. Джакобсоном [цит. по 137] при исследовании растворов ДНК методом ЯМР. Ширина линии резонанса в спектре ЯМР находится в обратной зависимости от подвижности молекул исследуемого вещества. Джакобсон наблюдал уширение резонансной полосы воды в растворе

ДНК (по сравнению с чистой водой) и на этом основании сделал вывод о том, что молекула ДНК оказывает упорядочивающее влияние на воду, распространяющее на далекое расстояние (до 100 нм). Такое действие Джакобсон объяснял тем, что молекулы ДНК идеально вписываются в решетку льда. А. Сент-Дьерди [цит. по 137], проводя аналогию между влиянием ДНК и структурных белков на воду, пишет, что поскольку белки фибриллярны и плотно упакованы, то вода между ними должна находиться в высокоупорядоченном состоянии. А.К. Гуман [цит. по 137] полагает, что в решетку льда идеально вписывается не только ДНК, но вся нативная система биополимеров. В качестве доказательства он приводит данные по оживлению замороженных органов и целых организмов (например, гусениц кукурузного мотылька, замороженных постепенным охлаждением до -269°C). Эти факты, по его мнению, показывают, что превращение всей внутриклеточной воды в лед не нарушает нативной структуры системы биомолекул, что возможно лишь при условии, что вся эта система вписывается в решетку льда.

Однако последующие, более точные и детальные исследования растворов биополимеров показали, что данные Джакобсона могли быть результатом неточной методики и интерпретации. Эти исследования показали, что уширение полосы резонанса в спектре ЯМР могло быть следствием магнитной анизотропии (неоднородности) молекул ДНК, а также – большой скорости обмена между молекулами гидратной и свободной воды.

А.М. Алексеев [5], основываясь на кооперативном характере образования водородных связей (см. главу II), предполагает усиление льдоподобной структуры не только у непосредственно прилегающей к макромолекулам воды, ни и следующих слоев воды в промежутках между молекулами. Это согласуется с мнением Р. Хорна [198] и других авторов о том, что водородная связь имеет кооперативный характер и образование одной связи вызывает стабилизацию структуры воды в более широкой области. Такая точка зрения согласуется и с представлением об образовании клатратных структур или айсбергов около неполярных групп [цит. по 137] и сохранение большего числа неразорванных водородных связей под влиянием неполярных молекул (табл. 7).

Но высказывались и другие мнения. Так С. Бернхард [цит. по 137] полагает, что водородные связи, образующиеся между молекулами белка и водой, компенсируют лишь часть связей, разорванных при нарушении структуры чистой воды при растворении белка. Такая точка зрения находит косвенное подтверждение в том, что некоторые авторы [71] считают применимым к биологическим объектам (а, следовательно, и к белкам) двухфазную модель гидратации

(см. выше). Как уже упоминалось, Р. Хорн [198] считает возможным различные соотношения 1-ой фазы (упорядоченной) и 2-ой фазы (разупорядоченной) воды. При преобладании второй фазы будет доминировать разупорядочение структуры. С этим согласуется представление о структуре воды, прилегающей к твердым поверхностям, о которой будет сказано далее [19].

Обратимся к экспериментальным данным, полученным при помощи современных методов. Метод парамагнитной метки – парамагнитного зонда [110] основывается на изучении характера взаимодействия между меткой, посаженной на определенный участок макромолекулы и свободно плавающей в растворе меткой (зондом). Характер их взаимодействия исследуется методом электронного парамагнитного резонанса (ЭПР). При этом возможно получить информацию о микровязкости воды в районе расположения метки. Применение меток различной длины показало, что изменения микровязкости (зависящее от изменений структуры воды) под влиянием макромолекулы не распространяются далее 0,5–0,5 нм. Поскольку диаметр молекулы воды равен 0,267 нм, можно с уверенностью говорить об упорядочении лишь одного слоя молекул (второй может упорядочиваться лишь в том случае, если он вплотную прилегает к первому).

Данные калориметрического метода [121] показывают, что количество связанной различными белками воды (т. е. гидратной) составляет 0,31–0,60 г/г белка, что соответствует слою 0,28–0,40 нм, т. е. также не превышает монослоя. Но как уже говорилось, молекула гидратируется неравномерно по всей поверхности, а лишь по «свободным центрам». Поэтому около них возможно более одного слоя молекул воды. Диэлектрическая спектроскопия [55; 174] дает для растворимых белков цитоплазмы листьев озимой и яровой пшеницы аналогичные результаты: 0,2–0,7 г/г белка. Близкое к этим результатам дают другие методы: рентгеноструктурный анализ для проколлегена 0,2 г/г белка [цит. по 137], ЯМР – спиновое эхо с импульсным градиентом магнитного поля – для бычьего сывороточного альбумина (БСА) 0,22–0,42 г/г белка, для лизоцима 0,42–0,61 г/г белка [цит. по 137]. Роулэнд и Кунтц [31] на основании изменений термодинамических свойств воды и данных ЯМР при замораживании также называют величины 0,3–0,4 г воды/г белка, имея в виду прежде всего воду, взаимодействующую с полярными группами. Аналогичные данные приводит В. Дербишир [цит. по 137] (табл. 10).

Все упомянутые методы регистрируют воду с достаточно сильно измененными свойствами. Но переход ее к объемной воде (с неизменными свойствами) очевидно, должен быть постепенным. Выше приводились расчетные

данные Ф. Гауровица [цит. по 137], показывающие постепенное убывание энергии связи молекул воды с гидратируемым ионом, причем лишь энергия взаимодействия первого слоя молекул превышает энергию теплового движения молекул воды, а энергия взаимодействия следующих слоев с ионом постепенно убывает. Т.Ю. Щеголева [цит. по 137], изучая методом диэлектрической спектроскопии (ДС) связанную воду глобулярных белков, обнаружила в ней несколько фракций (или состояний), различающихся диэлектрическими характеристиками (табл. 12).

Таблица 12

**Диэлектрические характеристики фракций
связанной глобулярными белками воды [цит. по 137]**

Белок	Количество связанной воды, г/г белка			
	ω_1	ω_2	ω_3	ω_4
Сывороточный альбумин человека	0,12	0,23	0,11	0,6
Сывороточный альбумин быка	0,12	0,23	0,11	0,6
Рибонуклеаза	0,16	0,22	0,07	0,7

Молекулы воды первой фракции (ω_1), сорбирующиеся первыми, характеризуются наиболее прочным связыванием с белком. Вторая фракция (ω_2) уже менее прочно связана с белком и количество ее совпадает с интегральной оценкой гидратации этих белков в растворе методом СВЧ – диэлькометрии и коррелирует с числами гидратации, обычно полученными методами колориметрии и ЯМР в замороженных образцах.

При увеличении влажности образцов (белков) до появления в них свободной (с неизменными свойствами) воды (ω_4) в белках наблюдается фракция воды (ω_3) с промежуточными характеристиками между связанной (ω_2) и свободной (ω_4) водой. Эту промежуточную фракцию Щеголева называет «квазисвязанной водой». Это исследование экспериментально подтверждает существование промежуточных слоев воды.

Представление о существовании воды «связанной» разными силами согласуется с мнением многих других авторов. Так, Кук и Куниц [цит. по 137] различают воду «невращательно связанную» (т.е. связанную наиболее прочно), подвижность которой снижена на 4 порядка по сравнению с объемной водой, и остальную связанную (менее прочно) воду, подвижность которой снижена лишь на 2 порядка. Х. Уэдайра [71] методом ЯМР также регистрирует по край-

ней мере две фракции связанной воды: 1) в непосредственной близости от полярных групп на поверхности белка с подвижностью сниженной на 4–5 порядков, 2) следующий за этим слой воды с подвижностью, сниженной лишь на 1–2 порядка. В.Дербишир [цит. по 137] различает воду «сильно связанную» и просто «связанную». Характеризуя сильно связанную воду, он говорит, что ее подвижность может уменьшаться настолько, что она становится «твердоподобной».

С.Н. Аксенов [цит. по 137] на основании данных метода ЯМР приходит к выводу о наличии, кроме воды, связанной с полярными боковыми и менее подвижными под поверхностными слоями макромолекул, еще, по крайней мере, двух состояний воды с ограниченной подвижностью (по сравнению со свободной водой). Это согласуется с данными Щеголевой. Аксенов предполагает, что вода, регистрируемая в качестве связанной методом ЯМР при отрицательных температурах, должна принадлежать фракции, непосредственно взаимодействующей с полярными группами или центрами (т.е. вода при электронной гидратации). Связанная вода не регистрируется методом ЯМР при наличии в исследуемой системе только гидрофобных поверхностей. Но поскольку влияние этих поверхностей можно считать доказанным, Аксенов полагает, что методы ЯМР (при замораживании) и микрокалориметрии не способны регистрировать происходящие при этом изменения свойств воды. Это в известной степени согласуется с данными табл. 10, показывающими, что методом ЯМР регистрируется минимальная гидратация неполярных групп аминокислот (0–1 моль воды/ моль аминокислоты). Отсюда Аксенов делает вывод, что прежние оценки количества связанной биополимерами воды занижены по сравнению с действительностью. Но такая точка зрения пока не получила убедительного экспериментального подтверждения. Более того, в литературе есть указания, что по мере совершенствования методов исследования представление о количестве связанной воды меняется в сторону уменьшения. Дж. Эдсол [71] показывает это на примере гидратации миоглобина. В 1971 г. на основании данных нейтронного рассеяния Шенборн сообщил о 106 молекулах воды, взаимодействующих с макромолекулой миоглобина. В 1977 г. на основании усовершенствованных исследований рентгеновской дифракции Токано уменьшает количество таких молекул до 80. В 1980 г. тот же Шенборн, проведя очень тщательные исследования, считает возможным говорить лишь о 42 молекулах воды, взаимодействующих с макромолекулой миоглобина.

Как уже говорилось, подвижность молекул связанной (гидратной воды) снижена по сравнению со свободной водой. Это снижение, по-видимому, мо-

жет быть различным для разных фракций связанной воды. Наибольшее снижение отмечают В. Дербишир [цит. по 137] для «сильно связанной» воды Кук и Кунтц [71] для «невращательно связанной» воды (на 4 порядка).

Данные микрокалориметрии [121] говорят о снижении подвижности связанной воды на 3 порядка, что соответствует усредненной величине снижения подвижности двух фракций связанной воды по Куку и Кунтцу (невращательно связанная на 4 порядка, остальная связанная на 2 порядка). Поскольку время жизни структуры свободной (объемной) воды составляет 10^{-11} с., время жизни гидратной воды будет составлять $10^{-7} - 10^{-9}$ с. Отсюда следует, что подвижность молекул связанной воды остается достаточно высокой, что обуславливает возможность частого обмена этих молекул с молекулами объемной воды. Следовательно, связанную воду следует представлять как достаточно лабильную фракцию, осуществляющую постоянный обмен с объемной водой.

Поскольку белки (вместе с липидами и водой) являются важнейшими ингредиентами биологических мембран, нельзя не остановиться на представлении некоторых авторов об особом состоянии воды, граничащей с поверхностями мембран (так называемой вицинальной воды). Согласно этому представлению, такая вода обладает свойствами, отличающими ее от объемной (свободной) воды: у нее изменены удельная теплоемкость, плотность, вязкость, пространственное расположение молекул [19; 71; 169]. Дрост-Хансен придает вицинальной воде большое значение в функционировании биологических систем. Конкретная структура ее, по мнению Дрост-Хансена, зависит от свойств поверхности, около которой она образуется (рис. 12): около полярных участков поверхности она определяется ион-дипольными и диполь-дипольными взаимодействиями (т. е. силами при ионной и электронейтральной гидратации биополимеров) около неполярных – образованием клатратных структур (аналогично взаимодействию между неполярными молекулами и водой).

Между упорядоченной этими влияниями и объемной водой располагается зона разупорядоченной структуры воды, рассматриваемая в качестве переходной (в соответствии с двухфазной моделью гидратации, о которой говорилось выше). Рисунок 12 показывает, что около неполярной поверхности зона разупорядоченной структуры меньше, чем около полярной, что связано, по видимому, с более сильным влиянием последней на структуру воды.

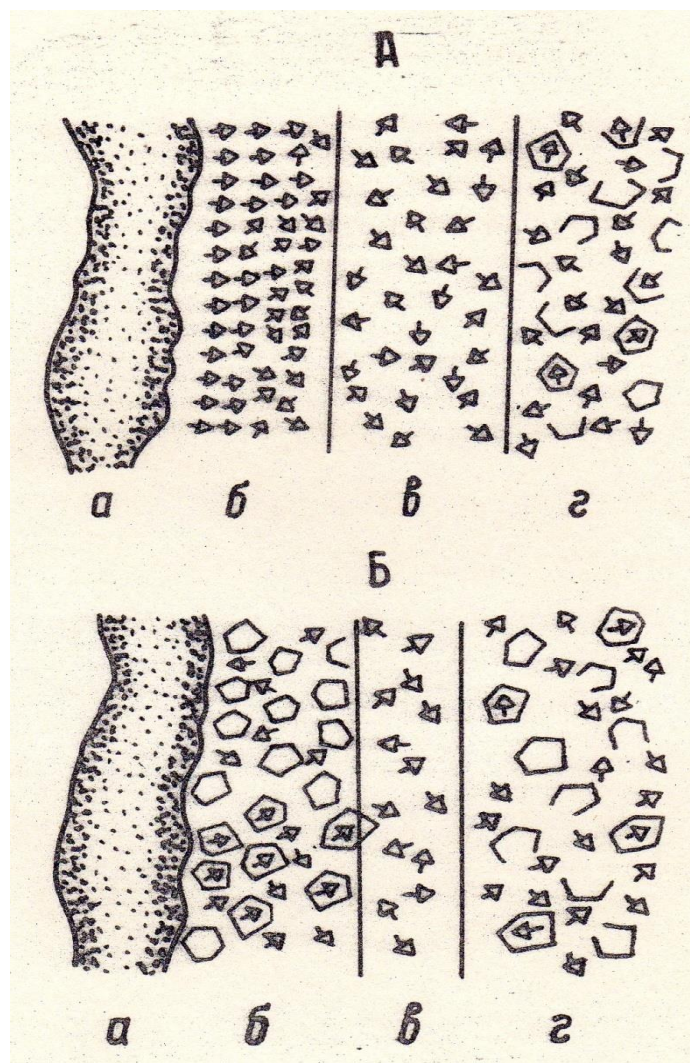


Рис. 12. Модель структурного состояния воды около твердой поверхности [19].

А – структура воды около полярной поверхности,

Б – структура воды около неполярной поверхности, а – твердая поверхность,

б – упорядоченная вода,

в – зона разупорядоченной структуры, г – объемная (свободная) вода

В. Дербишир [цит. по 137] на основании ряда экспериментальных доказательств утверждает, что наличие поверхности воды само по себе является фактором, отвечающим за возникновение изменений структуры поверхностных слоев ее. Принимая во внимание несимметричность воды, Амбросис [167] допускает, что даже при отсутствии специфических взаимодействий с другой поверхностью ориентация воды вблизи ее поверхности должна быть нехаотичной. Это мнение согласуется с упомянутым выше мнением В.А. Пчелина [цит. по 137] о структуре воды около ее поверхности, граничащей с воздухом. Основываясь на этом, Дербишир полагает, что характер твердой поверхности, соприкасающейся с водой, не должен иметь решающего значения для характера изменений граничащих с ним слоев воды. При этом Дербишир имеет в виду поверхности с резко

различающимися свойствами (от слоеных силикатов до макромолекул). В общем виде (т. е. говоря об изменениях, свойственных поверхностным слоям воды в любом случае) такое мнение быть может и правильно, но говоря о конкретных силах взаимодействия воды с различными участками поверхности (вносящих дополнительные изменения структуры воды) следует согласиться с представлением Дрост-Хансена.

Количество вицинальной воды оценивается по-разному. Дрост-Хансен [цит. по 137] считает возможным говорить о слое толщиной в 30–50 молекул воды (т. е. 8,28–13,60 нм), а Дербишир [цит. по 137] ограничивает его 3-мя молекулами (т. е. 0,83 нм). Но Дербишир имеет в виду при этом лишь зону упорядоченной структуры воды.

Наиболее характерной особенностью вицинальной воды являются температурные аномалии, связанные с фазовыми переходами (структурными перестройками) в определенных температурных интервалах [19; 32; 157]. Это рассматривается в качестве доказательства особой структурированности воды вблизи поверхности раздела. Показано наличие четырех областей температурных аномалий: от 14 до 16 °С, от 29 до 32 °С, от 44 до 46 °С и от 59 до 62 °С. Следовательно, возможны переходы по крайней мере между пятью различными структурными типами вицинальной воды, причем каждый из них устойчив в относительно узком интервале температур [19]. Установлены температурные изменения вязкости вицинальной воды с максимумом при 15° С, 32° С и 45 °С [71]. Структурно-фазовые переходы компонентов мембран вблизи 15 °С обнаружены у многих биологических объектов. Дрост-Хансен [71] называет эту температуру «нижней температурной границей жизни». Высказывается предположение, что общее для различных объектов свойства вицинальной воды (прежде всего совпадение границ температурных аномалий) может служить указанием на то, что эти свойства могут лежать в основе некоторого общего принципа реагирования биологических объектов на изменения температуры [19].

Напомним, что в более ранних работах Дрост-Хансен [цит. по 54] писал об аномалиях температурных зависимостей различных физико-химических свойств всей воды и лишь в упомянутых здесь работах (1971–1985) детализировал этот вопрос, отнеся аномалии только к вицинальной воде.

Подводя общий итог представления о влиянии белков на структуру воды, следует отметить, что существующие по этому вопросу мнения различаются лишь тем, что одни авторы предполагают при растворении белков сначала нарушения структуры чистой воды, а затем возникновение новой, а другие – двухфазную гидратацию макромолекул (с фазами упорядоченной и разупоря-

доченной структуры воды). Но в обоих случаях окончательный эффект определяется соотношением упорядочивающего и разупорядочивающего влияния макромолекул на структуру воды. На это соотношение влияют свойства макромолекул и растворителя (воды).

Следует добавить, что взаимодействие белков с водой зависит от возраста организма, в состав которого входят эти белки. С.П. Габуда [цит. по 137] исследовал методом ЯМР особенности коллагена (составляющего треть всех белков организма животных) и обнаружил, что с увеличением возраста снижается температура плавления его гидратов. Следовательно, с возрастом ослабляется (становится менее прочным) взаимодействие коллагена с водой. Это согласуется с положением, выдвинутым А.М. Алексеевым [5] о том, что устойчивость клеток растений к действию неблагоприятных факторов повышается при усилении взаимодействия белка с водой и понижается при ослаблении взаимодействия.

1.1.4. КОЛИЧЕСТВО И СОСТОЯНИЕ ВОДЫ В ПОЧВЕ И РАСТЕНИИ

Растение нельзя рассматривать в отрыве от среды обитания. Одним из важнейших факторов, обуславливающих взаимосвязь с определяющей средой, является вода, создающая непрерывную жидкую фазу в системе: почва – растение – атмосфера. Поэтому водный режим растений нужно изучать в связи с водным режимом почвы.

К сожалению, до настоящего времени подходы почвоведов и физиологов к изучению воды почв и растений различались. Тем же менее можно установить основные характеристики, общие для воды почв и растений, без знания которых невозможно понять процесс передвижения воды из почвы в растение.

К той и другой воде применимы понятия факторов емкости и напряжения, находящихся в определенной взаимозависимости. К факторам емкости относятся количественные параметры, характеризующие общее содержание воды в системе или ее части (почве, растении), а также количество различных фракций воды (свободной, связанной). К факторам напряжения относятся качественные параметры, характеризующие физико-химические свойства воды: подвижность ее молекул, способность быть растворителем, участвовать в химических реакциях, способность к механическим перемещениям и фазовым переходам. Факторы емкости, очевидно, не требует особых пояснений, а на факторах напряжения следует остановиться. В физиологии растений это определение обычно заменяется получившим широкое распространение понятием «состоя-

ние воды». Под состоянием воды понимаются ее физические свойства и обусловленная ими структура. Экспериментально могут исследоваться только свойства, а выводы об изменениях структуры делаются на основе данных об изменении свойств. Понятие состояния воды вполне применимо и к почвенной воде.

Состояние воды может характеризоваться различными способами. Наиболее простой, (но очень условный и приближенный) заключается в определении соотношения свободной (с неизменными свойствами) и связанной (взаимодействующей с неводными компонентами) воды. Лучшую характеристику состояния воды можно получить, определяя интенсивность трансляционного (поступательного) движения ее молекул (методом ЯМР) или вращательно-колебательного движения их (методом диэлектрической спектроскопии). Но этот требует специальной сложной аппаратуры и участия в работе физиков. Достаточно хорошим и общедоступным способом является термодинамическая характеристика, разработанная А.М. Алексеевым [2], Р. Слейчером [167] и другими для оценки состояния воды растений, вполне применимая и для состояния почвенной воды и наиболее ясно показывающая возможность и необходимость характеристики состояния воды растений и почвы одними и теми же параметрами. Здесь же ограничимся кратким упоминанием тех параметров, которые используются для характеристики состояния воды. Термодинамический подход основывается на способности к рассеянию любого вещества, находящегося в какой-либо системе (следовательно, и воды). Характеристикой рассеяния (напряженности и интенсивности его) служит химический потенциал этого вещества (в нашем случае воды), играющий ту же роль в химических и физико-химических процессах, что и температура в термических или давление в механических процессах [2]. Рассеяние вещества будет происходить от большего химического потенциала к меньшему, а интенсивность – тем выше, чем больше разность этих потенциалов.

Если вещество в системе находится не в чистом виде, а, например, в растворе, говорят о его парциальном химическом потенциале. Определение этого показателя для воды в сложных системах затруднительно. Поэтому о нем судят по связанным с ним величинам активности воды или водного потенциала. Связь их с химическим потенциалом воды определяется следующими уравнениями:

1. Активная вода: $\mu - \mu_0 = RT \ln a$, где

$\mu - \mu_0$ – разность химических потенциалов воды в данном и стандартном состоянии (т. е. при 25 °С и 1 атм.);

R – газовая постоянная (0,0821);

T – абсолютная температура;

a – активность воды.

2. Водный потенциал: $\psi = \mu - \mu_0 / V$, где

ψ – водный потенциал;

V – парциальный молярный объем воды.

Следовательно, оба параметра основываются на разности химических потенциалов воды в данном и стандартном состоянии. Поскольку химический потенциал воды в растворе или клетке (μ) всегда меньше химического потенциала чистой воды (μ_0), величина $(\mu - \mu_0)$ имеет отрицательное значение. Р. Слейчер [162] пишет, что эта величина имеет особое значение при исследовании взаимосвязи между водой в растении и в почве, т. к. она служит мерой способности воды, находящейся в некоторой точке системы, совершать работу (по сравнению со способностью, которой обладает чистая вода). Поскольку водный потенциал характеризует работу, его размерность: Дж/мл.

Активность воды характеризует способность ее участвовать в химических реакциях, механических перемещениях, фазовых переходах, поверхностных явлениях [2], т. е. полностью соответствует содержанию понятия фактора напряжения водного режима. Измеряется она относительными величинами, причем активность чистой воды принимается за 1. В таком случае активность воды в системе (растворе, клетке) будет < 1 .

В последнее время более широко используется понятие водного потенциала. В эксперименте активность воды и водный потенциал характеризуются сосущей силой клеток и осмотическим давлением (или сосущей силой) почвенного раствора. Характеризовать эти параметры осмотическим давлением клеточного сока нельзя, т. к. вода в клетке находится под тургорным давлением, которое повышает активность воды и водный потенциал. Сосущая сила клетки, составляющая разность между осмотическим и тургорным давлением, дает представление об истинных величинах активности и водного потенциала. Для почвенного раствора понятия осмотического давления и сосущей силы совпадают.

Значение состояния воды для характеристики водного режима растений и почвы будет описано в следующих разделах этой главы. Здесь лишь упомянем, что А.М. Алексеев [5] утверждает, что все многообразие данных по водному режиму растений можно упорядочить и объяснить на основе химического потенциала воды. Это вполне обосновано, если учесть, что направление химических реакций в системе веществ определяется в первую очередь химическими потенциалами ее компонентов [3], а главной движущей силой водного тока

в системе: почва – растение- атмосфера является разность химических потенциалов ее.

Другим параметром, который может быть использован одновременно для характеристики водного режима почв и растений является сила удержания воды в объекте или сила отнятия, приложенная извне. Этот параметр широко использовался физиологами и получил название водоудерживающей способности растений.

Состояние и формы почвенной воды

Вразработке теории водного режима почвы большую роль сыграли исследования ученых-почвоведов [93; 150]. Термодинамика почвенной влаги предоставлена в трудах Эдлефсена [21], Болта и Фриссена [27]. Почва выполняет ряд функций: это среда, из которой растение поглощает воду, она служит источником минеральных элементов и чисто механически удерживает растение.

Вода в почве может быть охарактеризована в количественном и качественном отношениях.

Почвенная вода является практически единственным источником, обеспечивающим растение влагой.

Твердая фаза почвы составляет от 40 до 70 % от ее объема. На долю почвенных пор соответственно приходится от 30 до 60 %. Поры могут быть полностью заполнены водой, но чаще вода занимает только часть порового пространства, а остальная часть заполнена воздухом.

Различают следующие формы воды в почве [93]:

I. Свободная вода почвы. Эта фракция воды не находится под действием сорбционных сил почвенных частиц и потому доступна растениям. Свободную воду подразделяют в свою очередь на гравитационную и грунтовую. Первая заполняет крупные поры и капилляры и может перемещаться сверху вниз под действием силы тяжести. Грунтовая вода заполняет скважины почвы при наличии ниже водонепроницаемого грунта.

Некоторые растения могут использовать грунтовую воду с глубины 2–3 м (свекла, хлопчатник, люцерна), а кустарники и деревья до 10–12м;

II. Связанная вода – эта фракция воды, удерживаемая сорбционными силами на поверхности почвенных частиц, образует пленку.

Связанную воду подразделяют на прочносвязанную (гигроскопическую), недоступную для растений и рыхлосвязанную (пленочную). Последняя способна к перемещению и является ограниченно доступной для растений;

III. Химически связанная и кристаллизационная вода, входящие в состав минералов, недоступны растениям;

IV. Парообразная вода, содержится в почвенном воздухе. Количество ее невелико, и она практически не играет роли в снабжении растений влагой.

Состояние и формы почвенной воды определяют ее доступность растениям, которая является функцией физико-химических свойств почвы, прочности связи воды с почвенными частицами, поглощающей способности корневой системы и ряда других факторов (рис. 13).

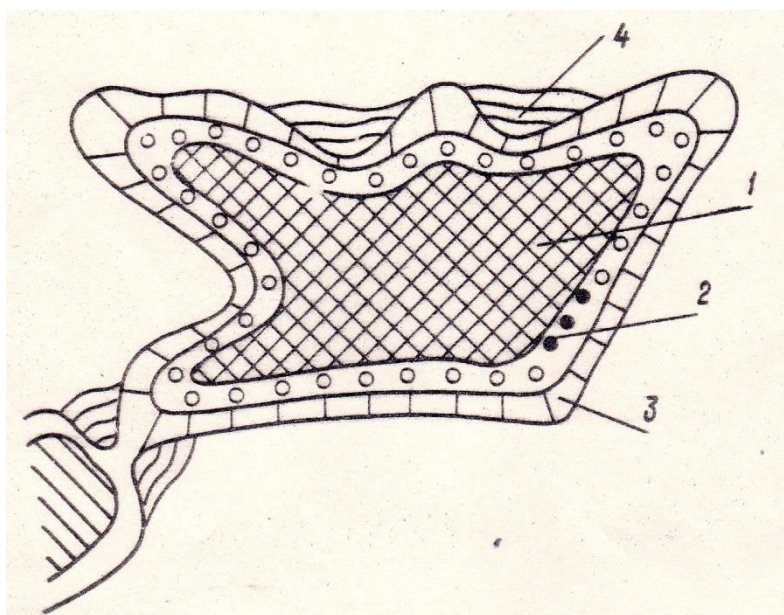


Рис. 13. Сорбция воды почвой [цит. по 137]

1 – почвенная частица, 2 – слой прочносвязанной воды,
3 – слой рыхлосвязанной воды, 4 – вода капиллярной конденсации

Главными показателями, которые учитываются почвоведом, агрохимиками и физиологами при изучении состояния и количества воды в почве, являются гигроскопичность, влагоемкость, водоудерживающая способность, водопроницаемость почвы.

Гигроскопичность – это способность почвы адсорбировать на поверхности своих частиц молекулы воды, которые при этом ориентируются определенным образом и образуют водные оболочки (рис. 13). За величину максимальной гигроскопичности принимают количество воды, поглощенное почвой при относительной влажности воздуха 95 %.

Удвоенная гигроскопичность почвы называется влажностью завядания и этот показатель характеризует собой количество недоступной для растений воды. Содержание воды в растении при начинающемся завядании листьев носит название коэффициента завядания.

Влагоемкость – характеризуется количеством воды, удерживаемой почвой. Этот показатель используется в качестве почвенной константы для установления определяемого водного режима почвы и сроков полива при выращивании растений в условиях вегетационного опыта.

Водоудерживающая способность – это способность почвы оказывать сопротивление выходу воды из нее (зависит прежде всего от связывания воды (рис. 13).

Водопроницаемость – способность почвы воспринимать и пропускать через себя воду. Различают две стадии водопроницаемости – впитывание, когда при поступлении воды наблюдается ее проникновение в толщу почвогрунта и фильтрация, т. е. ее движение в условиях сплошного потока.

Водоподъемная способность – свойство почвы вызывать капиллярный подъем воды. Этот показатель зависит от радиуса капилляров и определяется агрегатностью, механическим составом и сложением почвы. Максимальная высота капиллярного подъема для песчаных почв 0,5–0,7 м, для суглинистых – 2–6 м.

Зависимость между содержанием влаги и водоудерживающей способностью в почвах разного типа сильно варьирует, т. к. соотношение между отдельными формами воды в почве определяется физическими и химическими свойствами и ее агрегатным составом.

Границы значений влажности, характеризующие пределы появления различных категорий и форм почвенной влаги, называются почвенно-гидрологическими константами.

В агрономической практике величинами почвенно-гидрологических констант характеризуют пределы доступности воды для растений [150].

Выделяют шесть основных констант (рис. 14):

1. Максимальная адсорбционная влагоемкость (МАВ) – наибольшее количество прочносвязанной воды, недоступной для растений;

2. Максимальная гигроскопичность (МГ) – наибольшее количество воды, сорбированное почвой из воздуха, насыщенного водяным паром (относительная влажность которого более 94 %, влага не доступна растениям);

3. Влажность завядания растений (ВЗ) – нижний предел доступности растениям воды;

4. Влажность разрыва капиллярной связи (ВРК) – малое количество используемой растениями воды;

5. Наименьшая влагоемкость (НВ);

6. Полная влагоемкость (ПВ) – наибольшее количество воды, которое может содержаться в почве при заполнении ее пор.

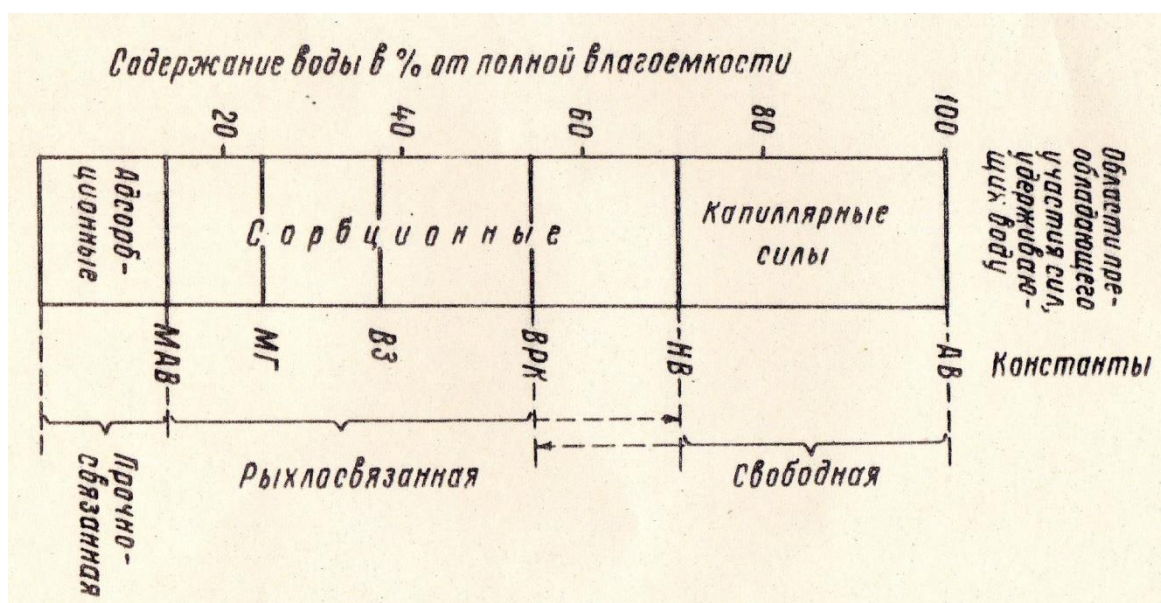


Рис. 14. Категории воды и почвенно-гидрологические константы [150]

Для развития растений наиболее благоприятна влажность почвы в интервале ВРК-НВ. В интервале НВ-ПВ ухудшается газообмен вследствие избыточного увлажнения, а в пределах ВРК-ВЗ мало доступной воды.

В таблице 14 приведены значения влажности верхних горизонтов почв.

Таблица 14

Содержание воды верхних горизонтов почв [цит. по 137]

Почва	Содержание воды в %	
	Наименьшая влагоемкость	Влажность завядания
Подзолистая, суглинистая	22,0	8,6
Чернозем типичный, глинистый	40,7	23,8
Краснозем	49,5	21,1

Как видно из таблицы, почвенно-гидрологическим константам (НВ, ВЗ), характеризующим водные свойства почв, соответствуют различные значения влажности в зависимости от механического состава и типа почвы.

Следовательно, вода в почвах удерживается по-разному и обладает разными свойствами, которые определяют доступность ее растениям.

В понятие водного режима почв включается совокупность процессов поступления, передвижения и расхода воды (поглощение корнями растений, испарение).

Итоговым выражением водного режима почв является водный баланс, учитывающий начальные и конечные запасы влаги в почве и все статьи прихода и расхода ее за определенный период.

Уравнение водного баланса почв выражают следующей формулой:

$$V_0 + O_C + V_2 + V_k + V_{пр} + V_6 = E_{исп.} + E_T + V_{и} + V_{п} + V_c + V_1, \text{ где}$$

V_0 – запас влаги в почве в начале наблюдения, O_C – сумма осадков за весь период наблюдения, V_2 – количество влаги, поступающей из грунтовых вод, $V_{пр}$ – количество влаги, поступающей в результате поверхностного притока воды, V_6 – количество влаги, поступающей от бокового притока почвенных и грунтовых вод, $E_{исп.}$ – количество воды, испарившейся с поверхности почвы за период наблюдения, E_T – количество воды, расходуемое на транспирацию, $V_{и}$ – вода, инфильтрующаяся в почвенно-грунтовую толщу, $V_{п}$ – количество воды, теряющейся в результате поверхностного стока, V_c – вода, теряющаяся при боковом внутрипочвенном стоке, V_1 – запас влаги в почве в конце периода наблюдения. Величина левой части уравнения – приходные статьи баланса (+), правой части – расходные (-).

Водный баланс почвы характеризуется годовыми циклами, когда через годичный период процессы поступления и расходы влаги повторяются.

Общий запас воды (ОЗВ) – это показатель, характеризующий ее количество в m^3 на гектар (или миллиметрах водяного столба) в определенном горизонте.

Полезный запас воды (ПЗВ) в почве – это количество воды, доступной для растений в определенной толще почвогрунта. Чтобы рассчитать полезный запас воды в почве, нужно вычислить ОЗВ (путем высушивания почвы при $105\text{ }^{\circ}C$) и запас труднодоступной влаги (ЗТВ). Последний рассчитывается по количеству во вызывающем устойчивое завядание растений. Таким образом, запас воды в почве может быть представлен так:

$$ПЗВ = ОЗВ - ЗТВ.$$

По А.И. Шульгину (1967), оптимальный запас продуктивной влаги в метровом слое почвы в период вегетации растений находится в пределах от 100–200 мм, а в пахотном слое – от 20–50 мм.

В зависимости от соотношения основных статей водного баланса различают несколько типов водного режима почв.

Применительно к различным природным условиям Г.Н. Высоцким установлены четыре типа водного режима почв: промывной, периодически промывной, непромывной и выпотной.

А.А. Родо [150], развивая учение Г.Н. Высоцкого, к двум признакам, по которым выделяются типы водного режима – величине поступления воды в почву (приходу) и количеству отданной воды (расходу) – добавил источник увлажнения почвы и степень ее увлажнения.

Им выделено пять типов водного режима почв:

1. Мерзлотный (криогенный) тип или водный режим почв с многолетней мерзлотой. Слой вечной мерзлоты играет роль водоупора, над которым образуется талая вода (верховодка). В теплый период последняя опускается вниз;

2. Промывной тип характеризуется положительным водным балансом, когда расход влаги (отдача ее почвой) меньше прихода;

Промывной тип делится на семь подтипов: таежный, полуболотный, болотный, грунтово-таежный, грунтово-полуболотный, грунтово-болотный, таежный.

3. Периодически промывной тип характеризуется равным приходом и расходом почвенной влаги лишь в отдельные годы. Он делится на два подтипа – лесостепной и степной потускулярный;

4. Непромывной тип – характеризуется постоянством величины водяного баланса, при котором расход равен приходу;

5. Выпотный тип – для которого расход или величина возврата воды в атмосферу больше ее поступления (прихода).

Этот тип водного режима почв подразделяется на три подтипа: лугово-степной, луговой, солончаковый. Однако следует отметить, что конкретная методика оценки отдельных составляющих водного баланса еще не вполне разработана. Например, невелика точность прямых измерений таких составляющих баланса, как приток (или отток) грунтовых вод и их боковое внутрпочвенное передвижение. Для решения этих вопросов применяют лизиметры или стоковые площадки, а по величине коэффициентов проводимости можно определить направление и плотность потоков влаги.

Использование воднобалансовых методов позволило получить огромное количество ценных сведений об амплитуде и скорости влагооборота в различных почвенно-климатических зонах.

При обобщении этих данных были эмпирически обнаружены характерные свойства почв, названные «почвенно-гидрологическими константами». Так были обоснованы понятия влагоемкости почвы, влажности разрыва капиллярной связи, влажности завядания растений и др. Таким образом, существую-

щие к настоящему времени характеристики воды почв можно свести к двум главным категориям: достигнутая и недоступная для растений вода.

С агрономической и физиологической точек зрения важно учитывать не общее содержание воды в почве, а количество доступной для растения воды [47]. Ф. Секера [цит. по 137] отмечал, что в отношении к высшим растениям необходимо судить о их водообеспеченности не по способности почвы удерживать воду, а по способности ее отдавать. Автор подразделяет находящуюся в почве воду на биологически бесполезную – недоступную для растений и биологически полезную – подвижную, перемещающуюся по капиллярам почвы. Последняя определяется количеством воды, которое может быть потреблено растением с 1 см^2 поверхности почвы за 1 час.

С учетом изложенных выше унифицированных термодинамических представлений о состоянии воды в почве и растениями можно охарактеризовать достигнутую и недоступную в почве воду с точки зрения разницы парциальных химических потенциалов.

Доступная для растений вода имеет химический потенциал выше, а силы удержания меньше, чем у воды корневой системы; недоступная для растений вода имеет парциальный химический потенциал (а следовательно, активность и водный потенциал) ниже, а силы удержания выше, чем у воды корней. На основе этих представлений имеющиеся категории воды в почве (рис. 14) можно подразделить на достигнутые и недоступные для растений. К доступной относятся свободная вода и частично рыхлосвязанная, а к недоступной прочносвязанная вода.

Количество воды, которое доступно для растений, соответствует разности между полевой влагоемкостью и влажностью завядания. В практическом земледелии этот диапазон называют запасом доступной влаги. Он является характеристикой данной почвы и не зависит от воды произрастающих растений.

На рисунке 15 графически представлена зависимость между полевой влагоемкостью (А), влажностью завядания и запасом доступной влаги.

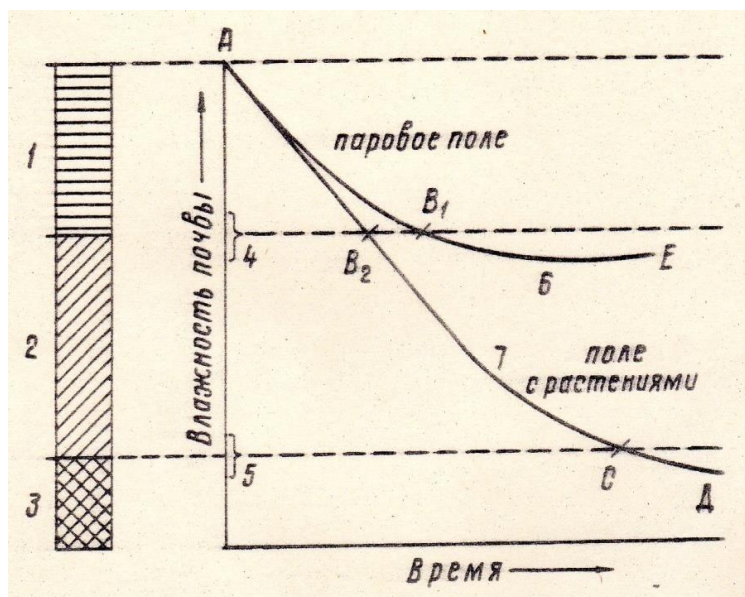


Рис. 15. Связь между полевой влагоемкостью, влажностью завядания и запасом доступной влаги [212]

1. Влага, способная к быстрому стеканию (избыточная).
2. Влага, доступная растениям (устойчивый запас). 3. Недоступная влага.
4. Полевая влагоемкость. 5. Влажность постоянного завядания.
6. Динамика влажности почвы на паровом поле.
7. Динамика влажности почвы под растительным покровом

Точка А характеризует почву в насыщенном водой состоянии, после полива. В почве, на которой нет растений (б), влажность уменьшается в первый момент очень быстро за счет стекания воды. Оно происходит до тех пор, пока не будет достигнута некоторая определенная влажность. На рисунке это состояние характеризуется точкой В₁. Если испарение мало, то влажность почвы в течение продолжительного времени остается постоянной, чему соответствует горизонтальная часть кривой В, Е.

Если на поле произрастают растения, полевая влажность будет достигнута быстрее (точка В₂) вследствие транспирации, которая способствует понижению влажности почвы. В дальнейшем рост растений будет происходить без нарушения функций клетки до того количества воды, содержащегося в данной почве, которое характеризует влажность постоянного завядания (С). При истощении запасов почвенной влаги наблюдается снижение химического потенциала воды, и поступление ее в растение практически прекращается. Это приводит к резкому нарушению физиологических процессов. С падением влажности почвы ниже влажности завядания энергия связи молекул воды с почвенными частицами возрастает настолько быстро и до таких высоких значений, что растение не в состоянии усвоить сколько-нибудь заметное количество воды. Оста-

точный запас влаги в почве после достижения влажности завядания характеризуется почти горизонтальным участком СД. Таким образом, химический потенциал почвенной влаги (или свободная энергия) быстро падает в точке С до все более отрицательных значений.

Связывание воды в почве может быть оценено значениями химического потенциала, водного потенциала или свободной энергией и выражено в барах или эргах на 1 см^3 .

На рисунке 16 представлена схема зависимости водного потенциала в разных видах почв.

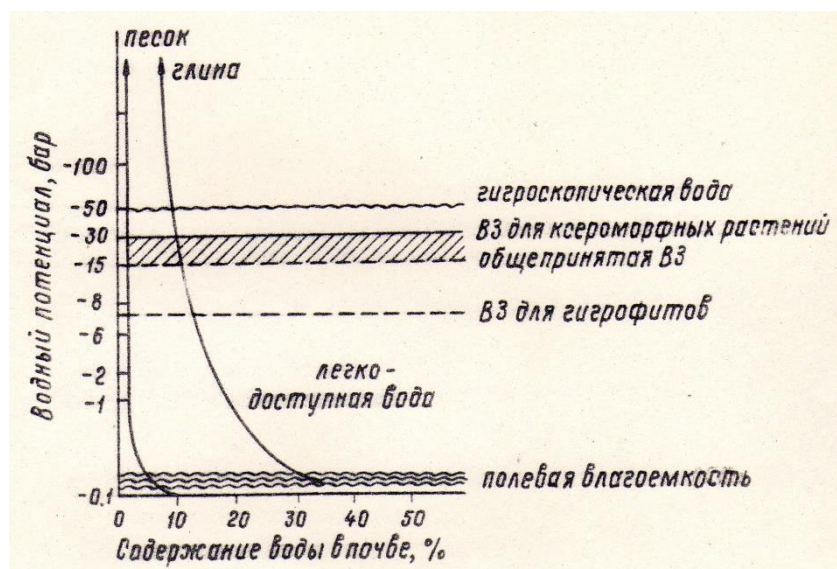


Рис. 16. Зависимость водного потенциала песчаной и суглинистой почвы от содержания в ней воды [107]

Следует отметить, что в почвах мелкозернистых с высоким содержанием органического вещества накапливается больше воды, чем в грубозернистых, и поэтому полевая влагоемкость возрастает в ряду: песок – суглинок – глина – торф.

Высокая водоудерживающая способность почвы выгодна для растений, т. к. она позволяет лучше переносить сухие периоды.

Из рисунка 16 видно, что водный потенциал при полевой влагоемкости находится в пределах $0,1-0,15$ бар, а влажность завядания при 15 бар. Количество доступной для растений воды, определяемой границей влажности завядания (ВЗ), зависит от вида растений. Так, у гигрофитов – ВЗ лежит в пределах водного потенциала почвенной влаги между $-6,8$ бар, у ксерофитов значение этого показателя достигает 30 и более бар, а для мезофитных растений ВЗ соответствует водному потенциалу почвы равному $10-20$ бар.

Связывание воды сильно возрастает, когда исчезает капиллярная вода, и поры с широким просветом становятся пустыми. В этом случае только тонкие поры еще содержат капиллярную воду. В песчаных почвах с грубозернистой структурой отдача воды происходит резко и соответственно этому быстро падает водный потенциал. В глинистых почвах водный потенциал снижается более плавно.

Растение может поглощать воду из почвы до тех пор, пока между клетками корня и почвенной влагой будет существовать градиент химических потенциалов.

Поглощение воды зависит также и от всасывающей поверхности корневой системы. Учитывая эти обстоятельства, была предложена формула для расчета количества воды поглощаемой корневой системой:

$$W_a = A \cdot ((\psi_{\text{почвы}} - \psi_{\text{корня}}) / \Sigma_r)$$

Количество поглощаемой воды корнем за единицу времени (W_a) прямо пропорционально обменной поверхности A (активная поверхность корней в единице объема почвы) и разности водных потенциалов корня и почвы (ψ почва, ψ клеток), и обратно пропорционально сумме сопротивлений транспорту воды (Σ_r) в почве и на пути перехода ее в растение. Из рисунка 16 видно, что при наличии в корнях значений водного потенциала до 2 бар они способны извлечь из песчаной почвы более двух третей воды. Глинистая почва отдает половину запаса воды при водном потенциале в корне, равном 6 бар. Некоторые виды травянистых растений способны понижать водный потенциал до значений – 40 бар, а растения сухих мест обитания до значений более 60 бар. Лесные деревья развивают водный потенциал до 30 бар. Следовательно, предел доступной влаги для них будет выражен разными значениями водного потенциала почвы.

В песчаных почвах водные нити в системе капилляров разрываются при небольшой натяжении, поэтому доступность воды для растений резко снижается. В глинистых почвах вода сохраняется в узких капиллярах и при низких значениях водного потенциала, но перемещение ее происходит медленно и на расстояния до нескольких сантиметров. При истощении запасов влаги около корней они увеличивают свою поверхность и длину за счет извлечения воды из более глубоких слоев. Поэтому в поисках воды корни всегда находятся в движении, и при прогрессирующем высыхании одни части корневой системы могут высыхать и отмирать, а другие разрастаться и ветвиться. Эта особенность роста корневой системы характерна для растений засушливых мест обитания.

Регуляция водного режима почв осуществляется комплексом приемов, направленных на устранение неблагоприятных условий водоснабжения расте-

ний. Это достигается изменением расходных и приходных статей водного баланса, что увеличивает полезный запас воды в почве.

При этом пользуются осушением избыточно влажных почв и орошением почв засушливых областей.

Установлено, что проводимость влаги определяется плотностью сложения почвы, механическим составом, агрегатностью.

В рыхлых микропористых почвах с плотностью $1-1,2 \text{ г/см}^3$ критическая влажность, при которой прекращается капиллярное передвижение от одного горизонта к другому, составляет около 90–95 % полевой влагоемкости: в почвогрунтах с плотностью $1,4-1,6 \text{ г/см}^3$ критическая влажность равна 60–70 % полевой влагоемкости.

Поэтому, регулируя плотность пахотного слоя, можно либо увеличить расход воды путем ее испарения, либо сохранить ее в почве.

Поверхностное рыхление в весенний период или боронование позволяет избегать потерь воды в результате физического испарения. Послепосевное прикатывание почвы изменяет плотность поверхностного слоя пахотного горизонта, при этом создается разность плотностей почвы, это вызывает поток влаги из нижележащих слоев в верхние. Кроме того, прикатывание почвы валками увеличивает контакт семян с почвенными частицами и конденсацию водяных паров воздуха.

В регуляции водного режима почв особого внимания заслуживает прием, основанный на учете транспирационных коэффициентов выращиваемых культур.

Известно, что транспирация в условиях избыточного увлажнения почвы снижается из-за недостатка кислорода, а при отсутствии доступной влаги из-за ее недостатка.

Поэтому для использования почвенной влаги ниже и выше ее оптимального содержания необходимо подбирать культуры, приспособленные к развитию в условиях избытка воды в почве.

Приемы окультуривания почвы (рыхление подпахотного горизонта, улучшение агрегатности, увеличение пористости, создание глубокого пахотного слоя) повышает влагоемкость и способствуют накоплению продуктивных запасов влаги в корнеобитаемом слое.

В зоне неустойчивого увлажнения регуляция водного режима почвы направлена на накопление максимального количества влаги и на рациональное ее использование.

Распространенным способом влагонакопления является задержание талых вод и снега. С этой целью используются кулисные растения, стерня, валы

из снега. Для уменьшения поверхностного стока воды применяется зяблевая вспашка и ячеистая обработка почвы.

Эти приемы способствуют увеличению запаса влаги в метровом слое почвы к началу вегетационного периода на 50–80 мм [цит. по 137].

В зонах с недостаточным увлажнением большое значение в улучшении водного режима почвы имеет введение чистых паров. Этот агротехнический прием накопления влаги с наибольшим эффектом проявляется в степной зоне и лесостепи. Таким образом, регуляция водного режима почвы основывается на учете климатических и почвенных особенностей, а также потребностей выращиваемых культур в воде.

Содержание воды в органах и тканях растений

Вода – это основной компонент растительных клеток, на долю которой приходится до 90 % от веса сырого вещества. В покоящихся семенах ее количество снижается до 10–15 %. В сформировавшихся растительных клетках большая часть воды содержится в крупной центральной вакуоле, занимающей 80–90 % всего объема клетки. В тургесцентных клетках центральная вакуоль плотно прижимает протоплазму к клеточной оболочке, способствуя поддержанию формы клеток и соответственно органов растения.

Содержание воды в органах растений представлено в табл. 15.

Таблица 15

Содержание воды в различных органах [95]

Наименование объектов	Содержание воды, % от сырого веса
Корни ячменя	93,0
Листья подсолнечника	81,0
кукурузы	77,0
Плоды томата	94,1
яблони	86,0
Семена кукурузы	11,0
арахиса	5,0

Оводненность тканей и органов зависит от интенсивности физиологических процессов. Она изменяется в течение суток и уменьшается по мере старения растений [95]. В тенелюбивых растениях воды содержится на 20–30 %

больше, чем у тех же растений, растущих на прямом солнечном свете. В зависимости от возраста количество воды может изменяться от 80 % (молодые) до 50 % (старые растения).

В стволах деревьев воды содержится от 40 до 50 %. У низших растений, способных переносить длительное высыхание, количество воды может быть крайне небольшим. Например, в лишайнике *Umbilicaria* – 6,1 %, в наземной водоросли *Pleuroglossus* – 5 %.

Максимальное содержание воды в растении наблюдается ночью или ранним утром. В полуденные часы вследствие резкого усиления транспирации содержание воды снижается, и возникает так называемый полуденный водный дефицит.

Однако могут быть и отклонения. В опытах других исследователей [28], наблюдалось повышение содержания воды в листьях пшеницы в предполуденные и полуденные часы. Возможно, что это было связано с закрыванием устьиц или изменением сосущей силы клеток.

Ф.Д. Сказкин [цит. по 137] наблюдал минимальное содержание воды в листьях пшеницы к 12 ч дня, а максимальную температуру и максимальный дефицит воздуха в 14–16 ч, когда многие растения начинали повышать свой водный запас.

Н.С. Петин [139] установил, что содержание воды в листьях пшеницы колеблется в течение дня даже в условиях полива.

Причину снижения содержания воды в полуденные часы многие исследователи объясняли тем, что корни не успевают покрывать расход на транспирацию. Однако другие авторы [59] возражают против такого, ставшего общепринятым объяснением полуденного водного дефицита в листьях растений. Несостоятельность этого объяснения он видит в том, что снижение количества воды свойственно всем изучавшимся систематическим группам растений, кроме того, оно проявляется в различных условиях водоснабжения (даже в оптимальных) и наблюдается не только в листьях, но и подземных органах, не участвующих в транспирации.

Автор предполагает, что в основе суточных изменений оводненности листьев лежат обратимые изменения их водоемкости, зависящие от конформационных перестроек высокополимеров протоплазмы. Эти изменения влияют на соотношения свободной и связанной воды в растении и на величину общего запаса воды, так как повышение соотношения свободной воды к связанной должно вызывать усиление транспирации, и тем самым привести к снижению общего количества воды в листьях. Понижение этого отношения должно вызвать обратный эффект.

В литературе имеются высказывания о том, что степень гидратации протоплазмы изменяется в течение суток. Причиной этих изменений может быть температура воздуха. А.В. Думанский [цит. по 137] указывал, что с повышением температуры уменьшается гидратный слой воды около мицелл. А.М. Алексеев [цит. по 137] отмечает, что это является следствием усиления теплового движения молекул воды, затрудняющего их связывание. Кроме того, температура оказывает влияние на интенсивность биохимических процессов, усиливая гидролиз белков и органических соединений фосфора, что приводит к снижению водоудерживающей способности протоплазмы. Исследования А.М. Алексеева и др. [7], проводившиеся в течение шести лет, позволили представить в общих чертах картину суточных изменений водного режима растений пшеницы: в утренние часы под влиянием повышающейся температуры воздуха, которая снижает активность воды в атмосфере, начинается усиление транспирации. Это приводит к снижению общего запаса воды в растениях и содержания свободной воды. Общим результатом этих изменений водного режима является снижение активности воды в клетках. Под влиянием высокой температуры снижается гидратация высокополимерных соединений и усиливается структурное связывание воды, результатом чего является увеличение количества слабосвязанной воды в листьях к полудню и снижение водоудерживающей способности.

При снижении температуры уменьшается градиент активности воды между атмосферой и растением, вследствие чего снижается транспирация и увеличивается количество воды в листьях. Это приводит к повышению активности воды в клетках. Таким образом, эти данные согласуются с мнением Д.М. Новоградского. Следовательно, содержание воды в растении и его частях представляет изменчивую и динамическую величину. Оно колеблется в значительных пределах у разных видов растений и претерпевает суточные и сезонные изменения, которые обусловлены возрастом ткани, доступностью почвенной влаги, скоростью поступления и отдачей воды.

Содержание воды в различных частях клетки исследовано недостаточно, главным образом из-за методических трудностей.

По мнению А.Стема [цит. по 137], вода в оболочках может быть подразделена на конституционную, адсорбированную и конденсированную в капиллярах, хотя разграничить количественно эти фракции воды не представляется возможным. Между молекулами воды в оболочке могут возникать связи различной прочности. Величина их энергии зависит от химической природы адсорбента. На значительной части поверхности клеточных оболочек расположе-

ны гидроксильные группы (ОН), по три на каждый остаток глюкозы. Каждая гидроксильная группа связывает по три молекулы воды. Пектиновые вещества, камеди, гемицеллюлоза тоже гидратируются, и поэтому оболочки клеток могут энергично поглощать воду. Однако установлено, что оболочки способны переносить значительное обезвоживание и обратимо восстанавливать свои свойства.

А. Крафтс [95] отмечает, что оболочки могут содержать до 50 % воды, однако точно установленными данными физиологи не располагают.

Вода в протоплазме составляет до 90 % от ее веса. Высокое содержание воды в протоплазме обуславливает ее свойства: эластичность (способность восстанавливать первоначальные размеры при растяжении), пластичность (свойство при длительных нагрузках изменять свою форму и сохранять остаточную деформацию после устранения действовавших сил), вязкость, способность к набуханию, проницаемость.

По мнению А. Фрей-Висслинга [192], высокое содержание воды в протоплазме обусловлено не только наличием гидрофильных радикалов, но и особенностями ее строения. Автор считает, что в протоплазме имеются ячейки (компартаменты) значительной величины, заполненные водой.

На долю воды в вакуолях, по данным Т.У. Мазон, Е. Phillis [71], приходится до 30 % от общего содержания ее в клетках. Однако в настоящее время принято считать, что большая часть воды протопласта сосредоточена именно в вакуоле.

Так Р. Слейчер [162] пишет: «Из трех составных частей клетки первое место по содержанию воды (около 98 %) принадлежит вакуоли».

Если принять во внимание большой объем вакуоли и высокое содержание в ней воды, мнение первых авторов становится сомнительным.

Содержание воды в органеллах клеток исследовалось рядом авторов. Так Рыбкиной [152] было показано, что содержание воды в хлоропластах значительно ниже оводненности клеток. Однако при обезвоживании листьев наблюдается набухание хлоропластов, что объясняется приспособительной реакцией фотосинтетического аппарата и засухе.

Исследования изолированных хлоропластов показывают, что оводненность их в условиях засухи значительно стабильнее, чем оводненность листьев, что подтверждает автономность их водного режима.

При исследовании количественной оценки роли ядра в водном балансе клетки Г.В. Рыбкиной удалось установить, что оводненность ядер значительно меньше цитоплазмы. Если в норме в цитоплазме содержится до 95 % воды, то

оводненность ядер и митохондрий сохраняется на уровне 55–65 %. Однако при обезвоживании вакуоли и цитоплазмы наблюдается запасание воды ядром. Если учесть, что ядро имеет объем, превышающий суммарный объем хлоропластов и митохондрий, и, кроме того, существуют многоядерные клетки, то набухание органелл следует считать приспособительной реакцией в условиях обезвоживания клеток растений.

Определение оводненности митохондрий Л.П. Хохловой [199; 200] показало, что содержание «внутренней воды» составляет 65–77 % от сырого веса, выделенной митохондриальной фракции (табл. 16). «Внешняя» вода представляет собой часть воды суспензионной среды, локализованной в промежутках между выделенными органеллами, а истинная оводненность или содержание «внутренней» воды складывается из воды, находящейся в мембранах (и на поверхности), межмембранном пространстве и матриксе митохондрий.

Таблица 16

**Содержание общей, «внешней», «внутренней» воды
в митохондриях и общая оводненность тканей узлов кущения
озимой пшеницы, в % от сырого веса**

Дата отбора проб	Сорт пшеницы	Митохондрии			Узлы кущения
		общая	«внешняя»	«внутренняя»	общая оводненность
Осенний рост, 28.09. 14°C	Безостая I	82,4±0,3	8,8±0,1	73,6±0,1	76,1±0,6
	Мироновская 808	84,0±3,3	9,9±0,4	75,0±0,4	77,4±0,2
I фаза закаливания, 1.11. 3°C	Безостая I	75,1±1,9	9,3±0,2	65,8±0,2	75,5±0,4
	Мироновская 808	81,9±1,7	10,7±0,2	71,2±0,2	73,2±0,3
II фаза закаливания, 30.11. 3°C	Безостая I	81,0±1,9	9,3±0,6	71,7±0,6	72,5±0,7
	Мироновская 808	81,9±0,6	9,6±0,4	72,3±0,4	72,1±0,6

Неравномерное распределение воды между клеткой и митохондриями при отрицательных температурах указывает на способность митохондрий в отличие от целых клеток стабилизировать уровень своей оводненности вследствие

предполагаемого перехода этих органелл к автономному контролю своего водного баланса. Проведенные Л.П. Хохловой расчеты показали, что относительная доля воды митохондрий в зимний период может составлять 12–14 % от всей цитоплазменной воды. В связи с этим было высказано соображение о том, что митохондрии на второй фазе закаливания выполняют водопоглощающую функцию, которая имеет значение как для сохранения митохондриями собственной функциональной активности, так и для поддержания водного гомеостаза протоплазмы. Снижение количества воды в узлах может указывать на возможность выполнения митохондриями функции запасного «резервуара» протоплазменной воды.

Таким образом, органеллы клеток выполняют водозапасающую функцию в стрессовых условиях.

Однако, как уже говорилось, характеристика водного режима растений только фактором емкости (количеством содержащейся воды) является недостаточной. Необходимо изучение качественной характеристики водного режима растений, т. е. состояния воды в исследуемом объекте.

Уже упоминалось, что возможными характеристиками состояния воды в растении и почве могут быть: соотношение количества почвы «свободной» (отнятой или замершей воды) и связанной (оставшейся или незамерзшей воды), коэффициент самодиффузии, времена релаксации воды и термодинамические характеристики (активность воды, химический потенциал).

Свободная вода – это часть воды клетки, которая сохраняет свойства чистой воды: подвижность, способность быть растворителем и способность замерзать при 0 °С. Эта фракция воды может извлекаться из растений при помещении объекта в гипертонические растворы (сахароза, полиэтиленгликоль и др.).

Связанная вода – утрачивает эти свойства в связи с взаимодействием ее с неводными компонентами клетки. Таким образом, подвижность молекул связанной воды снижена. Причины этого снижения и его характер различны при разных способах связывания.

При положительной гидратации это энергетическое взаимодействие молекул воды с поверхностью гидратируемой частицы, обусловленное водородными связями, электрическими и адсорбционными силами. При иммобилизации воды такие взаимодействия не возникают, но чисто механически ограничивается поступательное движение молекул.

Различием свойств свободной и связанной воды определяется разное физиологическое их значение.

В неблагоприятных условиях среды (при действии высоких и низких температур) преимущество получают растения с повышенным содержанием связанной воды.

Это позволяет сохранять им более высокую общую оводненность при засухе. Сопряженность этих показаний определяется высоким коэффициентом корреляции (+0,7, +0,8). В конечном итоге большая оводненность листьев способствует формированию более высокого урожая. Эти исследования подтверждают положительную роль связанной воды в устойчивости растений.

Если принять во внимание, что исследование структуры чистой воды встречает трудности, то вполне понятно, что исследование ее состояния в клетке еще труднее из-за сложности ее взаимодействия с неводными компонентами, лабильности всей живой системы и, наконец, необходимости применять методы, не нарушающие нативной структуры объекта.

Поэтому вопрос о состоянии внутриклеточной воды остается дискуссионным, и в физиологической литературе высказывались две основные точки зрения на состояние внутриклеточной воды. Первая гипотеза предлагает, что внутриклеточная вода находится в особо упорядоченном состоянии, отличающимся от состояния чистой воды.

Эта точка зрения подкреплялась влиянием на воду упорядочивающим действием биополимеров, а также возможностью существования термолабильной структуры воды за счет метаболической энергии.

Подтверждением этого предположения являются опыты разных авторов.

Так А.К. Гуман [цит. по 137] считает, что в решетку льда вписывается вся нативная структура молекул. В качестве примера он приводит опыт по оживлению гусениц, замороженных постепенным охлаждением до -269°C . Есть данные, свидетельствующие о том, что оживление ископаемого тритона наблюдалось через сотни тысяч лет, в течение которых он находился в зоне вечной мерзлоты.

Эти факты свидетельствуют о том, что превращение всей внутриклеточной воды в лед не нарушает нативной структуры биомолекул.

Исследование состояния воды в растениях проводится физическими методами.

Ядерный магнитный резонанс (ЯМР) был одним из первых методов, использованных биологами при изучении водного режима. Метод ЯМР представляет собой резонансное поглощение энергии приложенного переменного радиочастотного поля веществом, содержащим ядра, обладающим магнитным моментом (спином) и находящимся в постоянном магнитном поле. Сигналы, полученные при этом спектрометром ЯМР, позволяют определить коэффициент самодиффузии воды (характеризующий трансляционное движение ее молекул) и времена магнитной релаксации, характеризующие скорость выравнивания энергетических

уровней в исследуемой системе. Времена релаксации (T_1 и T_2) связаны прямой зависимостью с подвижностью молекул исследуемого вещества.

В опытах Jacobson [цит. по 137], исследовавшего методом ядерного магнитного резонанса (ЯМР) состояние воды в растворах ДНК, было отмечено, что молекула ДНК оказывает упорядочивающее действие на воду на расстояние до 1000 \AA . Такое влияние Джакобсон объясняет тем, что молекулы ДНК идеально вписываются в решетку льда.

Однако эти данные, другими авторами были интерпретированы иначе.

Е.А. Balatz и др. [цит. по 137] объясняет уширение полосы поглощения резонанса, на основании которого делался вывод о далеко распространяющемся упорядочении воды, возникновением около молекулы ДНК локальной неоднородности магнитного поля.

Но позднее было установлено, что линия поглощения может изменяться от неоднородностей магнитного поля около молекулы ДНК, а не от упорядоченности воды в ее окружении [142; 143]. Поэтому вывод Джакобсона об упорядочивающем влиянии ДНК на воду нельзя считать доказанным.

Данные, полученные другими авторами также, можно было интерпретировать по-разному. Н.А. Мальцев и др. [цит. по 137] исследовали времена релаксации и коэффициенты самодиффузии тканевой воды.

Таблица 17

**Времена T_1 и T_2 и коэффициенты самодиффузии D
в органах растений [цит. по 137]**

Объект исследования	T_2	T_1	$D \cdot 10^5 \text{ см}^2/\text{сек}$
Листья кукурузы	69–90	250–285	1,78
Корни кукурузы	95–130	700–830	1,04
Чистая вода	2,300	2300	2,60

В опытах наблюдалось снижение времен релаксации в тканевой воде по сравнению с чистой и, кроме того, различие величин T_1 и T_2 , которое появляется в связи с изменением состояния внутриклеточной воды.

Установлено также снижение коэффициента самодиффузии (D) в листьях растений.

На основании этих наблюдений Н.А. Мальцев в соавторах [цит. по 137] делают вывод: в растительной клетке нет свободной воды. Вся вода находится под структурным контролем клетки.

Мнение об особой упорядоченности внутриклеточной воды разделялось К.С. Тринчером [цит. по 137]. Он рассматривает воду в биологических объектах в качестве термодинамической системы, состоящей из кристаллической и некристаллической микрофаз, переходящих одна в другую вследствие флуктуации тепловой энергии. По мнению К.С. Тринчера, структура внутриклеточной воды непрерывно разрушается при температуре жизни клетки и снова возникает в процессе расходования энергии метаболизма. Но следует признать, что не существует убедительных экспериментальных данных, доказывающих роль метаболической энергии в создании особой структуры воды в клетках.

Таким образом, достоинством этой гипотезы является представление о протоплазме как целостной системе с кооперативными свойствами.

Локальное изменение одного из компонентов этой системы (например, белков) неизбежно вызовет изменения в структуре воды.

А недостатком ее является, как уже отмечалось, отсутствие однозначно интерпретируемых результатов.

Вторым подходом к интерпретации состояния воды в клетке является признание отсутствия особой структуры внутриклеточной воды.

Согласно этой гипотезе, большая часть воды в клетках (до 90 %) по свойствам близка к чистой воде.

Полученные ранее результаты (табл. 17) подвергались пересмотру и им была дана новая интерпретация. Это было связано с установлением обратной зависимости коэффициента самодиффузии воды в растворах белков и тканях от времени наблюдения. Согласно Д.Е. Весснеру [71], эта зависимость появляется при наличии в системе барьеров, ограничивающих диффузию воды. Барьерами в клетке являются мембраны, пластиды, эндоплазматический ретикулум. Они снижают скорость перемещения молекул воды и уменьшают коэффициент самодиффузии. При уменьшении времени наблюдения количество барьеров на пути перемещения молекул воды будет уменьшаться, а коэффициент самодиффузии возрастет. При очень коротких временах наблюдения, когда среднее смещение молекул станет меньше расстояния между барьерами, будет получено истинное значение коэффициента самодиффузии воды.

Л.А. Абецедарская с соавторами [1], используя уравнение Ванга, вычислили относительную долю влияния барьеров и гидратации на снижение коэффициента самодиффузии воды в растворе яичного альбумина. Оказалось, что для того, чтобы вызвать наблюдавшееся снижение коэффициента самодиффузии в клетке, достаточно одного действия барьеров, если они составляют 20–40 % объема протоплазмы.

В растительной клетке барьеры занимают до 30 % объема протоплазмы, а в животной до 50–60 %.

Все сказанное приводит авторов к выводу о том, что коэффициенты самодиффузии воды в протоплазме отражают ее структурные особенности, т. е. наличие барьеров, а по абсолютным значениям они близки к чистой воде. Поэтому нет основания утверждать, что в клетке наблюдается упорядочение структуры воды и что вода существенно отличается по своим свойствам от чистой воды. Таким образом, было установлено, что в уменьшении коэффициента самодиффузии воды решающую роль играет эффект препятствий.

На основании этих данных Л.А. Абецдарская с соавторами приходит к заключению, что структура воды в гиалоплазме близка к структуре обычной воды *in vitro*.

Однако рассмотренная гипотеза не противоречит представлению о цитоплазме как целостной системе с тесным взаимодействием основных компонентов – белков и воды.

В последнее время значительное внимание уделяется изучению молекулярного состояния воды и роли мембран и их составляющих в водообмене клеток и органелл [199]. С этой целью методом импульсного ЯМР исследовали молекулярную подвижность воды и диффузионный транспорт ее при мембране (табл. 18). Было установлено, что в процессе закаливания в митохондриях и тканях происходит уменьшение времен спин-спиновой релаксации (быстрой $T_{2(1)}$ и медленной $T_{2(2)}$ компонент).

Таблица 18

**Времена спин-спиновой релаксации митохондрий
и тканей узлов кущения, мс**

Дата отбора проб	Сорт пшеницы	Митохондрии		Узлы кущения	
		$T_{2(1)}$	$T_{2(2)}$	$T_{2(1)}$	$T_{2(2)}$
Осенний рост, 2.10, 11 °С	Безостая I	9,5±0,20	75,0±3,05	7,6±0,7	103,8±9,7
	Мироновская 808	13,3±0,88	85,7±2,03	7,2±0,7	102,5±7,4
I фаза закаливания, 20.10, 4 °С	Безостая I	1,4±0,17	25,7±0,33	6,5±0,8	797,9±3,8
	Мироновская 808	0,9±0,03	22,9±1,26	7,0±1,0	83,0±4,4
II фаза закаливания, 30.11. -8 °С	Безостая I	1,1±0,13	23,0±2,46	5,8±0,7	73,3±3,8
	Мироновская 808	0,3±0,04	20,4±0,68	6,0±0,6	65,8±6,1

Укорочение $T_{2(1)}$ расценивается как снижение трансляционной подвижности молекул воды и интенсивности протонного обмена на поверхности биополимеров. Одной из причин наблюдаемого эффекта является усиление взаимодействий воды с макромолекулами белков, обусловленное качественными перестройками последних.

Л.П. Хохлова отмечает, что в осенне-зимний период в растениях озимой пшеницы наблюдается однонаправленное снижение величины эффективного коэффициента самодиффузии ($D_{эфф.}$), означающее уменьшение диффузионной проницаемости мембран для воды. На основании проведенных опытов авторы пришли к выводу о том, что обособление воды в митохондриях, так же, как и повышение водоудерживающей способности клеток в осенне-зимней период, обуславливается ограничением транспорта воды через мембраны и стабилизацией молекулярного состояния воды за счет усиления взаимодействий с белками и липидами. Немаловажная роль, по мнению автора, принадлежит обводнению митохондриального матрикса в результате поступления осмотических эквивалентов воды вслед за накоплением в нем ортофосфата и ионов кальция.

Проведенные исследования свидетельствуют об изменении состояния внутриклеточной воды в процессе адаптации растений озимой пшеницы и зависят от обмена веществ.

Поэтому состояние воды в клетке во многом будет определяться ее взаимодействием с неводными компонентами, которые изменяют в своем окружении соотношение решеточно – упорядоченной и неупорядоченной воды и тем самым создают энергетическое затруднение ее продвижению [7].

Заканчивая рассмотрение раздела состояния воды в растениях, можно сделать заключение о том, что при рассмотрении двух подходов, казалось бы очень разных, есть общность, проявляющаяся в признании кооперативности свойств протоплазмы. Они обусловлены взаимодействием воды с ее компонентами. Но следует отметить, что в физиологии растений отсутствуют параметры, характеризующие специфические свойства «биологической» воды.

Дальнейшее развитие представлений о состоянии внутриклеточной воды должно основываться на использовании положительных аспектов этих гипотез и на преодолении их недостатков.

Наиболее удачно для оценки состояния воды в почве и растении может использоваться термодинамический подход.

Универсальность законов термодинамики и их фундаментальное значение для физиологии, биохимии и биофизики дают основание для более детального изложения основных положений и анализа их использования для теории водного режима растений.

Ведущая роль в термодинамике водного режима растений принадлежит А.М. Алексееву [2], который впервые разработал эту область как биолог и убедительно показал целесообразность использования термодинамических параметров в качестве фактора напряжения при характеристике состояния воды и водообмена клеток растения.

Показатель напряжения, по мнению автора, должен характеризовать участие воды, во-первых, в процессах перехода из одной фазы в другую, осмос, парообразование; во-вторых, в процессах на поверхности раздела; в-третьих, в химических реакциях; в-четвертых, в механических перемещениях. По концепции Льюиса, распределение любого вещества (вода) в системе определяется его способностью к рассеянию. Причем условием равновесия будет постоянство рассеиваемости каждого компонента в системе.

Мерой рассеиваемости вещества в чистом виде (чистой воды) является молярный термодинамический потенциал, называемый также химическим потенциалом.

Термодинамическим потенциалом называют ту часть энергии вещества, изменение которой при постоянном давлении и температуре измеряется максимально полезной работой.

Термодинамический потенциал, пересчитанный на один моль вещества, называют молярным термодинамическим, или химическим потенциалом.

Следовательно, размерностью для термодинамического потенциала являются размерности энергии: как Дж, а для молярного термодинамического (химического) потенциала: энергия/масса. Химический потенциал чистого вещества обозначается символом μ_i , но если вода находится в смеси с другими компонентами системы, то ее состояние в энергетическом отношении оценивается парциальным молярным термодинамическим или парциальным химическим потенциалом, который принято обозначить символом μ_i .

Парциальный термодинамический потенциал характеризует энергетическое состояние воды в данной системе и «... будет мерилем рассеиваемости воды в протоплазме, клеточном соке, и вообще во всем теле растения» [2].

Этот показатель является функцией давления, температуры и молекулярных сил.

$$\mu_i = f(T, P, M), \text{ где}$$

μ_i – парциальный химический потенциал воды,

T – температура,

P – давление,

M – молекулярные силы.

При повышении давления и температуры рассеиваемость воды и ее парциальный химический потенциал в системе увеличивается, а при добавлении какого-либо вещества в раствор активная концентрация воды падает, и соответственно понижается значение μ_i .

Химический потенциал – это интенсивный параметр, подобно давлению и температуре, не зависящий от размера системы.

Экстенсивные параметры включают объем, внутреннюю энергию, энтальпию, энтропию, энергию Гиббса и массу каждого из компонентов системы. Они зависят от размера системы. Различие между химическими потенциалами в различных частях растения определяет направление, в котором вода будет спонтанно диффундировать из одного органа в другой или из клетки в клетку. Этот показатель, таким образом, является критерием равновесия по воде двух клеток. Вода перемещается из клетки с высоким потенциалом в клетки с низким значением μ_i до выравнивания этих показателей

$$\mu_{i(1)} = \mu_{i(2)}$$

Но абсолютная величина этого показателя не может быть определена, т. к. нельзя определить мольный объем воды в клетке. Поэтому прибегают к установлению разницы в химическом потенциале воды в системе (клетке) и воды в стандартном состоянии.

$$\mu_i = \mu_i^{\circ} + RT \ln a, \text{ где}$$

μ_i – парциальный химический потенциал воды в системе, показатель энергетического состояния молекул, характеризующий способность воды совершать работу.

μ_i° – химический потенциал воды в стандартных условиях (при 25 °С и давлении в одну атмосферу) условно принят равным нулю.

R – универсальная газовая постоянная 0,0821 (л. атм. град⁻¹. моль⁻¹).

T – абсолютная температура.

a – активность воды.

Парциальный мольный объем воды в клетке не является объемом одного моля воды (0,018 л моль⁻¹). При изменении числа молей вещества объем системы меняется по-разному. Уменьшение парциального объема указывает на наличие в воде свободных полостей, которые заполняются молекулами растворенных веществ. Это сопровождается увеличением прочности Н-связей и уменьшением общего объема.

Убыль энергии при изменении химического потенциала воды в системе может быть представлена вышеприведенным уравнением, где член μ_i° перенесен из правой части в левую:

$$\mu_i - \mu_i^{\circ} = RT \ln a$$

Понятие активности воды в физиологию водообмена ввел А.М. Алексеев в качестве фактора напряжения.

«Активность воды может служить мерой величины разности химических потенциалов при постоянной температуре» [2]. Активность воды – это ее эффективная концентрация, которая определяет способность участвовать в химических реакциях, фазовых переходах, механических перемещениях. Для чистой воды $a=1$.

Определение активности воды в клетке или почве может быть произведено по сравнению с известной активностью воды в растворе, находящимся в равновесии с растительным объектом или почвой. Кроме того, этот показатель может быть охарактеризован упругостью водяного пара в замкнутой камере, куда помещен исследуемый объект до наступления равновесия с окружающей средой. Согласно кинетической теории, существуют непрерывный поток молекул от поверхности воды в окружающее пространство и одновременно из окружающего пространства к поверхности жидкости. Соотношение между этими потоками зависит от концентрации пара. Когда оба потока равны, устанавливается состояние равновесия, которое характеризуется давлением насыщения или упругостью водяного пара. Этот показатель зависит от температуры и энергетического состояния молекул в жидкости и активности воды помещенного в камеру объекта и не зависит от относительных или абсолютных количеств жидкости и пара.

При повышении температуры давление пара возрастает, т.к. парообразование усиливается за счет увеличения тепловой энергии. При этом плотность жидкости уменьшается. После установления равновесного состояния в камере, при помещении в нее объекта, определяется относительная влажность воздуха с помощью термоэлектрических психрометров и делается пересчет на активность воды, используя следующую зависимость:

$$\text{относительная влажность воздуха}/100 = P/P^{\circ} = a, \text{ где}$$

P – упругость пара раствора

P° – упругость пара чистого раствора.

Активность воды находится в прямой зависимости от химического потенциала; чем выше эффективная концентрация воды, тем выше ее активность и химический потенциал.

Слейчером [162] вводится понятие водного потенциала (ψ)

$$\psi = \mu_i - \mu_i^{\circ}/V, \text{ где}$$

ψ – водный потенциал, определяемый отношением, энергия/объем и имеющий размерность давления ($\text{эрг}/\text{см}^3$). Он может быть выражен в барах или атмосферах.

V – парциальный молярный объем воды.

Значительно раньше Б. Мейером [цит. по 137] был предложен термин «дефицит давления диффузии» (ДДД), который имел размерность водного потенциала и рассчитывался по той же формуле:

$$\text{ДДД} = \mu_i - \mu_i^{\circ} / V, \text{ где}$$

ДДД – величина понижения давления над растительной тканью по отношению к чистой воде.

Таким образом, предложенное Слейчером понятие водного потенциала, по существу, представляет собой тот же дефицит давления диффузии [95].

В работе Залялова [78] вводится понятие депрессии химического потенциала воды $\Delta\mu$, который указывает, насколько химический потенциал данной системы меньше химического потенциала чистой воды. Автор заменяет значение разности химических потенциалов воды в растении в стандартных условиях ($\mu_i - \mu_i^{\circ}$) значением $\Delta\mu$. Таким образом, используемые разными авторами термодинамические показатели водного режима растений являются производными разности химических потенциалов в данном и стандартном состоянии и поэтому принципиально не отличаются. Кроме того, экспериментальной основой для их определения является одна и та же величина – сосущая сила клетки (S).

Сосущая сила, по мнению А.М. Алексеева, – это интегральный показатель способности клетки поглощать воду, являющейся итогом действия сил: физических, биохимических, коллоидно-химических, влияющих на активность воды в клетке. С химическим и водным потенциалом S связано следующей зависимостью

$$\mu_i - \mu_i^{\circ} = -US = RT \ln a \text{ или } -S \cdot RT \ln a / U = \psi, \text{ где}$$

ψ – водный потенциал.

Сосущая сила может быть использована в качестве обратного показателя активности (a) – по мере снижения активности внутриклеточной воды сосущая сила возрастает.

Приведенная таблица 19 может быть использована для пересчета значений S на активность воды и водного потенциала.

Активность воды измеряется в относительных единицах.

Однако следует отметить, что величина S дает лишь приближенную возможность судить об активности воды в растении и почве и их водном потенциале. Это связано с тем, что в клетках растений сосущая сила устанавливается по наступлению состояния равновесия между раствором сахарозы, в который погружается объект, и клетками растений. Это состояние равновесия зависит от двух факторов: соотношения активности воды или водного потенциала внутри клетки и в растворе и проницаемости плазмалеммы. Поэтому по величине со-

сущей силы нельзя с уверенностью судить об изменении активности воды, если неизвестна проницаемость плазмалеммы. Кроме того, вообще состояние равновесия вряд ли возможно при жизни клетки, т. к. при взаимодействии объекта с раствором меняется метаболизм, а, следовательно, будет меняться и состояние (активность) воды в ней.

Таблица 19

Сосущая сила, активность воды и водный потенциал растворов сахарозы при температуре 20 °С [159]

Сосущая сила (S), атм	Активность воды (a)	Водный потенциал (ψ), бар
0,00	1,00000	0,00
0,26	0,99980	-0,26
0,53	0,99960	-0,54
0,80	0,99940	-0,81
1,06	0,99920	-1,07
1,32	0,99901	-1,33
1,59	0,99881	-1,61
1,85	0,99861	-1,87
2,11	0,99841	-2,14
2,39	0,99821	-2,42
2,65	0,99802	-2,68
2,92	0,99780	-2,96
2,19	0,99763	-3,23
3,46	0,99743	-3,50
3,72	0,99724	-3,77
3,98	0,99704	-4,04
4,24	0,99685	-4,29
4,51	0,99665	-4,57
4,77	0,99646	-4,83
5,02	0,99626	-5,08

В настоящее время в термодинамике водных систем стали использоваться универсальные параметры, также как свободная энергия Гиббса, энтропия, энтальпия, связанная энергия, которые в равной мере пригодны для описания состояния воды как в растении, так и в почве и атмосфере.

Каждая термодинамическая система обладает характеристической функцией состояния – энергией. Приставка «эн» означает «содержание» «емкость», а корень «эрг» происходит от слова работа. Функцией состояния системы является внутренняя энергия U .

$$dU = dQ - dW, \text{ где}$$

U – внутренняя энергия системы,

Q – подводимое к системе тепло,

W – совершенная системой работа.

Внутренняя энергия включает энергию хаотического (теплового) движения микрочастиц системы (молекул, атомов, ионов и т. д.) и энергию их взаимодействия.

Вышеприведенная формула является выражением первого закона термодинамики.

Однако следует отметить, что самопроизвольная обратимость процессов в реальности никогда не происходит. Поэтому одного учета и сохранения количества энергии явно недостаточно для того, чтобы судить о возможности того или иного процесса.

Энергию следует характеризовать не только ее количеством, но и качеством. Очень важно учитывать, что энергия данного качества, согласно термодинамическим законам, сама собой может превращаться только в энергию более низкого качества.

Величиной, определяющей качество энергии, является энтропия.

Это показатель термодинамической некачественности энергии, или мера неупорядоченности внутренней энергии, которая не способна производить работу. Если обозначить энтропию через S , то ее приращение будет

$$\Delta S = dQ/T, \text{ где}$$

T – абсолютная температура, отсюда

$$dQ = TdS$$

Если подставить это выражение в уравнение энергии, получим

$$dU = TdS - dW$$

Это уравнение объединяет первое и второе начала термодинамики. Изменение энтропии показывает, насколько изменилась степень упорядоченности воды в результате перехода ее в новое состояние. Все процессы в живой и неживой природе в целом протекают так, что энтропия возрастает, а качество энергии понижается. В термодинамике часто пользуются величиной энтропии с обратным знаком – негэнтропией. Тогда зависимость между этим показателем и качеством энергии будет прямой. При увеличении упорядоченности воды

в системе неэнтропия возрастает (а энтропия снижается) за счет стабилизации ее структуры. Растительная клетка сохраняет свою высокую организованность или низкоэнтропийное состояние за счет повышения энтропии внешней среды.

Изменение энтропии в системе определяется поглощенной системой теплотой, деленной на значение абсолютной температуры.

Так, при плавлении одного моля льда поглощается 1440 кал или 6025 Дж и изменение энтропии равно (при условии постоянства давления).

$$\Delta S = \Delta H/T = 1440/273,15 = 5,27 \text{ кал} \cdot \text{К}^{-1} \text{ моль}^{-1} = 22,06 \text{ Дж} \cdot \text{К}^{-1} \text{ моль}^{-1} \\ (T = 273,15 = 0^\circ\text{C}).$$

Другой пример: точка кипения воды, при давлении в одну атм равна 373,15 К, а удельная теплота парообразования при этих температурах и давлении равна 40,88 кДж. Изменение энтропии процесса парообразования будет равно

$$\Delta S = \Delta H/T = +109,55 \text{ Дж} \cdot \text{К}^{-1} \text{ моль}^{-1}$$

Деградация качества энергии означает во втором случае увеличение беспорядка в расположении атомов и в характере электромагнитного поля внутри водной системы.

Отмечено, что наибольшее понижение энтропии наблюдается в жидкостях с сильными водородными связями.

В растительной клетке увеличение энтропии может быть связано с разупорядочивающим воздействием поля иона на воду. Это будет определяться плюсовым значением ΔS и соответствовать отрицательной гидратации. Если наблюдается упорядочение, то величина ΔS приобретает отрицательное значение и количественно характеризует явление положительной гидратации.

Отсюда следует, что энтропия может служить показателем степени упорядоченности водных систем.

При положительной гидратации снижается подвижность молекул гидратной воды, что ведет к повышению упорядоченности всей степени и снижению энтропии. При отрицательной гидратации – увеличение подвижности молекул гидратной воды, разупорядочение системы и увеличение энтропии (табл. 6).

Оценка термодинамических параметров стала возможной после внедрения в физиологию растений колориметрического метода, позволяющего учитывать тепловыделение и теплопоглощение при фазовых переходах воды и объекте вода → лед. На основе значений температуры фазового перехода и тепловыделения рассчитывается изменение энтальпии (ΔH). Этот показатель характеризует теплосодержание системы. Он определяется прямым измерением тепла в изучаемой реакции.

Энтальпия также как и внутренняя энергия является функцией состояния системы.

Эти величины связаны между собой следующей зависимостью:

$$H = U + pV, \text{ где}$$

H – энтальпия

U – внутренняя энергия

pV – работа по изменению внешнего объема.

В биохимических реакциях работа по изменению объема ничтожно мала и величину H приравнивают к полной энергии.

Поэтому калорийность продуктов выражают как величину энтальпии сгорания, взятую с обратным знаком. Итак, изменение энтальпии есть мера превращения химической энергии в тепло.

Следующим термодинамическим показателем является свободная энергия (энергия Гиббса). Это та часть общей энергии системы, которая способна производить работу в изотермических условиях, тогда как энергия, неизбежно превращаясь в тепло, называется связанной энергией.

При определении этого показателя используют следующую формулу:

$$\Delta G = \Delta H - T\Delta S, \text{ где}$$

ΔG – изменение свободной энергии системы, выраженная в кал · моль⁻¹ или Дж · моль⁻¹.

Нулевое значение этого показателя указывает на состояние равновесия. Положительное значение предопределяет собой невозможность самопроизвольного протекания реакции, а отрицательное – спонтанную реакцию.

Уменьшение свободной энергии ΔG есть мера максимальной работы (включая электрическую и механическую и исключая работу расширения против постоянного давления), которая может быть произведена системой над средой при постоянных температуре и давлении.

Поэтому, чем больше по абсолютной величине отрицательное изменение свободной энергии, тем большую работу выполнила система.

Свободная энергия представляет собой интегральную величину – сумму произведений количества и соответствующего значения химического потенциала воды [78].

С химическим потенциалом свободная вода связана следующей зависимостью

$$\Delta G - \Delta G^{\circ} = RT \ln a = \mu_i - \mu_i^{\circ}$$

Этот показатель воедино связывает два понятия – количество воды и ее состояние, характеризуемое химическим потенциалом. Свободная энергия для

чистой воды условно принята за нуль, так же, как и значение химического потенциала. Полного значения свободной энергии в какой-либо из состояний системы найти нельзя. Можно определить лишь величину изменения свободной энергии при переходе системы из одного состояния в другое. Если в клетке термодинамическое состояние воды понижено, то и свободная энергия будет иметь отрицательный знак, и она будет характеризовать уменьшение свободной энергии всей системы по сравнению с чистой водой (G°_s).

Согласно термодинамическим представлениям, все фазы системы (вода) при одинаковых температурах и давлении имеют одну и ту же свободную энергию.

$$G_{\text{пар}} = G_{\text{жидкость}} = G_{\text{лед (гидрат)}}$$

Поэтому определив свободную энергию одной из фаз, например жидкости, мы тем самым узнаем величину G всех остальных фаз. В соответствии с термодинамическими представлениями два образца почвы А и В, имеющие одинаковую температуру, но разную свободную энергию почвенной влаги, будут испытывать ее перемещение из образца с более высоким значением ΔG в образец с более низким значением ΔG (также как в случае химических потенциалов). Перемещение воды будет продолжаться до тех пор, пока значение свободных энергий в них не выровняется. При этом величина ΔG в первом образце понизится, а во втором повысится, и к моменту установления равновесия произойдет результирующее уменьшение полной свободной энергии системы.

При поступлении воды из почвы в растение свободная энергия влаги на границе между почвой и корнем является главной почвенной характеристикой, определяющей доступность воды для растений. Перемещение воды по растению и отдача ее в атмосферу так же связана с градиентом водного потенциала или свободной энергии.

Ниже приводятся данные, характеризующие изменения термодинамических параметров при фазовых переходах вода – лед (табл. 20).

Таблица 20

Изменение термодинамических параметров, характеризующих превращение вода – лед при разных температурах [92]

	ΔE кал моль ⁻¹	ΔH кал моль ⁻¹	ΔS кал моль ⁻¹ град	$-T\Delta S$ кал моль ⁻¹	ΔG кал моль ⁻¹
10°C	-1529	-1529	-5,6	1583	+54
0	-1426	-1436	-5,2	1436	0
-10°C	-1343	-1343	-5,9	1292	-51

Следует отметить, что при переходе из жидкого состояния в твердое общая энергия (ΔE) уменьшается. Значение энтропии в рассматриваемой области температур отрицательно. Абсолютная величина энтропии увеличивается с повышением температуры, что связано с переходом воды в менее упорядоченное состояние. При $0^\circ\Delta E$, ΔH и $-T\Delta S$ – одинаковы, следовательно $\Delta G = 0$ и система находится в равновесии. По мере повышения температуры величина ΔG становится положительной и спонтанной будет реакция перехода лед \rightarrow вода.

Оценка термодинамических параметров с использованием метода низкотемпературной калориметрии представлена в табл. 21.

Таблица 21

Водообъем хлоропластов в условиях водного дефицита

Варианты опыта	Общее содержание воды в % от веса сырого вещества	Замерзающая вода в % от общей содержащейся воды	Гидратная вода в % от общей содержащейся воды	Коэф. гидратации^x	Температ. фазового перехода К	ΔH Дж·г⁻¹	ΔS Дж·г⁻¹·К⁻¹
I контроль	79,7±1,8	76,3±1,6	3,3±0,6	0,16	263,0	-1255	29,3
II умеренный водный дефицит	84,0±0,8	73,0±2,0	11,0±2,6	0,48	263,0	-1245	-9,0
III сильный водный дефицит	71,2±0,5	50,3±1,7	21,0±1,0	0,73	260,0	-1173	-6,6

x – отношение гидратной воды к сухому веществу.

В процессе исследований было установлено, что оводненность хлоропластов ниже оводненности листьев при оптимальном водоснабжении. В условиях водного дефицита этот показатель возрастает. Наблюдается снижение содержания замерзающей воды и значительное увеличение количества гидратной воды. Эта фракция воды не кристаллизуется. При исследовании тепловых свойств хлоропластов было установлено понижение температуры замерзания и энтальпии фазового перехода воды, что свидетельствует о снижении ее активности.

Термодинамический подход к проблеме водного режима растений представлен в работе А.А. Зялялова [78].

Автором проводился учет депрессии химического потенциала (ДХПВ) воды в листьях растений пшеницы при воздействии засухи (табл. 22).

Из таблицы видно, что под действием засухи снижается количество связанной воды в расчете на сырое вещество, а депрессия химического потенциала возрастает. Понижение химического потенциала воды есть результат двух процессов – уменьшения количества воды и активного влияния на потенциал растения через изменение метаболизма и структурных перестроек. При выяснении характера изменений термодинамического состояния воды под действием засухи А.А. Зялялов приходит к выводу о том, что обезвоживание растений при засухе снижает химический потенциал воды, но это приводит к такой перестройке метаболизма, которая повышает химический потенциал и тем самым смягчает действия засухи.

Таблица 22

Количество связанной воды и депрессия химического потенциала в листьях пшеницы при засухе [78]

Осмотическое давление	ДХПВ, Дж/моль	Связанная вода	
		контроль	засуха
		моль на г сырого вещества 10^{-4}	
2,46	4,45	466 + 4,0	500 + 28,0
5,73	10,34	429 + 0,7	425 + 0,9
19,58	35,37	382 + 2,0	365 + 3,0
34,91	66,03	331 + 12,0	291 + 4,0

Подводя итоги рассмотрению термодинамического подхода к оценке состояния внутриклеточной воды можно отметить малую изученность этого вопроса, а отсюда и перспективность этих исследований.

В чем состоит значимость этих исследований для развития теории водного режима растений?

Энергетическое состояние воды является результатом воздействия внешней среды и физиолого-биохимических процессов в растении. Поэтому оценка свободной энергии воды растений в различных условиях произрастания позволит углубить наши знания о путях адаптации растений.

Этот подход позволяет охарактеризовать водоудерживающую способность растений термодинамической величиной, т. е. способностью понижать свободную энергию воды. Чем больше количество воды, в растении у которой понижается химический потенциал, тем выше его водоудерживающая способность. В отличие от химического потенциала, который характеризует точку равновесия и направление движения воды, свободная энергия дает энергетическую характеристику воды. Последняя оказывает влияние на биохимию растений, изменяя величину свободной энергии многих реакций, протекающих с участием воды. Чем ниже химический потенциал воды (и ее активность) тем больше свободной энергии используется в реакциях, протекающих с присоединением воды. Отсюда значительный интерес представляет энергетическая оценка конкретных реакций метаболизма с участием воды. Этот раздел исследований ждет новых экспериментаторов и знаменует собой развитие биохимии водного режима растений.

Исследование энергетического состояния воды позволит охарактеризовать взаимодействие каждой фракции с неводными компонентами и выявить качественно новые взаимодействия по мере обезвоживания. Это углубит наши представления о водоудерживающей способности растений.

Большое значение приобретает исследование зависимости свободной энергии и физиологических процессов. Существует предположение о том, что в условиях оптимального водоснабжения и достаточного градиента химического потенциала воды между листом и атмосферой в растении фиксируется часть диссипативной энергии. Это позволяет говорить об энергетическом аспекте транспирации растений [78].

В последнее время уделяется большое внимание изучению термодинамики почвенной влаги [27; 212]. Эти исследования направлены на объяснение движения воды в почве против градиента влажности, возникающего при засухе и на определение эффективного потенциала воды для растений.

Таким образом, применение термодинамики необратимых процессов к водному режиму растений имеет целый ряд преимуществ. Эта теория, будучи основана на молекулярных подходах представляет собой метод исследования взаимодействий и взаимовлияний, одновременно действующих сил различной природы, возникающих как следствие градиентов температурного, электрического, гравитационного и концентрационного полей.

Этот подход позволяет вскрыть значимость воды в фундаментальных процессах растений, обеспечивающих создание энергетических запасов.

1.1.5. ТРАНСПОРТ ВОДЫ В РАСТЕНИЯХ

Транспорт воды растений можно рассматривать на разных уровнях: 1) в системе: почва – растение – атмосфера; 2) на уровне органов растения (корень, стебель, лист); 3) на клеточном уровне (межклеточный водообмен); 4) на субклеточном уровне (внутриклеточный водообмен).

При изучении транспорта воды в растении (на любом уровне) необходимо обратить внимание на три вопроса: 1) движущие силы (механизмы) транспорта (водообмена), 2) механизмы регуляции его, 3) пути транспорта воды.

Основной движущей силой транспорта воды (на всех уровнях) является градиент парциального химического потенциала или характеризующих его активности и водного потенциала. Движение воды происходит при этом от большего химического потенциала (или активности) к меньшему. Передвижение воды по градиенту химического потенциала получило название пассивного транспорта ее. Это название возникло в то время, когда передвижение воды в растении рассматривалось на основе осмотических закономерностей. К транспорту воды по градиенту парциального химического потенциала или активности оно мало подходит, поскольку изменения активности воды в клетках определяется не только осмотическим давлением клеточного сока, температурой и давлением, но и метаболическими процессами: изменением энергетики клетки, состава и конформации белков, определяющих взаимодействие их с водой, и т. д. Поэтому изменение парциального химического потенциала воды живых клеток нельзя считать пассивным процессом. Поскольку понятие «пассивный транспорт воды» твердо укоренился в физиологии растений, мы также будем им пользоваться, но с учетом всего сказанного.

Кроме пассивного транспорта в растениях осуществляется и так называемый активный транспорт воды, непосредственно связанный с метаболическими процессами клеток. Этот транспорт происходит вопреки градиенту химического потенциала воды. А. Крафтс, Х. Карриер, и К. Стокгинг в книге «Вода и ее значение в жизни растений» пишут: «Под названием «активно регулируемая вода» мы понимаем ту часть воды, которая может перемещиваться или удерживаться вопреки имеющемуся градиенту давления диффузии за счет процессов, требующих расходования энергии, освобождающейся при обмене веществ» [цит. по 137]. Д. Кларксон [91] говорит, что движение ионов против градиента концентрации в термодинамическом понимании – перемещение их «снизу в верх» равносильно переходу тепла от холодного тела к нагретому и может происходить лишь в том случае, если система расходует энергию и в ней со-

вершается химическая работа. Это рассуждение применимо и к активному транспорту воды. А.А. Зялалов [78] также утверждает, что по второму принципу термодинамики перенос вещества, против градиента его химического потенциала невозможен, как невозможен электрический ток из точки с низким напряжением в точку с высоким. По его мнению, такой перенос возможен лишь в случае, если между указанными зонами располагается промежуточная зона, где происходит повышение свободной энергии, которая может расходоваться на увеличение химического потенциала. Источником энергии служит метаболизм. От промежуточной зоны (с повышенным химическим потенциалом) вода движется дальше по градиенту химического потенциала. Согласно такому представлению, активный транспорт воды нельзя считать перемещением вопреки химического потенциала. Это оказывается верным только при сопоставлении потенциала в начальной и конечной точках движения и становится неверным при учете промежуточной точки (или зоны).

В литературе предлагается различные механизмы активного транспорта воды. В. Остергаут [цит. по 137], Т. Беннет-Кларк и Д. Биксон [71] объясняют активное передвижение воды электроосмосом. Электроосмос – это движение жидкости по поверхности раздела, несущей энергию. Такой поверхностью в клетке может быть мембрана. Она приобретает заряд (чаще отрицательный) в результате ионизации поверхности или адсорбции ионов. Беннет-Кларк и Биксон предполагают, что разность клетки может возникнуть, если из клеточного сока в протоплазму постоянно поступает какой-либо электролит (например, яблочная кислота), который под влиянием ферментов протоплазмы превращается в неэлектролит (например, сахар) и в этом виде возвращается в клеточный сок. Другой причиной возникновения разности потенциалов они считают возможность неравномерного проникновения ионов через протоплазму, что способствует возникновению противоположных зарядов на внешней и внутренней поверхности ее. Согласно современным данным, такой эффект может быть вызван действием электрогенного ионного насоса [цит. по 137]. А. Крафтс и Т. Бройер [цит. по 137] связывают активный транспорт воды с различием обмена веществ в разных частях корня. В лучше аэрируемых клетках коры они предполагают наличие более интенсивного обмена, в клетках центрального цилиндра – менее интенсивного. Д.А. Сабинин [156] считает возможной причиной активного поглощения воды корнем различие обмена веществ в разных частях клетки. Он предполагает, что в одной части протопласта может происходить непрерывное образование какого-то вещества «а», в результате чего в этой части увеличивается осмотическое давление и количество

частиц, способных связывать ионы окружающей среды. В одной части протопласта вещество «а» превращается в вещество «б», причем уменьшается как концентрация осмотически деятельный веществ, так и количество частиц, связывающих ионы солей, такое различие обмена может поддерживаться за счет постоянного расходования метаболической энергии. Предположим, что вследствие этого в одном конце клетки осмотическое давление будет равно 1,2 МПа, в другом 0,8 МПа. Давление растянутой клеточной оболочки (радиальное или тургорное) будет одинаковым во всех частях клетки. При насыщении клетки водой оно должно быть равно средней величине осмотического давления:

$$T = 1,2 + 0,8 / 2 = 1,0 \text{ МПа}$$

Сосущая сила клетки равна разности осмотического и тургорного давления $S = P - T$. Для одного конца клетки величина ее будет $1,2 - 1,0 = +0,2$ МПа, для другого $0,8 - 1,0 = -0,2$ МПа. Положительная величина сосущей силы означает, что в этом конце клетки вода будет поступать в клетку, отрицательная величина, – что в другом конце вода будет выделяться из клетки. Таким образом, может осуществляться постоянный ток воды при непрерывном расходовании метаболической энергии.

Многие авторы связывают активный транспорт воды с действием контрактивных (сократительных) белков. Р.К. Саляев [цит. по 137] полагает, что контрактивные белки регулируют размеры гидрофильных пор в мембранах: при сокращении белков поры открываются, при растяжении закрываются. Действие контрактивных белков осуществляется за счет энергии АТФ. При недостатке АТФ сокращения белков не происходит, и поры остаются закрытыми. Л.В. Можаяева и Н.В. Пильщикова [цит. по 137] полагают, что активное нагнетание воды корнем основывается на процессе обратного сокращения клеток. К этой точке зрения присоединяется В.Н. Жолкевич [71], распространяя ее на транспорт воды по стеблю.

Еще одним механизмом активного транспорта воды может быть действие натриевых насосов [51], работающих при помощи энергии АТФ и способных повышать осмотическое давление клеточного сока путем накопления натрия, что ведет к дополнительному осмотическому поступлению воды в клетки.

Регуляция транспорта вода (водообмена) играет очень важную роль в жизни растений. В.В. Гриненко [цит. по 137] отмечает, что регуляция поступления, выделения, внутриклеточного и межклеточного транспорта воды и растворенных в ней веществ представляет одно из главных средств приспособления растений к переменным природным условиям. Сфера приспособительных изменений охватывает при этом как состояние самой воды, так и возникнове-

ние препятствий химической и физической природы на пути транспорта воды, которые возникают в ответ на изменение режима окружающей среды. Это мнение разделяют О.Е. Шведова и И.Г. Шматько [цит. по 137], утверждающие, что среди форм адаптации растений к неблагоприятному действию неблагоприятных факторов особое место занимает регуляция водного режима растений, так как она определяет интенсивность прохождения важнейших физиологических процессов – фотосинтеза, дыхания, поступления, передвижения и перераспределения элементов минерального питания. И.Г. Шматько [148] говорит, что регулирование водного режима должно основываться на наиболее полной реализации взаимосвязей между обеспеченностью водой клеток и тканей и уровнем физиологических процессов, лежащих в основе формирования клеточных структур и обуславливающих онтогенетическое развитие организма. При этом особое внимание следует уделять тем способам воздействия, которые способствуют усилению эндогенной регуляции, расширяют ее пределы.

Для регуляции водообмена в системе почва – растение – атмосфера необходим учет изменений баланса отдельных звеньев этой системы [148]. Поэтому необходимо рассмотрение механизмов регуляции водообмена на разных уровнях его изучения.

Различаются также в зависимости от уровня изучения водообмена и пути транспорта воды.

Дальний транспорт воды в растении

В основе передвижения воды по растению (корень – стебель – лист) лежит действие двух концевых двигателей: нижнего (корневое давление) и верхнего (присасывающее действие транспирации).

Работа верхнего концевого двигателя водного тока будет детально рассмотрена далее. Здесь следует лишь отметить, что действие этого двигателя основывается на градиенте химического потенциала воды между атмосферой и листьями растений. Величина этого градиента видна из того, что сосущая сила листьев (обратный показатель активности воды в них) у травянистых растений не превышает 2 МПа, а сосущая сила атмосферы [95] при относительной влажности 90 % составляет 14МПа, а при влажности 50 % – 92 МПа. Благодаря тому, что молекулы воды объединены водородными связями, вода в растении (паренхима корня, сосуды ксилемы, паренхима листьев) представляет собой единую систему. Прочность на разрыв водных нитей в сосудах ксилемы достигает 30 МПа. Благодаря этому, действие верхнего концевого двигателя (приса-

сывающее действие транспирации) оказывает сильное влияние на передвижение всей воды в растении.

Градиент парциального химического потенциала воды играет важную роль и в работе нижнего концевого двигателя – корневого давления. Корни растений находятся в зоне повышенной влажности (почва), где относительная влажность воздуха близка к 100 % (т. е. сосущая сила приближается к нулю). Сосущая сила корней составляет 0,3–0,6 МПа, следовательно, должно происходить движение воды из почвы в корни. В наличии корневого давления легко убедиться, если срезать растение у основания стебля. С поверхности пенька растения будет выделяться жидкость, называемая пасокой. Это явление получило название «плача растений». Корневое давление можно измерить, если прикрепить к пеньку ртутный манометр (рис. 17).

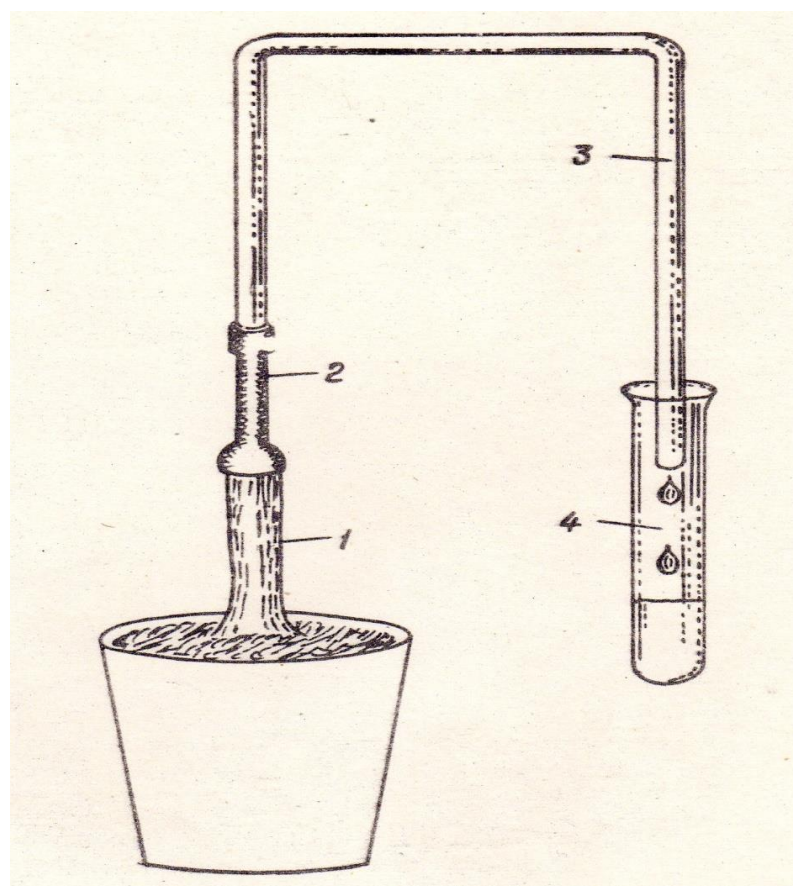


Рис. 17. Измерение корневого давления [47]

Величина этого давления у травянистых растений составляет 0,2–0,3 МПа [47]. Пасока представляет собой раствор сахара, органических кислот (включая аминокислоты) и минеральных солей. Особенно много сахара содержит весенняя пасока некоторых деревьев, например, березы. При повреждении ее ствола из места повреждения выделяется, так называемый березовый

сок, представляющий собой пасоку. Летом такого выделения не бывает, т. к. присасывающее действие транспирации вызывает натяжение водных нитей в ксилеме.

Механизм корневого давления долгое время объясняли на основании осмотических представлений. Одна из схем, объясняющих это давление, была предложена В.В. Лепешкиным [цит. по 137]. Эта схема интересна предположением о существовании в корне клеток с различной проницаемостью протоплазмы в разных концах: меньшей в концах, обращенных к периферии корня, и большей в концах, обращенных к центру. Такое различие проницаемости, по мнению Лепешкина, должно способствовать одностороннему току воды от корневых волосков к центральному цилиндру корня. В качестве движущей силы водного тока предполагалась разность осмотического потенциала почвенного раствора с содержанием клеток и сосудов ксилемы. Предположение о возможности разной проницаемости различных концов клеток основывалось на аналогии с известным фактом различной проницаемости протоплазмы одноклеточного мукового грибка *Pilobolus*, благодаря чему нижняя часть его клетки поглощает воду, а верхняя выделяет ее в виде капель (гуттация). Дж. Пристли [цит. по 137] объяснял поступление воды в корни сосущей силой (или осмотическим давлением) раствора, находящегося в проводящих элементах ксилемы. Ф. Итон [цит. по 137] приводит данные, показывающие зависимость выделения растениями пасоки от осмотического давления питательного раствора (табл. 23).

Таблица 23

Плач декапитированных растений хлопчатника, выращенных на питательных растворах с различным осмотическим давлением [цит. по 137]

Осмотическое давление, МПа			Число растений, выделяющих пасоку
питательный раствор	пасока	разность осмотич. давл. пасоки и раствора	
0,040	0,092	+0,052	Все
0,083	0,101	+0,018	Все
0,240	0,128 ^x	-0,112	Ни одного
0,445	0,222 ^x	-0,223	Ни одного
0,656	0,300 ^x	-0,356	Ни одного

x – пасока собрана в течение одного часа, после замены питательного раствора водой

Д.А. Сабинин [156] также считает, что в основе корневого давления лежат осмотические явления. Доказательством этого является снижение и прекращение выделения пасоки при переносе растения в раствор с более высоким осмотическим давлением. Результат одного из таких опытов Сабинина представлен на рис. 18.

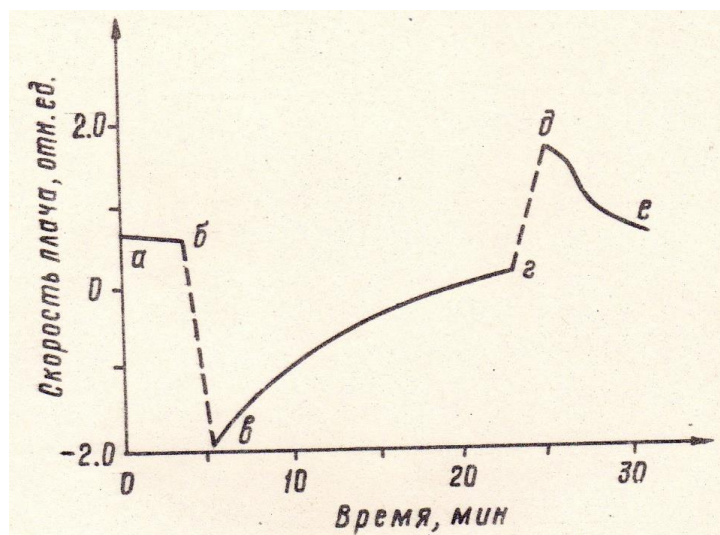


Рисунок 18. Скорость плача проростка *Impatiens balsamina* в воде и в растворе KCl 0,05 N [156]

б – замена воды раствором KCl , *г* – замена раствора KCl водой, *аб, де* – скорость плача в воде, *вг* – скорость плача в растворе

Однако эти осмотические явления Сабинин связывает с метаболизмом клеток корня. Для объяснения одностороннего тока воды через корень он предлагает описанную выше схему различного обмена веществ в разных концах клетки, благодаря которому в конце клетки, обращенным к периферии корня, возникает положительная сосущая сила (т. е. происходит всасывание воды), а в другом конце, обращенном к центру корня, – отрицательная сосущая сила (т. н. выделение воды). Сабинин подчеркивает, что это возможно лишь при постоянной затрате метаболической энергии. Следовательно, речь идет уже об активном транспорте воды. Подтверждением участия метаболической энергии в нагнетании воды корнем служат экспериментальные данные, показывающие, что плач растений происходит только в условиях, обеспечивающих возможность аэробного дыхания корней [95; 156].

Есть и другие указания на недостаточность осмотических представлений для объяснения корневого давления. Показано, что ауксин значительно повышает скорость плача [цит. по 137]. Дж. Ван-Овербек [цит. по 137] показал, что выделение пасоки корнями томатов прекращалось лишь при концентрации маннита в окружающем корень растворе, вдвое повышающую концентрацию

пасоки. Это заставило Ван-Овербека допустить, что план растений, кроме осмотического, определяется еще каким-то давлением, которое он назвал активным. Возможные механизмы активного давления уже упомянуты выше. Большой вклад и изучение механизмов активного давления корня сделали Л.В. Можаяева и Н.В. Пильщикова [цит. по 137]. Их исследования показали, что корневое давление связано с затратой энергии. Дискуссионным остался вопрос, на что тратится эта энергия: на сам механизм передвижения воды или на поступление в сосуды осмотически действующих веществ, за которыми пассивно движется вода [цит. по 137]. При переносе корней декапитированного подсолнечника на изо- и гипертонические растворы инулина плач не прекращался несмотря на то, что осмотическое давление повышалось немного и оставалось ниже осмотического давления гипертонического раствора. Следовательно, причиной не могло быть накопление осмотически деятельных веществ в сосудах ксилемы. Это подтвердилось в опытах с аденином, стимулирующим образование макроэргических фосфорных соединений в корнях. Скорость плача увеличилась, несмотря на снижение осмотического давления пасоки. Из этого можно заключить, что энергия расходуется непосредственно на подвижные воды. Решая вопрос о механизме этого продвижения, Можаяева и Пильщикова [цит. по 137] считают наиболее вероятным процесс обратимого сокращения клеток корня при участии сократительных белков. В пользу такого предположения говорит ритмичность растений, причем ритмы выделения воды чередуются с ритмами поглощения. Было показано, что ритмичность плача сопровождается обратимыми изменениями размеров площади сечения корня: при выталкивании воды она уменьшается, при поглощении увеличивается до исходных размеров. Эти изменения, как и скорость плача, подавляются действием ДНФ (2,4 динитрофенол) и ПХМБ (парахлормеркурибензол), что указывает на зависимость обоих процессов от энергетического обмена и вероятное участие в них фермента АТФ-азы. Из корней тыквы авторы выделили актомиозиноподобный (сократительный) белок, обладающий АТФ-азой активностью с оптимумом в зоне рН 5–6 и способный обратимо изменять вязкость под влиянием АТФ.

Можаяева и Пильщикова [цит. по 137] высказываются мнение, что эти данные могут служить косвенным указанием на участие сократительных белков в изменениях размеров тканей корня и, следовательно, составляющих их клеток в процессе нагнетания воды. Авторы рассматривают вопрос об энергетических затратах на поддержание такого механизма и основываются при этом на данных А. Ленинджера [цит. по 137] о сокращении митохондрий, при котором гидролиз 1М АТФ сопровождается выходом из них около 400 молей воды. За-

трата энергии на выход 1 мл воды составляет около 8,3 Дж на 1 мг глюкозы. Расход глюкозы при выделении 1 мл пасоки, по данным Можяевой и Пильщиковой и данным литературы составляет величину того же порядка. Авторы полагают, что такой расход нельзя считать неоправданным, поскольку роль активного нагнетания воды корнями очень велика. «Являясь двигателем водного тока, механизм активного нагнетания способствует повышению водного потенциала в сосудах ксилемы, что облегчает поступление воды в клетки надземных органов растений и прежде всего улучшает водный режим листьев. Одновременно с потоком активнопоступающей воды в сосуды могут пассивно поступать растворенные вещества и метаболиты корня, находящиеся в водной фазе цитоплазмы. Наконец, этому механизму принадлежит важная регуляторная роль в растении. Тонко реагируя на самые различные изменения внешней и внутренней среды, он обеспечивает передачу в надземные части информации, как об экологических почвенных условиях произрастания корня, так и об уровне жизнедеятельности корня. Способами передачи являются передвижение воды и ионов и распространение волны биоэлектрического возбуждения... Таким путем может обеспечиваться регуляторное действие механизма активного нагнетания воды на состояние устьиц, а следовательно, на транспирацию и фотосинтез» [цит. по 137].

Проследим путь воды по корню и стеблю в соответствии с современными представлениями по этому вопросу.

На рисунке 19 представлена схема первичного строения корня.

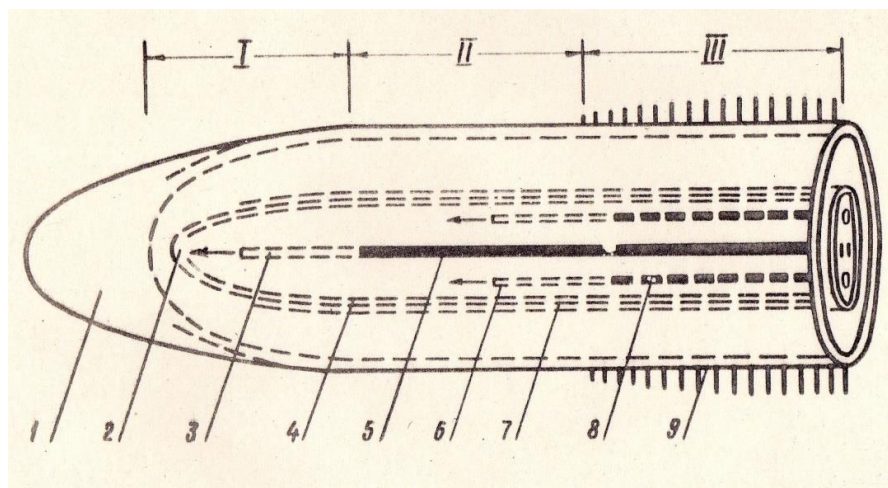


Рис. 19. Схема первичного строения корня [137].

- 1 – корневой чехлик, 2 – перicycle, 3 – дифференцирующие элементы флоэмы,
 4 – эндодерма без пятен Каспари, 5 – зрелые элементы флоэмы,
 6 – дифференцированные элементы ксилемы, 7 – эндодерма, с пятнами Каспари,
 8 – зрелые элементы первичной ксилемы, 9 – эпидермис с корневыми волосками,
 I – зона деления, II – зона растяжения, III – зона корневых волосков.

В корне различают четыре зоны: 1) зона деления (меристема), имеющая на апикальной части корневой чехлик (калиптра), выполняющий защитную функцию, 2) зона растяжения, 3) зона корневых волосков (зона всасывания), 4) зона проведения. Строение корня в зоне корневых волосков (поперечный разрез) показано на рис. 20.

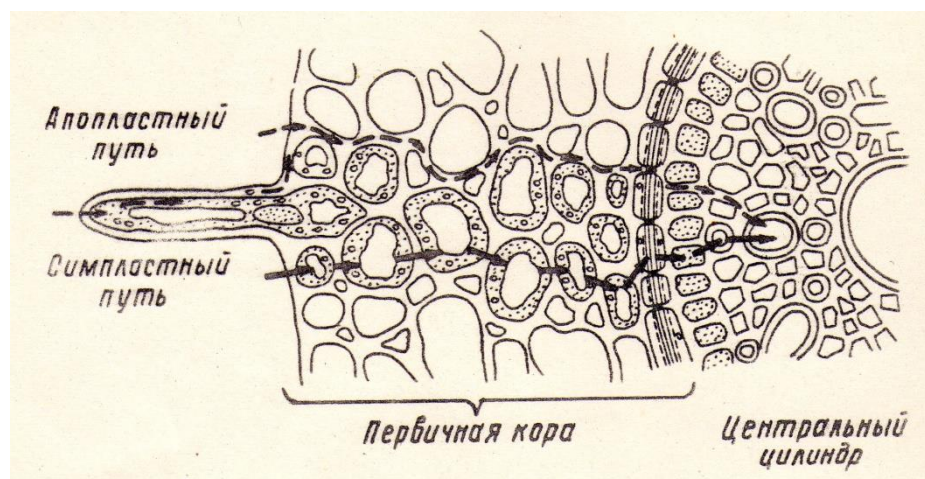


Рис. 20. Строение корня в зоне корневых волосков [137]

1 – ризодерма, 2 – корневой волосок, 3 – коровая паренхима, 4 – эндодерма,
5 – поясок Каспари, 6 – перицикл, 7 – флоэма, 8 – ксилема

Основной всасывающей тканью корня является эпиблема ризодерма – первичная ткань, большей частью однослойная, включающая два типа клеток – образующих и необразующих корневые волоски. Весь комплекс тканей, расположенных между ризодермой и перициклом, составляет первичную кору, состоящую из нескольких слоев: 1) экзодерма – слой клеток коры, подстилающий ризодерму, включающий один – два ряда полиэдрических (т.е. приближающихся по форме к равностороннему многограннику) клеток, выполняющих защитную функцию, 2) мезодерма – слой, представляющий большую часть клеток коры по объему, выполняющий высасывающую функцию, 3) эндодерма – внутренней слой клеток коры, представляющий собой обкладку центрального цилиндра и характеризующиеся наличием так называемых поясков Каспари в радиальных и поперечных стенках.

Центральный цилиндр (или стела) корня включает специализированные проводящие элементы, паренхимных и меристематических клетки.

Его составные части: 1) перицикл – наружная однослойная, иногда многослойная его обкладка. Выполняет функции формирования зачатков боковых корней, заложения камбия, 2) ксилема – сосудистая ткань, основной элемент проводящий системы, по которым передвигаются вода и минеральные соли, со-

стоит из сосудов или трахеиды и паренхимных клеток, 3) флоэмы – состоящая из ситовидных трубок, служащих для нисходящего тока (вода с органическими веществами).

Путь воды через корень можно разделить на две части:

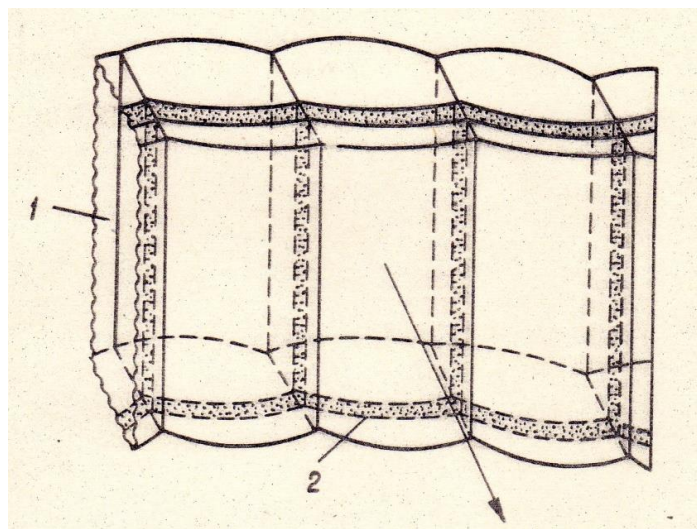
1) по живым клеткам – от корневых волосков до сосудов ксилемы, 2) по сосудам ксилемы. Почвенный раствор поступает в корень через корневые волоски и перемещается по клеткам первичной коры в направлении центрального цилиндра (до эндодермы) на основании градиента парциального химического потенциала. Поступление почвенного раствора в корень происходит в основном в зоне корневых волосков, длина которой составляет 1,5–2,0 мм. По мере роста корня эта зона постепенно передвигается, охватывая все новые объемы почв. Длина корневого волоска составляет 1,0–2,5 мм, но количество их очень велико: у кукурузы на 1 км приходится около 1900 корневых волосков. Общая всасывающая поверхность корней озимой пшеницы составляет около 4,8 м², что превышает общую поверхность надземных органов растения более, чем в сто раз. Суммарная длина корневых волосков одного растения пшеницы достигает 3–4 км, а у тыквы 25 км. Время жизни корневых волосков 10–20 дней.

Согласно современным представлениям, вода от корневых волосков до эндодермы передвигается по стенкам клеток, т. к. на этом пути сопротивление движению воды меньше, чем при прохождении через протопласты клеток.

Основными веществами клеточных стенок являются целлюлоза, гемицеллюлозы. Целлюлоза представлена длинными неразветвленными молекулами, состоящими из 3000–11000 остатков β – D-глюкозы. Целлюлоза в клеточной стенке образует элементарные кристаллические фибриллы, толщина которых составляет 3,0 нм, ширина – 3,5 нм [192]. В фибриллу входит до 32 молекул целлюлозы. Такие фибриллы при помощи водородных связей образуют пучки, называемые микрофибриллами [192]. Целлюлоза погружена в матрикс, состоящий из гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Целлюлоза составляет около 30 % веса сухой оболочки, матрикс – до 60 %. Передвижение воды по оболочкам растительных клеток связано с наличием так называемого «свободного пространства» клеток [цит. по 137]. Это понятие возникло в результате отмеченной способности ионов путем свободной диффузии проникать в ткани растений, а при перенесении их в воду – свободно выделяться. В связи с этим было высказано предположение о наличии в клеточных оболочках свободного объема, доступного для диффузии ионов и молекул. Показано, что радиус промежутков свободного пространства клеточных стенок достигает 10 нм, поэтому естественно допустить, что массовый поток воды движется этим путем. Благодаря этому, определенная часть корня непосредственно доступна для наружного

(почвенного) раствора. Эту часть объема – называемую кажущимся свободным пространством – определяют как объем, в котором растворенное вещество не встречает на своем пути сопротивления, обусловленного мембранными барьерами проницаемости. Термин «кажущееся» означает, что этот объем зависит от условий и природы растворенного вещества [91].

Движение воды по свободному пространству клеток корня превращается в клетках эндодермы. На рисунке 21 дано схематическое изображение клеток эндодермы.



*Рис. 21. Схематическое изображение трех клеток эндодермы [162]
1 – эндодерма, 2 – пояски Каспари, на поперечных и радиальных стенках.
Стрелкой показано направление тока воды*

На радиальных и поперечных стенках их (т. е. как раз на тех стенках, по которым должен двигаться ток воды к центральному цилиндру) имеются утолщения, в которых откладывается лигнин [91] и суберин [162]. При плазмолизе протопласт клеток эндодермы в зоне поясков Каспари не отделяется от клеточной стенки. Следовательно, между плазмалеммой и пояском Каспари существует прочная связь, способная противостоять значительным силам, действующим при плазмолизе [91]. Пояски Каспари преграждают путь воды по клеточным оболочкам. Обойти поясик Каспари, оттеснив от него протопласт, невозможно из-за прочной связи. Следовательно, ток воды может продвигаться также только через протопласт клеток эндодермы.

Исследования Т.А. Борисовой и В.Н. Жолкевич [цит. по 137] показали, что движение воды через клетки эндодермы представляют собой, процесс активного транспорта. Авторы установили постепенное понижение водного потенциала от эпидермиса до 6-го слоя клеток коры корня бобов (граничащего с эндодермой). Следовательно, в этой части корня, как и говорилось выше, вода

движется по градиенту водяного потенциала (или активности). Но в клетках эндодермы водный потенциал резко возрастает и далее (в центральном цилиндре) продолжает увеличиваться до клеток паренхимы, прилегающих к сосудам ксилемы (табл. 24).

Таким образом, начиная с эндодермы, передвижение воды происходит вопреки градиенту водного потенциала. Очевидно, клетки эндодермы осуществляют активное нагнетание воды в центральный цилиндр корня. Для этого в клетках должны быть соблюдены три условия: 1) должен исключаться транспорт воды по клеточным стенкам в радиальном направлении, 2) должен существовать механизм, способствующий пульсации клеток (чередование сжатий и расширений), 3) проницаемость плазмалеммы разных концов клеток должна различаться (быть более в концах, обращенных к центральному цилиндру и меньше в концах, обращенных к коре корня). Первое условие выполняется благодаря наличию поясков Каспари. Выполнение второго условия возможно за счет установленного Л.В. Можяевой и Н.В. Пильщиковой [цит. по 137] функционирования сократительных белков, действующих за счет энергии АТФ. Подтверждением этого является энергозависимость эндодермального скачка водного потенциала. Как и в опытах Можяевой и Пильщиковой, воздействие 2,4 – ДНФ, разобщающего окисление и фосфорилирование и, следовательно, препятствующего образованию АТФ, снимало эндодермический скачек водного потенциала, т.е. «выключало» механизм активного нагнетания воды.

Таблица 24

**Водный потенциал (ψ) клеток корней бобов, среднее
из 19 определений [цит. по 137]**

Место нахождение клеток	Ψ, МПа
Эпидермис	-0,07
Кора, слои	
1	-0,25
2	-0,27
3	-0,31
4	-0,33
5	-0,35
6	-0,39
Эндодерма	-0,13
Перицикл	-0,11
Паренхима при сосудах	-0,09

Возможность осуществления третьего условия основывается на упоминавшейся выше гипотезе В.В. Лепешкина [цит. по 137] о различной проницаемости разных концов клеток корня. Роль проницаемости мембран в эндодермальном скачке водного потенциала экспериментально доказана Борисовой и Желкевичем путем применения мембраноактивных соединений, увеличивающих проницаемость плазмалеммы (пипольфен) и снимающих эндодермальный скачок.

Выявление эндодермального скачка водного потенциала подтвердило сделанное на 60 лет раньше наблюдение А. Уршпрунга и Г. Блюма [цит. по 137] эндодермального скачка сосущей силы клеток (снижение ее в клетках эндодермы).

Дальнейшее исследование природы эндодермального скачка водного потенциала [цит. по 137] подтвердило, что этот скачок при действии химических агентов, разобщающих окисление и фосфорилирование (ДНФ) и увеличивающих проницаемость мембран для воды (пипольфен, абсцизовая кислота). Кроме того, оно показало: что эндодермальный скачок исчезает при действии агентов, нарушающих функционирование сократительного аппарата клеток, цитохалозина В, разрушающего состояние из актомиозиноподобных белков микрофиламенты, и колхицина, разрушающего содержание тубулин микротрубочки. Это непосредственно указывает на участие сократительных белков в эндодермальном скачке. На основе полученных данных авторы приходят к выводу, что эндодермальный скачок водного потенциала, во-первых, энергозависим, во-вторых, связан со структурной целостностью мембран, в-третьих, зависит от функционирования внутриклеточного сократительного аппарата (микрофиламентов и микротрубочек).

Исчезновение эндодермального скачка сопровождалось значительным снижением температурного коэффициента (Q_{10}), выделения пасоки. По-видимому, при исключении активной работы клеток эндодермы выделение пасоки осуществляется за счет более простых, преимущественно физических процессов, заключают авторы.

Вполне вероятно, что в нагнетании воды корнем и продвижению ее по стеблю принимают участие и другие живые клетки корня и стебли. Еще в двадцатых годах столетия Д.Ч. Бос [цит. по 137] предполагал, что пульсации живых клеток играют определенную роль в восходящем движении соков у растений. Лишь через пятьдесят лет эта гипотеза стала получать экспериментальное подтверждение. В.Н. Жолкевич [71] приводит ряд фактов, подтверждающих представление Боса. Среди них прежде всего уже упоминавшиеся данные, полученные Л.В. Можяевой и Н.В. Пильщиковой [цит. по 137]: 1) экссудация

(выделение пасоки) и поглощение воды у отделенной корневой системы обнаруживают импульсную ритмичность, причем ритмы выделения чередуются с ритмами поглощения; 2) ритмические чередования поглощения воды и выделения пасоки сопровождаются ритмическими колебаниями площади поперечного сечения коры, центрального цилиндра и всего в целом, при чем максимум выделения пасоки совпадает с сокращением корня; 3) сокращение корня энергетически зависимо и чувствительно к ингибиторам АТФ-азной активности актомиозиноподобных (сократительных) белков; 4) в корнях обнаружен актомиозиноподобный белок.

Кроме всего сказанного, в пользу представления об участии живых клеток в поднятии воды по ксилеме корня и стебля говорит зависимость корневого давления от длины корня, т. е. от количества участвующих в активном транспорте воды клеток. Участие живых клеток в поднятии воды по ксилеме стебля подтверждается выявлением стеблевого давления [141], аналогичного корнево-му и проявляющемуся в способности черенков, погруженных нижним концом в воду, выделять пасоку. Поскольку нижний концевой двигатель здесь исключен, причиной выделения пасоки может быть только активное нагнетание воды паренхимными клетками ксилемы. Как и в случае корня, стеблевое давление зависит от длины черенка, т. е. от количества участвующих в нагнетании воды клеток. Исследуя величины градиента парциального химического потенциала воды на разных уровнях стебля А.А. Зялалов [78] вместо непрерывного акропетального градиента, обнаружил локальные градиенты в отдельных междоузлиях, но подчиняющиеся определенной закономерности. Это может быть лишь в случае активного нагнетания воды живыми клетками в сосуды ксилемы. Вместе с тем он обнаружил также локальные (по междоузлиям) периодические микроколебания диаметра стебля (аналогичное явление наблюдали в корне Можаяева и Пильщикова). В результате своих наблюдений Зялалов приходит к заключению, что хотя наиболее приемлемой теорией транспорта воды по стеблю остается теория сцепления (т. е. присасывающее действие транспирации, передающееся по сплошным «водным нитям»), но многие факты не могут быть объяснены с ее позиций. Одним из них является перенос воды в стебле, когда корневое давление и градиент химического потенциала воды между листом и атмосферой недостаточны для его обеспечения. Это свидетельствует об активной роли стебля в транспорте воды. Зялалов показал, что живые клетки стебля осуществляют интенсивный обмен сахарами, калием, натрием, протонами с содержимым сосудов ксилемы. Установленные им локальные градиенты интенсивности дыхания в паренхиме, парциального химического потенциала

воды в ней и сосудах, синхронные колебания диаметра по высоте стебля, ретранспортировка (возврат) значительной части калия из стебля в корень, коррелирующая с оводненностью ксилемы, по его мнению, являются источником движущей силы водного транспорта, значение которой возрастает при малых градиентах химического потенциала воды между листом и атмосферой. Ксилемный транспорт воды Зялалов рассматривает как результат действия двух сил: присасывающего действия транспирации и метаболизма живых клеток.

Таким образом, классическая схема, объясняющая движение воды по растению действием нижнего и верхнего концевых двигателей, является явно недостаточной. Немалую роль в транспорте воды играют механизмы активного ее переноса, нуждающиеся в дальнейшем изучении.

Путь воды от сосудов ксилемы к поверхности испаряющих клеток листа по современным представлениям совершается также по стенкам клеток (как и путь воды от корневых волосков до эндодермы). Лишь 1/50 часть потока воды движется через протоплазмы клеток [цит. по 137]. Это подтверждается данными электронной микроскопии при помощи метчиков, в качестве которых используется ферроцианид или лантан. Ферроцианид движущийся с водой, осаждается в виде кристаллов на ее пути (при последующем осаждении ионами железа). Эти кристаллики располагались преимущественно в свободном пространстве клеток. Аналогичные результаты получены с другими метчиками.

Межклеточный водообмен

Водообмен клеток может быть направленным и ненаправленным. Направленный водообмен предполагает преобладание движения воды в определенном направлении (в клетку или из клетки) и возникает при наличии определенной движущей силы (градиента парциального химического потенциала воды или других механизмов). Ненаправленный водообмен осуществляется за счет теплового движения молекул воды (без преобладания определенного направления). Оба вида водообмена взаимосвязаны. Повышение интенсивности теплового движения молекул (усиление ненаправленного водообмена) способствует увеличению интенсивности направленного водообмена. Нарушение структуры воды под влиянием одностороннего потока ее (при направленном водообмене) усиливает тепловое движение молекул (или интенсивность ненаправленного водообмена).

Таким образом, главной движущей силой направленного водообмена клеток является разность парциальных химических потенциалов воды. На этом ос-

новывается и определение сосущей силы клеток (экспериментальной основы для характеристики активности воды или водного потенциала). Для этого участки исследуемой ткани помещаются в растворы осмотика (полиэтиленгликоля, сахарозы) с различными величинами осмотического давления, а следовательно, и с разными парциальными химическими потенциалами воды. Те растворы, где парциальный химический потенциал будет меньше, чем в клетках ткани, будут отнимать воду из клеток, те растворы, где он больше, чем в клетках, отдавать воду клеткам. Задача сводится к тому, чтобы найти раствор, не отнимающий воду из клеток и не отдающий ее клеткам. Это показывает равенство парциальных химических потенциалов воды в этом растворе и клетках.

Некоторые исследователи [14; 78] допускают возможность возникновения межклеточного транспорта воды на основе безградиентного давления. Градиент парциального химического потенциала воды зависит от давления и парциального мольного объема воды:

$$\Delta\mu = VP$$

где: $\Delta\mu$ – приращение химического потенциала

V – парциальный мольный объем воды

P – давление

Если во всех точках системы величина парциального мольного объема воды одинакова, то при наложении на эту систему давления химический потенциал воды повысится на одну и ту же величину. Но мольный объем воды в различных клетках растительных тканей может различаться. Тогда будет неодинаковым и приращение химического потенциала воды в этих клетках при наложении одинакового давления, т. е. возникает градиент химического потенциала, который должен вызвать движение воды. Свою точку зрения авторы подтвердили экспериментально на листьях и отрезках стебля подсолнечника, клубнях и листьях хлорофитума и клубнях картофеля. Методами импульсного ЯМР и высушивания они показали, что при наложении безградиентного давления возникает транспорт в апикальном направлении. В естественных условиях давление на протопласты клеток может меняться в зависимости от условий водоснабжения, вызывающих изменения тургорного давления.

Как уже говорилось выше, признание градиента химического потенциала воды не исключает механизмов, обуславливающих активный транспорт воды. Т. Беннет-Кларк и др. [цит. по 137] ввели понятие секреции воды протоплазмой в вакуоль, осуществляемой за счет метаболической энергии. В опытах с целым рядом растений они наблюдали превышение величины давления выжатого сока (определяемого криоскопическим методом) над величиной осмотического дав-

ления тех же тканей, определяемого методом плазмолиза. У большинства исследованных объектов составляла от 0,22 до 0,71 МПа, у меньшей части их -0,02 +0,05 МПа. Найденную разницу авторы считают следствием давления секреции воды, действующего вопреки градиенту осмотического потенциала и приводящего к увеличению содержания воды в вакуоле интактных клеток. В сжатый сок этой секреции воды не происходило, почему осмотический потенциал его оказался выше. Т. Беннет-Кларк и Д. Биксон [цит. по 137] объясняют водность такой секреции электроосмотическими явлениями, о которых уже упоминалось выше.

На основании своих наблюдений Т. Беннет-Кларк и др. [цит. по 137] считают необходимым заменить уравнение сосущей силы клеток:

$$\text{ДРД} = \text{ОР} - \text{ТР} \text{ (или } S = P - T)$$

на другое:

$$\text{ДРД} = \text{ОР} - \text{ТР} + X \text{ (или } S = P - T + X)$$

где X – давление секреции воды.

А.М. Алексеев [2] разделяет процесс поступления воды в растительную клетку на три этапа: 1) поступление воды в клеточную оболочку, 2) поступление воды из оболочки в протоплазму, 3) поступление воды из протоплазмы в вакуоль. В двух первых этапах важную роль играет набухание оболочки и протоплазмы, а третий этап рассматривается им также в качестве активной секреции воды из протоплазмы в вакуоль, т. к. активность воды в протоплазме ниже, чем в вакуоле и потому движение воды из протоплазмы в вакуоль происходит вопреки градиенту ее активности (или парциального химического потенциала).

Возникновение активной секреции воды А.М. Алексеев объясняет отбуханием протоплазмы, благодаря которому появляется дополнительно свободная вода, способная диффундировать в вакуоль. В основе отбухания протоплазмы лежит изменение состояния ее белков. Согласно теории повреждения и возбуждения Д.Н. Носонова и В.Я. Александрова в основе реагирования всякого организма (растительного или животного) на внешние воздействия лежит общее свойство протоплазмы, заключающееся в способности ее нативных белков переходить в денатурированное состояние под действием самых разнообразных факторов. Этот переход Алексеев считает причиной освобождения ранее связанной воды. Однако в более поздней литературе [121] есть указания, что гидратация денатурированных белков не ниже гидратации нативных. Следовательно, могли освобождаться лишь иммобилизованная вода.

Выше уже говорилось еще об одном механизме активного транспорта воды клеток – действии сократительных (контрактивных, актомиозиноподоб-

ных) белков, функционирующих за счет энергии АТФ. Согласно мнению Р.К. Саляева [цит. по 137] они способны регулировать проницаемость клеточных мембран, а по данным Л.В. Можяевой и Н.В. Пильщиковой [цит. по 137], Т.А. Борисовой и В.Н. Жолкевич [цит. по 137] могут вызывать пульсацию клеток, обуславливающих активный транспорт воды. Как уже говорилось выше их действие убедительно показано на примере активного транспорта воды через эндодерму корня [цит. по 137]. В литературе есть также ряд указаний на связь поглощения и удержания воды клетками растения с процессом дыхания [51]. Как уже упоминалось исследованиями Л.Х. Гордон [51] показана связь водообмена клеток с активностью катион – стимулируемой АТФ-азы протоплазмы. Эти исследования, по мнению автора позволяют по-новому подойти к проблеме связи водообмена клеток с их энергетикой, поскольку эта связь осуществляется через катион – стимулируемую АТФ-азу, от уровня активности которой зависит и интенсивность дыхания.

Переходим теперь к вопросу о регуляции межклеточного водообмена. Эта регуляция осуществляется при помощи двух основных механизмов: изменений состояния воды клеток (ведущих к изменению ее активности или водного потенциала) и состояния мембран клеток (ведущих к изменению сопротивления их водному току).

Ранее уже упоминалось о возможности воздействия на состояние воды путем инфильтрации листьев растворами солей, содержащих положительно – и отрицательно гидратирующиеся ионы [цит. по 137]. Но при этом не учитывалось действие изменений состояния внутриклеточной воды на водообмен клеток. В таблице 25 показано влияние отрицательно гидратирующихся ионов на выход воды из клеток.

Таблица 25

**Влияние отрицательно гидратирующихся ионов (K^+ , Cs^+)
на выход воды из листьев пшеницы в слабо гипертонический раствор
сахарозы (0,54 МПа), среднее из 9 определений [58]**

Варианты	Количество воды г/г сухого вещества	
	общей	отнятой
Инфильтрация водой (контроль)	9,00	0,54
Инфильтрация 1 % раствором KNO_3	9,36	0,85
Инфильтрация водой (контроль)	9,21	0,59
Инфильтрация 1 % раствором $CsNO_3$	8,79	0,86

Напомним, что использование в опыте ионы имели следующие характеристики: $K^+ + \Delta E = -0,20$, $\Delta S_{II} = +8,2$, $Cs + \Delta E_i = -0,34$, $\Delta S_{II} = +14,1$, $NO_3 + \Delta E_i = -0,44$, $\Delta S_{II} = +2,2$ (табл. 8). Таким образом, все три иона являются отрицательно гидратирующиеся. При инфильтрации листьев растворами KNO_3 и $CsNO_3$ существенно увеличилось количество воды, отнимаемое слабо гипертоническим раствором (на 46–57 % по сравнению с контролем). Это могло быть следствием увеличения подвижности воды клеток при отрицательной гидратации.

В таблице 26 показано изменение состояния и выхода воды из клеток листьев при действии диоксана. По данным литературы [137; 172] молекулы диоксана в концентрациях не выше 10 % заполняют пустоты льдоподобного каркаса воды без нарушения его структуры и оказывают стабилизирующее действие на внутриклеточную воду путем так называемой «гидрофобной гидратации».

Таблица 26

Влияние диоксана (2 % раствор) на состояние воды и выход ее из листьев пшеницы в слабо гипертонический раствор сахарозы (0,54 МПа) [58]

Варианты	Количество воды г/г сухого вещества					Сосущая сила клеток МПа
	общей	замерзающей при -6°С	незамерзающей при -6°С	отнятой	оставшейся	
Контроль	10,52	5,15	5,37	0,99	9,53	0,41
Диоксан	10,52	3,54	6,98	0,39	10,13	0,49

Увеличение сосущей силы клеток (табл. 26) может служить подтверждением упорядочивающего действия диоксана на воду и снижение активности ее. Следствием упорядочивающего действия диоксана явилось повышение количества незамерзающей воды (на 30 % по сравнению с контролем) и снижение количества отнятой из клеток гипертоническим раствором воды (на 64 % по сравнению с контролем).

Обобщая данные таблиц 25 и 26, можно сделать вывод, что изменения состояния воды оказывают несомненное влияние на водообмен клеток. Увеличение подвижности воды усиливает водообмен (снижает водоудерживающую способность клеток), уменьшение подвижности – ослабляет водообмен (повышает водоудерживающую способность).

В литературе есть много указаний на зависимость водообмена клеток от состояния воды в них [3; 6; 49; 55; 139]. Важную роль в регуляции межклеточ-

ного водообмена играют мембраны (прежде всего плазмалеммы). Их барьерное действие в отношении транспорта воды показано рядом работ [2; 58; 78; 136; 137; 162].

Поверхностная мембрана протоплазмы – плазмалемма, является первым после клеточной стенки барьером на пути транспорта воды в клетку. Как уже упоминалось, клеточная стенка оказывает значительное меньшее сопротивление водному току, чем протоплазма, и потому не может играть существенной роли в межклеточном водообмене.

Общая модель структуры мембраны, основывающаяся на химических и физических данных, была предложена И. Даниелли и Х. Давсенон [цит. по 137]. Правильность этой модели позднее была подтверждена прямыми наблюдениями (при помощи электронной микроскопии). Мембрана представляет собой гетерогенную структуру, состоящую из двух слоев ориентированных белковых макромолекул и их агрегатов (наружные слои) и двух внутренних ориентированных слоев фосфолипидных молекул. Молекулы фосфолипидов имеют сильную структурную асимметрию. Одна часть их молекулы несет на себе электрическую заряды (положительные и отрицательные), образуя так называемую полярную «головку». Другая молекула представляет собой электронейтральный «хвост». В мембране фосфолипиды обращены полярными головками к белковым слоям, а углеводородными хвостами внутрь мембраны (рис. 22).

Обязательным компонентом мембраны является вода, содержание которой может достигать 30–50 %, в том числе до 25 % связанной. Вода может связываться не только белками, но и полярными поверхностями фосфолипидов, при чем на каждую молекулу фосфолипида приходится около 10 молекул связанной воды. Можно говорить о структурообразующей роли воды в формировании мембран, т. к. бимолекулярный строгоориентированный слой фосфолипидов (рис. 23 и 25) образуется только в ее присутствии в результате гидрофобных взаимодействий молекул [цит. по 137].

Рисунок 23 показывает, что можно выделить три части, в которых может возникнуть сопротивление движению воды, – это два поверхностных белковых слоя и внутренняя часть, представленная липидами. Р. Слейчер [162] добавляет к этому еще сопротивление так называемого не перемешиваемого или диффузионного пограничного слоя, примыкающего к поверхности мембраны. Вода и растворенные вещества могут передвигаться через эту зону только в силу молекулярной диффузии.

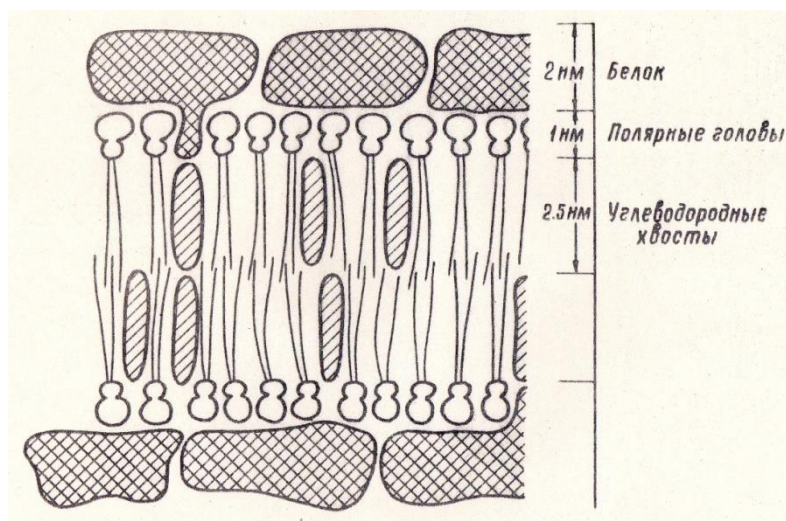


Рис. 23. Модель строения мембранного матрикса [91]

Это модель учитывает большую часть свойств мембраны. Белок на верхней и нижней поверхности мембраны, связан с полярными головками фосфолипидных молекул. Слева вверху показано, что белок может внедряться в гидрофобную внутреннюю область. Палочковидные образования, отмеченные кривой штриховкой – молекулы типа холестерина

Структура такой мембраны обладает устойчивостью, зависящей от многих взаимодействий ее компонентов. Р. Слейчер [162] отмечает следующее: 1) многочисленные вандерваальсовы взаимодействия между CH_2 – группами соседних липидных цепей, 2) водородными связями между OH – группами (через молекулы воды), 3) ионными связями между COO – группами фосфатидной кислоты (через двухвалентные катионы). Вместе с тем, мембрана должна быть эластичной, т.к. белковые цепи на ее поверхности способные к конформационным изменениям (могут в какой-то степени свертываться и разворачиваться).

Мембрана имеет долго- или короткоживущие поры, заполненные водой, по которым совершается ток воды через мембрану (трансмембранный ток). Движение воды, через эти поры встречает определенное сопротивление. По мнению Р. Слейчера [162] молекула воды проходя через мембрану, должна сталкиваться с меняющимся уровнем сопротивления из-за вандерваальсовых связей между соседними CH_2 группами. Диффундирующая молекула может преодолеть липидный слой лишь в том случае, если она обладает некоторым минимумом кинетической энергии, необходимым для разрыва этих связей и разделения липидных молекул. Слейчер предполагает, что именно таким образом создаются поры, возникающие лишь на короткий срок и закрывающиеся, когда кинетическая энергия водородных связей между диффундирующими друг за другом молекулами воды становится ниже энергии окружающих липидных молекул.

Размеры водных пор в мембране, очевидно, невелики. Дж. Шонер [цит. по 137] экспериментально подтвердил существование водных пор в мембранах клеток эпидермиса листьев *Citrus aurantium* и нашел, что лишь очень малая часть общей поверхности мембраны проницаема для воды, причем эта часть увеличивается при возрастании рН. Он вычислил радиус пор мембраны, который оказался около 0,45 нм. Этот результат согласуется с тем фактом, что коэффициент отражения для веществ с молекулами радиусом больше 0,45 нм равен единице (т. е. все молекулы таких веществ не проходят через мембрану, а «отражаются» от нее). Сопоставляя эту величину с радиусом молекулы воды равным 0,138 нм, можно заключить, что одна молекула воды будет проходить через пору без затруднений, но уже две молекулы, соединенные хотя бы единой водородной связью, длина которой 0,277–0,294 нм, пройти через такую пору не может ($0,138+0,277+0,138 = 0,533 \text{ нм} > 0,45 \text{ нм}$). С этим согласуются результаты исследований проницаемости корней проростков пшеницы, выполненные Г.А. Великановым [цит. по 137] методом ЯМР с импульсным градиентом магнитного поля. Эти исследования подтвердили существование в плазмалемме водных пор с размерами, сопоставимыми с размерами молекул воды. Поры могут изменять свой диаметр (рис. 24).

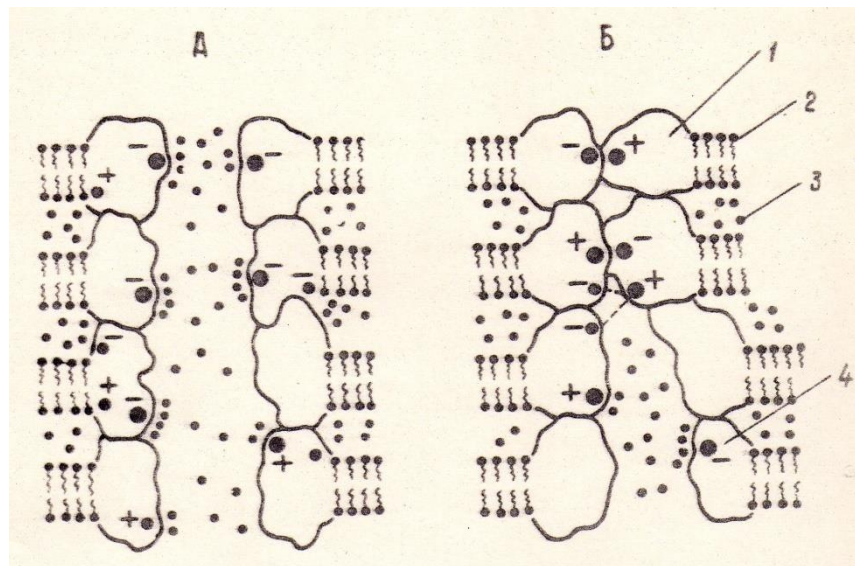


Рис. 24. Схема, иллюстрирующая механизм изменения размеров пор на мембране [137]

*А – пора расширена, Б – пора закрыта, 1 – белок, 2 – липид,
3 – молекулы воды, 4 – ионизированная группа белка*

Открывание или закрывание пор может определяться функционированием сократительных (актомиозиноподобных) белков, наличие которых в мембранных структурах растительных клеток установлено. Как уже говорилось,

действие сократительных белков осуществляется за счет энергии макроэргических соединений. При недостатке их белки перестают сокращаться, и поры остаются закрытыми [цит. по 137].

М.Е. Беккер [цит. по 137] полагает: что гидрофильные поры мембран могут закрываться при потере воды мембранной (рис. 25).

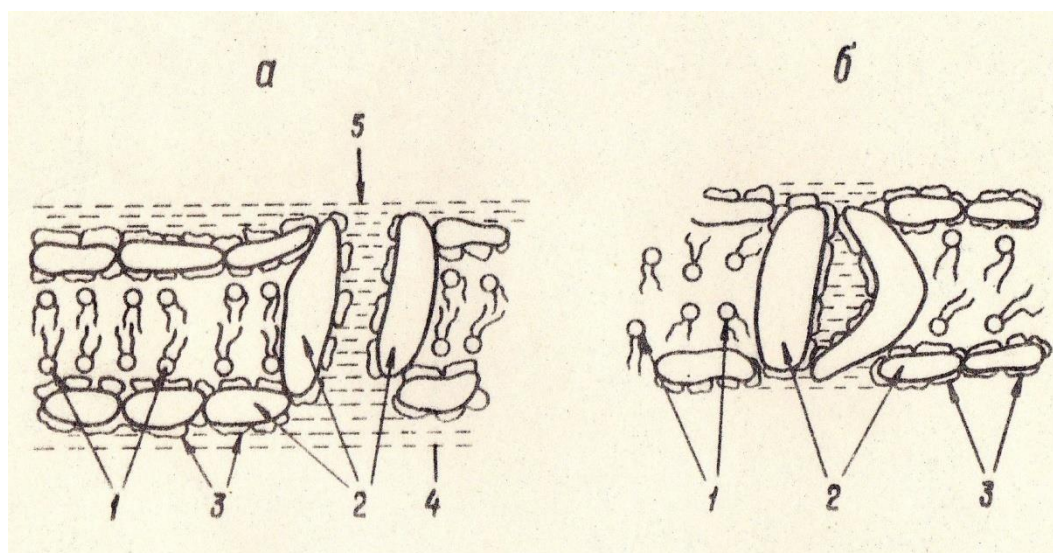


Рис. 25. Модель фрагмента влажной (а) и обезвоженной (б) биомембраны [91; цит. по 137]
 1 – молекулы липидов, 2 – мембранной белок, 3 – вода, связанная белком,
 4 – свободная вода, 5 – пора

Если иметь в виду кооперативные свойства мембраны, – пишет он, то легко представить, как поры их закрываются при первых сигналах глубокой утраты воды мембранным аппаратом. При обезвоживании нарушается сопряженность процессов окисления и фосфорилирования, что ведет к дефициту АТФ. Согласно Р.К. Саляеву [цит. по 137] сократительные белки при недостатке АТФ перестают функционировать, и поры остаются закрытыми. Закрывание пор при обезвоживании мембран можно считать приспособленным признаком, т. к. уменьшение тока воды через мембраны снижает потерю ее клеток.

Величина препятствий, создаваемых мембранами (порами), характеризуется энергией активации движения воды. Это понятие было введено Аррениусом. Энергия активации представляет собой минимальное количество энергии, которой должны обладать частицы химически реагирующих веществ для того, чтобы произошла реакция. Но это понятие применимо и к физико-химическим процессам, в том числе и к диффузии жидкостей. Энергия активации процесса переноса воды может быть изменена путем определения температуры на скорость переноса. Влияние температуры на перенос воды через плазмалемму показано в табл. 27.

**Изменение проницаемости плазмалеммы клеток листьев огурцов
для воды в зависимости от температуры [цит. по 137]**

Температура, °С	5	15	25
Проницаемость, $10^4 \text{ см}^3/\text{см}^2 \text{ час } 0,3 \text{ МПа}$	22,2	40,0	51,0

С увеличением температуры усиливается тепловое движение молекул, увеличивается число разорванных водородных связей, вследствие чего уменьшается энергия активации переноса воды через мембрану.

Расчет энергии активации воды через мембрану производится по уравнению

$$E_a = 2,3 \cdot R \cdot (\lg \Pi_1 - \lg \Pi_2) \cdot (1/T_1 - 1/T_2) \cdot 10^{-3}$$

где E_a – энергия активации

R – газовая постоянная (1,986 г/кал или 8,15 Дж.)

Π_1 и Π_2 – значения величин проницаемости при температурах T_1 или T_2

Приведенные схемы структуры мембран не отражают их асимметрии. Д. Мецлер [137] отмечает наличие большого числа экспериментальных данных, говорящих о различии внутренней и внешней поверхностей мембран. Они имеют различный фосфолипидный состав, на внутренней поверхности располагается большая часть реакционноспособных аминокислот. Мецлер предполагает, что белки должны присоединяться преимущественно к внутренним поверхностям мембран, а углеводные группы, присоединенные к липидам или белкам, должны стремиться расположиться на внешней поверхности мембраны. С асимметричным строением мембран, в частности плазмалеммы связано различие проницаемости их в двух направлениях: для входа воды в клетку и для выхода из нее. Различие этих двух видов проницаемости отмечается в литературе [58; 137].

Остановимся более подробно на понятие проницаемости клеточных мембран для воды. Как уже упоминалось, различают два вида водообмена: направленный (обусловленный градиентом парциального химического потенциала или другой движущей силой) и ненаправленный (обусловленный тепловым движением молекул). Р. Слейчер [162] соответственно этому различает два способа проникновения веществ через мембрану (или два вида проницаемости). В первом случае, когда ткани помещаются в раствор осмотика, Слейчер говорит о «гидравлической проницаемости», измеряемой см/сек. бар. Другой случай он относит к обычному процессу диффузии воды, характеризующему коэф-

фициентом самодиффузии, измеряемому см/сек. Само различие размерностей говорит о том, что в первом случае речь идет о проницаемости для потока воды, вызванного приложением энергии (например, градиента парциального потенциала), а во втором – о проницаемости для диффузии воды в силу теплового движения ее молекул. Таким образом, можно говорить о осмотической проницаемости (при направленном водообмене) и диффузионной проницаемости (при ненаправленном водообмене).

Поскольку оба вида водообмена (направленный и ненаправленный) взаимосвязаны, то существует связь и между двумя видами проницаемости. Увеличение осмотической проницаемости должно способствовать тепловому движению молекул воды через мембрану. Но механизмы, вызывающие направленный и ненаправленный водообмен, различны. Различен и характер движения воды: однонаправленное массовое движение молекул, вызванное градиентом давления, или разнонаправленное тепловое движение отдельных молекул. Д. Кларксон [91] пишет, что, прилагая гидростатическое давление, мы будем проталкивать молекулы воды через поры: давление будет передаваться от одной молекулы к другой, поскольку они образуют внутри поры непрерывной водной столб. Вода в этих условиях должна проходить сквозь мембрану быстрее, чем за счет простой диффузии, т. е. при отсутствии градиента давления. Поэтому коэффициент осмотической или гидравлической проницаемости заметно отличается от коэффициента диффузионной проницаемости [цит. по 137]. Поэтому могут не совпадать и изменения осмотической и диффузионной проницаемости при одинаковых воздействиях. Это особенно сказывается при сильном одностороннем потоке воды, который не только зависит от осмотической проницаемости, не может и изменять ее. Ниже будет показано, что высоком градиенте парциального химического потенциала воды, нарушается сопротивление мембран водному току (т. е. возрастает осмотическая проницаемость). Это создает лучшие условия для ненаправленного водообмена (т. е. увеличивает диффузионную проницаемость мембран).

Направленный водообмен имеет большее значение в жизни растений, т. к. им определяется водоснабжение растения в целом, его органов, тканей и клеток. Поэтому особый интерес представляет осмотическая проницаемость мембран.

Первые исследования проницаемости мембран растительных клеток для воды были выполнены Б. Губером и К. Гефлером [цит. по 137]. Применявшийся или метод учета проницаемости основывался на определении скорости изменений объема протоплазма при плазмолизе и деплазмолизе клеток. В соответ-

ствии с существовавшим тогда осмотическим представлением о водном режиме растений, протоплазма рассматривалась в качестве осмотической мембраны, отделяющей клеточный сок от окружающего клетку раствора. Поэтому авторы говорят о «проницаемости протоплазмы» (а не ее мембран). Оказалось, что проницаемость для воды не так высока, как предполагали до этих исследований. Проницаемость характеризуется количеством воды, проходящим в единицу времени через единицу поверхности под действием единицы и находится в пределах от $20 \cdot 10^{-3}$ до $30 \cdot 10^{-3}$ $\text{см}^3/\text{час см}^2$ МПа.

И. де-Хаан [цит. по 137] исследуя ход деплазмолиза эпидермиса чешуй лука при помощи кино съемки, показал, что проницаемость протоплазмы для воды тем больше, чем выше ее оводненность. В этом он видит связь проницаемости с набуханием коллоидов (высокомолекулярных соединений) протоплазмы. Если учесть, что диффузия воды через мембрану происходит в 100.000 раз медленнее, чем через слой воды толщиной в 7,5 нм [51], то такая зависимость становится понятной. Эта зависимость согласуется также с упоминавшимся представлением М.Е. Беккера [цит. по 137] о том, что при обезвоживании мембраны водные поры закрываются, т.е. снижается проницаемость мембран клетки для воды.

Регулирующая роль плазмалеммы в водообмене клеток корней пшеницы показана Л.Х. Гордон [51]. Он установил, что нарушение структуры плазмалеммы солями свинца (0,001 МПа) раствором $\text{Pb}(\text{NO}_3)_2$ блокирующими белковый компонент мембраны, в 1,5–2 раза усиливает выход воды из клеток в слабо гипертонические растворы (0,24–0,40 МПа) сахарозы и полиэтиленгликоля. При действии сильно гипертонического раствора (0,83 МПа) усиления выхода воды под влиянием свинца не наблюдалось. Гордон [51] предполагает, что сильный поток воды из клеток под влиянием этого раствора резко снижает сопротивление мембраны и потому нарушение ее структуры свинцом не может вызвать дополнительного увеличения выхода воды.

Свинец оказывает очень сильное действие, нарушающее структуру плазмалеммы. Поэтому в дальнейших исследованиях испытывались более мягкие воздействия, ведущие к частичному вытеснению кальция из мембран. Роль кальция в проницаемости мембран подчеркивается данными литературы. Согласно гипотезе Тасаки [цит. по 137], проницаемость мембран регулируется входящими в ее состав макромолекулами, связанными с ионами, и их конформационными перестройками. Влияние кальция на проницаемость мембран рассмотрено Л.Х. Гордоном [51]. На основании анализа данных литературы он приходит к заключению, что кальций является одним из мощных модификато-

ров и стабилизаторов мембран. Вместе с тем, он отмечает, что сведения о роли кальция в транспорте воды скудны, но все же достаточны для предположения, что изменение содержания кальция в мембранах может быть одним из механизмов изменения их проницаемости для воды. По мнению ряда авторов [51; 71] вытеснение кальция из мембраны можно осуществить при помощи соединений, конкурирующих с кальцием за места связывания в мембранах (например, местными анестетиками: пипольфеном, аминазином). В литературе отмечается «разжижение» мембран, т. е. снижение их микровязкости при действии таких соединений [цит. по 137]. Есть также экспериментальные данные, указывающие на связь микровязкости мембран с их проницаемостью для воды [цит. по 71].

Рисунок 26 показывает влияние пипольфена на выход воды из корней проростков пшеницы в слабо гипертонический раствор полиэтиленгликоля (ПЭГ).

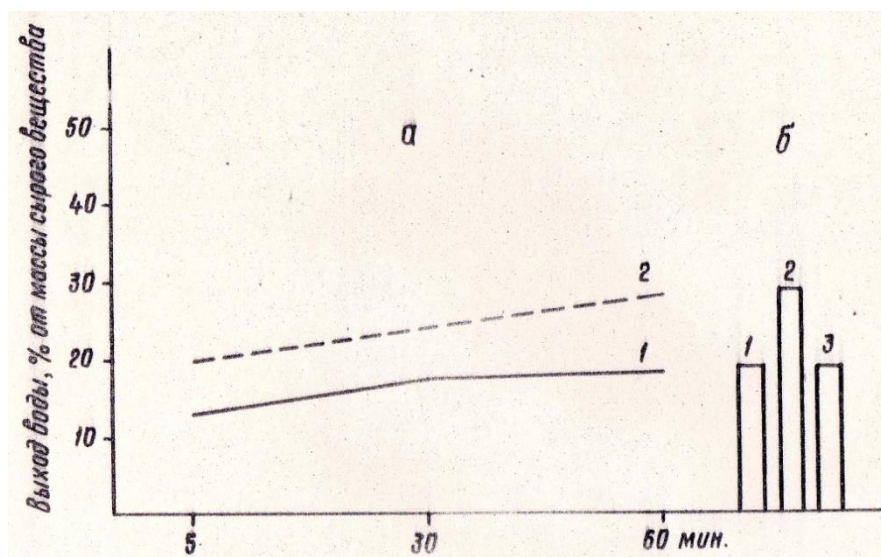


Рисунок 26. Кинетика осмотического потока воды из корней пшеницы при воздействии пипольфена [51]

а — без предварительной обработки:

1 — ПЭГ (4%), 2 — ПЭГ (4%) + ППФ (0,001 М)

Выход воды из корней 4% ПЭГ (за 5 мин) после предварительного выдерживания

в растворах: б — 10 мин, в — 30 мин, г — H₂O,

2 — ППФ (0,001 М), 3 — ППФ + CaCl₂ (0,005 М)

Воздействие пипольфена резко увеличило выход воды из клеток. Экспериментально показано, что подавление дыхания под влиянием пипольфена наступало лишь через 20 минут после начала опыта. Следовательно, действие пипольфена за более короткие промежутки времени локализовано преимущественно в областях плазмалеммы. Это подтверждается практическим отсут-

ствием лаг-периода в действии пипольфена, проявляющимся через 5 минут (рис. 26, а) и согласуется с данными литературы [цит. по 137].

Добавление кальция снимало действие пипольфена (рис. 26, б, в), что подтверждает предположение о вытеснении кальция из плазмалеммы пипольфеном. На основании результатов своих экспериментов и данных литературы Л.Х. Гордон [71] приходит к выводу, что проницаемость мембран корневых клеток и их водоудерживающая способность контролируются ионами кальция. Гордон предполагает, что этот контроль осуществляется путем усиления – ослабления – (или появления – удаления) мостов между фосфолипидными молекулами и белками.

В таблице 28 показано влияние пипольфена и аминазина на выход воды из клеток листьев пшеницы в гипертонические растворы сахарозы с различным осмотическим давлением. Количество воды, отнимаемое из клеток гипертоническими растворами, под влиянием пипольфена и аминазина во всех случаях увеличивается. Причиной, как и в опытах с корнями, могло быть лишь увеличение проницаемости плазмалеммы для воды. Подтверждением этого может служить отсутствие изменений сосущей силы клеток, говорящие о неизменности состояния внутриклеточной воды.

Таблица 28

Влияние пипольфена и аминазина на выход воды из листьев пшеницы за 60 минут в гипертонические растворы сахарозы. Средние из 9 определений [58]

Растворы сахарозы	Варианты	Кол-во воды г/г сухого вещества		Увеличение количества отнятой воды, % от контроля	Сосущая сила клеток, МПа
		общее	отнятой		
7 %, 0,54 МПа	Контроль, вода	8,25	0,67	–	0,32
	Аминазин, 0,05 %	7,67	1,04	55,2	0,33
	Контроль, вода	9,18	1,80	–	0,37
	Пипольфен, 0,05 %	9,29	2,90	61,1	0,38
15 %, 1,29 МПа	Контроль, вода	9,94	3,20	–	–
	Пипольфен, 0,05 %	10,32	4,82	50,6	–
30 %, 3,53 МПа	Контроль, вода	10,30	5,74	–	–
	Пипольфен, 0,05 %	10,60	7,04	22,6	–

Различие градиента парциального химического потенциала воды при взаимодействии клеток с растворами разных концентраций сказалось как на количестве отнятой воды, так и на регулирующей способности плазмалеммы. Сосущая сила клеток в среднем оказалась равной 0,38 МПа. Градиент для 7 % раствора составляет 0,16 МПа (0,54–0,38 МПа), для 15 % – 0,9 МПа (1,29–0,38 МПа), для 30 % – 2,95 МПа (3,33–0,38 МПа). Количество отнятой воды в контрольном варианте составляют 1,80 %, 3,20 % и 5,74 %. Вместе с тем различаются и действие пипольфена: увеличение выхода воды под его влиянием при градиенте 0,16 МПа составляет 61 % от контроля, при градиенте 0,91 МПа оно уменьшается до 50 %, а при 2,95 МПа – до 22 %. Следовательно, регулирующая способность плазмалеммы снижается по мере усиления тока воды через нее. Как уже упоминалось, аналогичное явление наблюдал Л.Х. Гордон [51] в опытах со свинцом. Сильный поток воды из клеток, по его мнению, снижает сопротивление плазмалеммы, т. е. увеличивает ее проницаемость для воды. В таких случаях действие других агентов, увеличивающих проницаемость должно проявляться слабее.

В таком же направлении изменялась регуляция водообмена плазмалеммой при засухе (рис. 27).

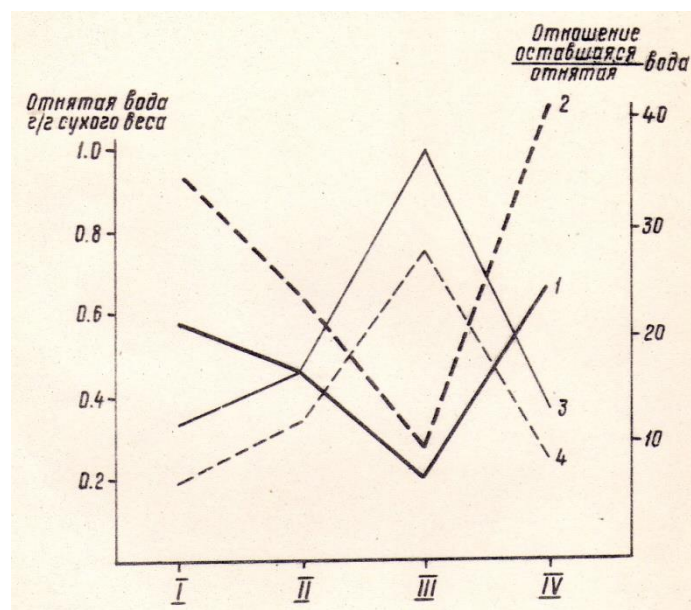


Рис. 27. Влияние аминазина на выход воды из листьев при разных условиях водоснабжения растений [58]

I – нормальное водоснабжение, II – умеренная засуха, III – сильная засуха, IV – оправление от засухи.

1 – выход воды, контроль, 2 – так же аминазин,

3 – отношение оставшейся воды к отнятой, контроль, 4 – то же, аминазин

Аминазин при всех условиях водоснабжения растений увеличивал выход воды из листьев, но в разной степени. В оптимальных условиях увеличение составляло 63 % от контроля (т. е. без аминазина в тех же условиях водоснабжения), при умеренной засухе 43 %, при сильной лишь 35 %, т. е. уменьшилась почти вдвое. Снижение регулирующего действия плазмалеммы не может быть следствием необратимого нарушения ее структуры, так при оправлении растений после засухи регуляция восстанавливалась (рис. 27).

Можно было бы допустить, что при сильном обезвоживании увеличивается проницаемость плазмалеммы для воды. В литературе есть данные, подтверждающие это [цит. по 137]. Однако эти данные основываются на учете выхода электролитов из клетки, а не на непосредственном учете проницаемости для воды. Другие данные, основывающиеся на структуре мембран и термодинамических расчетах [78] говорит о том, что проницаемость мембран при обезвоживании должна понижаться. Остается допустить, что при нарастании водного дефицита в клетках происходит смена регуляторных механизмов водообмена. При этом не может возрасти регулирующая роль состояния внутриклеточной воды, т. к. при засухе возрастает напряженность метеорологических факторов, что ведет к сильному возрастанию градиента химического потенциала воды между атмосферой и листьями растений. Возможно, что в этих условиях основная регулирующая роль переходит к хлоропластам. Многолетние исследования хлоропластов *in vivo* [151; 152] показали большое значение их в процессе удержания воды клеткой. Эти исследования показали, что при слабом и умеренном обезвоживании клеток хлоропласты набухают, а при сильном хотя и начинают терять воду, но значительно медленнее, чем другие части клетки. В результате этого при сильном обезвоживании хлоропласты превращаются в основноеместилище внутриклеточной воды. Следовательно, можно допустить, основная роль в регуляции водообмена клеток при прогрессирующем обезвоживании переходит от плазмалеммы к хлоропластам, вследствие чего воздействия на проницаемость плазмалеммы становятся менее эффективными.

Косвенным подтверждением данных Рыбкиной могут служить результаты сравнительных исследований потери различными тканями кактусов [цит. по 137]. Оказалось, что хлоренхима (клетки которой содержат хлоропласты) теряет воды при засухе меньше, чем водозапасающая ткань (в которой хлоропластов нет). Авторы полагают, что меньшая потеря воды хлоренхимой позволяет сохранить более высокий уровень фотосинтеза при засухе.

Представление о регулирующей водообмен роли плазмалеммы было бы неполным без рассмотрения влияния факторов, понижающих ее проницаемость для воды. Одним из таких факторов может служить таннин. В литературе вы-

сказываются предположения, что он влияет на структуру мембранных белков, вследствие чего уменьшается радиус гидрофильных пор [цит. по 137]. В таблице 29 показано действие таннина на вход из клеток.

Таблица 29

Влияние таннина (0,1 %) на выход воды из клеток листьев пшеницы в 7 % (0,54 %МПа) раствор сахарозы. Среднее из 9 определений [58]

Варианты	Количество воды г\г сухого вещества		Уменьшение выхода воды % от контроля	Сосущая сила клеток, МПа
	общее	отнятой		
Контроль	8,90	0,43	–	0,37
Таннин	8,52	0,27	37,0	0,37

Под влиянием таннина выход воды уменьшается на 1/3 контрольной величины. Это могло быть результатом только воздействия на плазмалемму, т. к. за время опыта таннин не мог проникнуть внутрь протопласта. Это подтверждается и неизменностью сосущей силы клеток, указывающей на отсутствие изменений состояния воды.

До сих пор говорилось о проницаемости плазмалеммы без учета направления движения воды, а данные таблиц 27, 28, 29 и рис. 26 характеризуют выход воды из клеток. Но в литературе есть указания на различие проницаемости для входа воды в клетку и выхода ее [58; 136; 137]. Такое различие можно объяснить уже упоминавшейся асимметрией строения мембран [цит. по 137]. Величины проницаемости плазмалеммы для выхода воды из клеток (Π_1) и входа воды в них (Π_2) можно определить по результатам взаимодействия клеток с гипертоническим и гипотоническим растворами, отличающимися от сосущей силы клеток на одну и ту же величину. Это позволяет создать равный градиент парциального химического потенциала воды между клетками и обоими растворами.

Таблица 30

Проницаемость плазмалеммы для воды клеток разного возраста [137]

Фаза роста клеток	Проницаемость плазмалеммы	
	для входа воды, Π_2	для выхода воды, Π_1
I – деления	18,4	29,7
II – растяжения	22,3	24,6
III – старения	24,8	12,4

В таблице 30 для Π_1 и Π_2 принята размерность:

$$(\text{см}^3/\text{час} \cdot \text{см}^2 \cdot 0,2\text{МПа}) \cdot 10^{-4}$$

Возрастные изменения проницаемости имеют разную направленность: проницаемость для входа воды в клетки (Π_2) увеличивается, проницаемость для выхода воды (Π_1), наоборот, уменьшается.

Если в первой фазе отношение $\Pi_2/\Pi_1 = 0,62$, то в третьей фазе оно возрастает до 2,00.

В таблице 31 величины Π_1 и Π_2 сопоставляются с энергией активации движения воды через плазмалемму, эти величины находятся в обратном соотношении.

Таблица 31

Значения проницаемости плазмалеммы для воды (Π_1 и Π_2) и энергия активации диффузии воды (E_a , кДж/моль) для листьев пшеницы [137]

Варианты	$\Pi_1 10^{-4}$ для выхода да воды	$\Pi_2 10^{-4}$ для входа воды	E_a для Π_1	E_a для Π_2	Содержание воды % от веса сырого вещества
Молодые листья	46,0	63,5	47,3	38,1	81,4
Старые листья	16,1	27,3	59,5	54,1	80,1

Вполне понятно, что при увеличении проницаемости на перенос того же количества воды затрачивается меньшая энергия.

Проницаемость плазмалеммы для входа воды выше, чем проницаемость для выхода ее из клетки. Отношение Π_2/Π_1 у молодых листьев равно 1,3 и 1,7 у старых листьев. Меньшая величина проницаемости для выхода воды имеет большое физиологическое значение, т.к. препятствует обезвоживанию клеток растения.

Интересные данные в этой области получены Л.Г. Емельяновым и др. [137] при исследовании водообмена листьев ячменя, находящегося в резко различающихся условиях водоснабжения (табл. 32).

**Проницаемость плазмалеммы клеток листьев ячменя для воды
при различных режимах водоснабжения [цит. по 137]**

Варианты	Количество транспортируемой воды				Сосущая сила клеток, МПа
	в клетки П ₂		в клетки П ₁		
	% от веса сырого вещества	% от кон- троля	% от ве- са сыро- го веще- ства	% от кон- троля	
Оптимальное водоснабжение (контроль)	8,80	100,0	2,92	100,0	0,34
Сильная засуха	5,79	65,8	0,14	4,8	1,24
Затопление (7 суток)	7,85	89,2	0,45	289,4	9,34

Прежде всего обращает на себя внимание сравнительно небольшая амплитуда колебаний проницаемости для входа воды, несмотря на резкое различие водообеспечения растений: она составляет 11–34 % контроля. Амплитуда колебаний проницаемости для выхода воды, наоборот, очень велика, в условиях сильной засухи уменьшается в 20 раз, при затоплении увеличивается почти в 3 раза по сравнению с контролем. Естественно, что при этом меняется соотношение этих видов проницаемости. При оптимальном водоснабжении $P_2/P_1 = 3,0$ при засухе достигает 41,4 а при затоплении снижается до 1,1. Эти результаты еще раз подчеркивает важную роль проницаемости плазмалеммы в регуляции водообмена клеток при изменении условий окружающей среды. При сильной засухе проницаемость для входа воды в клетку меняется мало, а проницаемость для выхода воды снижается в 20 раз. Такие изменения не препятствуют поступлению воды в клетки, но резко снижают возможность ее выхода, т.е. препятствуют дальнейшему обезвоживанию клеток. При затоплении проницаемость плазмалеммы для входа воды почти такая же, как у контрольных растений, но проницаемость для выхода увеличивается почти в трое. Тем самым создаются условия для беспрепятственного выхода излишней воды из клеток. Судя по амплитуде изменений обоих видов проницаемости плазмалеммы, главную роль и в адаптации играет проницаемость для выхода воды из клеток, проявляющая более высокую лабильность.

Различается и действие мембраноактивных соединений на эти два вида проницаемости. На рис. 28 показано влияние аминазина на вход и выход воды. Применялись слабогипотонический и слабогипертонический растворы сахарозы, отличающиеся от сосущей силы клеток на $-0,084$ и $+0,080$ МПа. О проницаемости судили по входу или выходу воды за единицу времени (1 час) из навески листьев $0,3$ г, взаимодействующей с $1,5$ мл раствора. Результаты прежде всего подтверждают данные таблицы 30 о преобладании проницаемости для входа воды. Отношение $\Pi_2/\Pi_1=1,6$. При воздействии аминазина это отношение снижается до $1,10$. Причиной является различие влияния аминазина на вход и выход воды, выход усиливается значительно сильнее входа (соответственно на $5,4\%$ и $3,6$ от веса сырого вещества или на $59:4\%$ и $31,7$ от контроля). Это еще раз подтверждает, что проницаемость плазмалеммы для выхода воды более лабильна, чем проницаемость для входа ее в клетку.

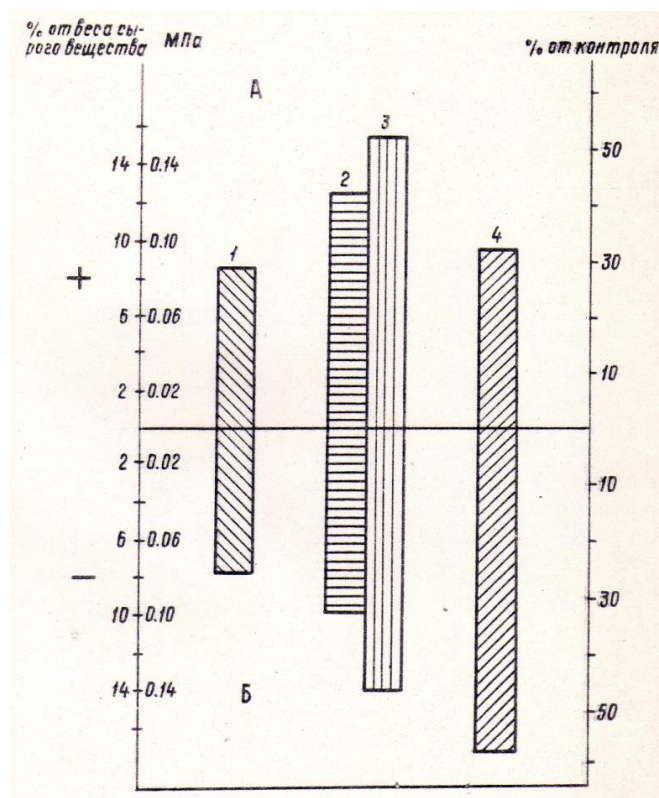


Рис. 28. Влияние аминазина на вход воды в клетку листа яровой пшеницы, и выход воды из них [58]

A – вход воды, Б – выход воды, 1 – разница между сосущей силой клеток и осмотическим давлением гипер- и гипотонического растворов, 2 – водообмен клеток контрольных листьев, 3 – водообмен клеток при воздействии аминазина (0,05 %), 4 – водообмен опытных листьев в % от контроля

На основании приведенных данных можно сделать заключение о важной роли проницаемости плазмалеммы в регулировании межклеточного водообме-

на. Но регулирующая роль плазмалеммы не исчерпывается изменениями ее проницаемости. Большое значение в регуляции водообмена имеют ферментативные системы, локализованные в плазмалемме. В последнее время уделяется большое внимание связи водообмена клеток с действием, так называемого натриевого насоса, осуществляющего активный транспорт ионов натрия и калия через мембраны. Такой транспорт может осуществляться с помощью двух типов насосов. В первом транспорт ионов Na из клетки связан с транспортом ионов K в клетку. Он получил название сопряженного нейтрального насоса. Во втором типе осуществляется только выведение ионов из клетки. Поскольку в этом случае нет компенсации выводимого заряда и происходит увеличение электрохимического потенциала, он получил название электрогенного насоса [цит. по 137]. Источником энергии для активного транспорта ионов является АТФ (образующаяся в процессах дыхания и фотосинтеза). Энергия освобождается при расщеплении АТФ до АДФ и фосфата под действием АТФ-азных систем, локализованных в мембранах (в частности, в плазмалемме). Одной из наиболее распространенных является Na^+ , K^+ – АТФ-аза.

Исследования показали связь действия сопряженного нейтрального натриевого насоса и обеспечивающей его энергией Na^+ , K^+ – АТФ-азы с водообменом клеток [51]. Тесная связь натрия с транспортом воды была показана еще раньше на клетках животных. Поэтому изучение связи водообмена клеток растений с действием АТФ-азных систем плазмалеммы было начато с выяснения зависимости водообмена от действия строфантин чувствительной Na^+ , K^+ – АТФ-азы. Л.Х. Гордоном [51] было установлено, наличие такой АТФ-азы в корнях пшеницы. Им было показано, что при ингибировании этой АТФ-азы строфантином в клетках накапливается натрий (табл. 33).

Таблица 33

Влияние строфантина на накопление натрия в корнях пшеницы [5]

Концентрация, М	Содержание ионов, мкг/г сырого вещества	
	натрий	калий
NaCl, 0,01	50,6	73,5
NaCl, 0,01 + строфантин, 0,0001	53,3	56,5
NaCl, 0,03	53,3	46,6
NaCl, 0,03 + строфантин, 0,0001	60,3	88,9
NaCl, 0,05	79,7	62,2
NaCl, 0,05 + строфантин, 0,0001	99,3	65,3

Накопление в клетках калия при ингибировании Na^+ , K^+ – АТФ-азы должно увеличивать осмотическое давление клеточного сока и водоудерживающую способность клеток (т. е. уменьшать выход воды из клеток). Это подтверждается рис. 29.

При ингибировании Na^+ , K^+ – АТФ-азы строфантин (3 и 6) количество воды, отнятое из клеток слабогипертоническими растворами полиэтиленгликоля (ПЭГ) и сахарозы существенно уменьшилось не только по сравнению с контролем (1 и 4), но и по сравнению с воздействием NaCl (2 и 5).

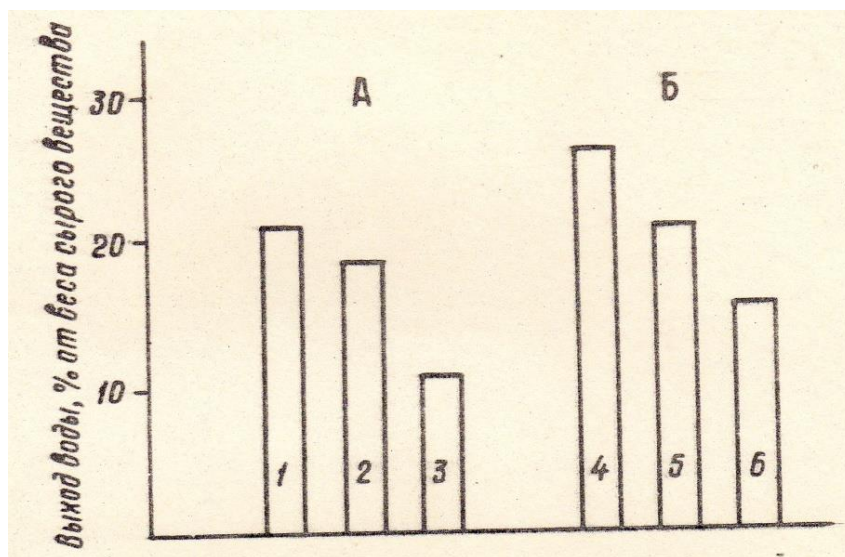


Рис. 29. Выход воды из корней в растворы: А – полиэтиленгликоля (4 %) за 5 мин, после предварительной инкубации (60 мин) в растворах 1 – H_2O , 2 – NaCl (0,01 М), 3 – NaCl + строфантин (10^{-4} М). Б – сахарозы (3 %) после такой же инкубации: 4 – H_2O , 5 – NaCl (0,01 М), 6 – NaCl + строфантин (10^{-4} М)
[цит. по 137]

Чтобы полностью убедиться в зависимости водообмена клеток от действия натриевого насоса (и АТФ-азы) нужно исследовать не только выход воды из клеток, но и поступление ее в клетку. На рисунке 30 показано изменение размера клеток эпидермиса лука, имеющих некоторый дефицит и подвергающихся тем же воздействиям (NaCl , строфантин), что и клетки корней.

При переносе клеток в воду особенно сильное увеличение размеров наблюдается у клеток, подвергшихся действию NaCl и строфантина (4). Следовательно, они сильнее поглощали воду в результате повышения осмотического давления клеточного сока в результате накопления натрия.

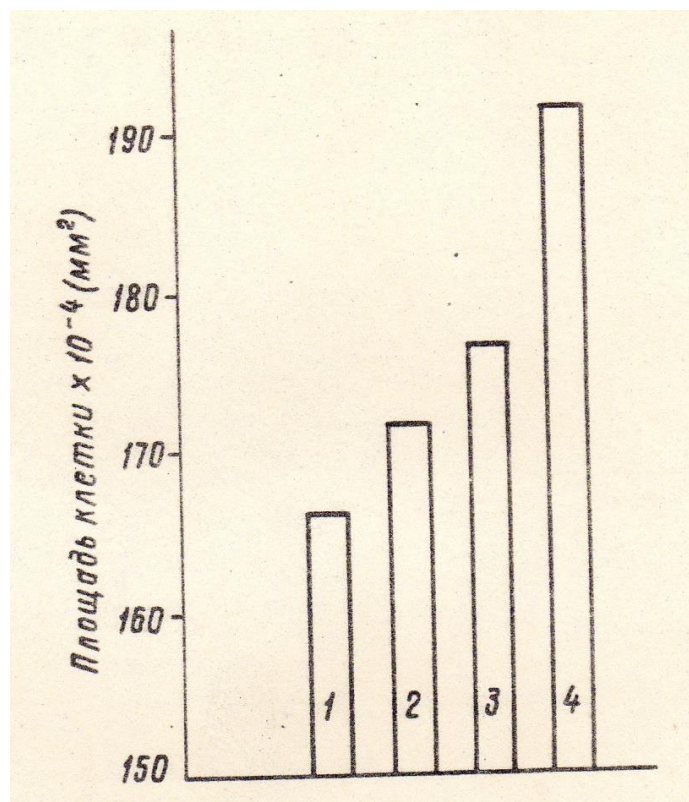


Рис. 30. Размеры эпидермальных клеток лука после обработки растворами: 1 – H₂O, 2 – NaCl (10 M), 3 – строфантин (10⁻⁶ M), 4 – NaCl + строфантин [цит. по 137]

При помощи электронной микроскопии показано, что одновременная обработка корней хлористым натрием и строфантином ведет к сильным изменениям клеточных структур: разбуханию митохондриальных крист и эндоплазматического ретикулума [цит. по 137]. Это позволяет предполагать, что значительная часть поступающей в клетки воды при ингибировании АТФ-азы сосредоточивается в митохондриях. Для клеток животных показано, что митохондрии могут служить не только источником энергии для ионных насосов, но и местом временного сосредоточения избыточного количества ионов [122].

Приведенные данные показывают, что катионстимулируемый АТФ-азе плазмалеммы принадлежит важная роль в регулировании водообмена клеток путем транспорта и накопления ионов. При снижении активности АТФ-азы в клетках (в частности, в митохондриях и эндоплазматической ретикулуме) происходит накопление ионов и воды.

Транспорт воды, связанный с действием натриевого насоса, следует отнести к активному транспорту, поскольку действие насоса связано с использованием энергии АТФ. Но в отношении воды активный механизм действует опосредованно, т. к. энергия АТФ расходуется на перенос ионов, а движение воды осуществляется за счет изменения осмотического давления (а следовательно, и активности воды) клеточного сока.

Значение ионных насосов для поддержания осмотического давления в клетках отмечается и другими исследователями [цит. по 137].

В литературе есть также указания на то, что Ca^{2+} – АТФ-аза может быть ферментом, вызывающим поток воды и ионов посредством механохимического механизма [137]. Основанием для такого допущения является то, что Ca^{2+} – АТФ-азной активностью обладают актомиозиноподобные (сократительные) белки, о влиянии которых на транспорт воды уже говорилось [цит. по 137].

Ф.Г. Каримовой [цит. по 137] установлено наличие таких белков, обладающих Ca^{2+} – АТФ-азной активностью в гомогенате и выделенных мембранных корней бобов и показана связь изменений этой активности при действии гормона вазопрессина, ИУК (индолилуксусная кислота, гетероауксин) и цАМФ (циклический аденозинмонофосфот). В пользу предположения об участии актомиозиноподобных белков говорит уменьшение выхода воды из клеток корня под влиянием 2,4-ДНФ, разобщающего окисление и фосфорилирование, что ведет к дефициту АТФ, необходимого для функционирования сократительных белков [цит. по 137]. Каримова показала связь изменений активности Ca^{2+} – АТФ-азы с изменениями водоотдачи корней бобов при действии указанных соединений. Для объяснения связи этих процессов используется следующие соображения. Большую роль в энергетическом метаболизме клеток играет еще недостаточно изученная в растениях система цАМФ, которая образуется в клетке в результате активации плазматического фермента аденилатциклазы (АЦ) под действием гормонов. Данные Ф.Г. Каримовой [цит. по 137] показали возможность регуляции водообмена корней бобов при помощи экзогенной цАМФ, при чем действие цАМФ зависило от рН среды и присутствия в ней ионов (табл. 34).

Таблица 34

Влияние цАМФ (10^{-4}M) на выход воды из корней бобов [цит. по 137]

Условия выращивания растений	Количество вышедшей воды % от веса сырого вещества		Разница, % от контроля
	контроль	ЦАМФ	
1/2 раствора Кнопа	6,84	8,79	+28,5
	14,40	18,36	+27,5
	7,50	9,79	+30,5
	12,13	18,08	+49,0
Водопроводная вода	9,34	7,25	-22,4
	5,60	4,95	-11,6
	11,15	6,18	-44,6

При выращивании растений на половинном (по концентрации) растворе Кнопа цАМФ усиливает выход воды из клеток, при выращивании на водопроводной воде – ослабляет его.

По данным литературы [цит. по 137] цАМФ регулирует в клетке и ее компартментах содержание свободных ионов кальция, концентрация которых, в свою очередь, регулирует активность плазматических ферментов (АЦ, Са²⁺ – АТФ-азы и др.). Это согласуется с данными Ф.Г. Каримовой, показавшими, что наличие или отсутствие кальция в питательной среде растений определяет направленность влияния гормона вазопрессина: в присутствии кальция водоотдача клеток уменьшается, при отсутствии увеличивается (табл. 35). Поступление воды в клетки меняется в противоположном направлении.

Таблица 35

**Влияние вазопрессина на водообмен клеток корней бобов
со слабогипертоническим (0,474 МПа)
и слабогипотоническим (0,116 МПа) растворами сахарозы [цит. по 137]**

Условия выращивания растений	Варианты	Количество воды, % от веса сырого вещества	
		поглощенной	отнятой
Раствор Хогланда-Арнона без кальция	Контроль	20,74	2,70
	Вазопрессин	13,21	5,48
Полный раствор	Контроль	6,56	2,97
	Вазопрессин	9,16	0,85
Полный раствор	Контроль	4,56	7,51
	Вазопрессин	8,58	2,28

Экзогенный кальций также увеличивал водоотдачу корней бобов, выросших на средах без кальция (табл. 36).

Таблица 36

**Выход воды из корней бобов после 1-часовой инкубации
в растворе СаCl₂ (5•10⁻³М) [цит. по 137]**

Варианты	Количество воды (% от веса сырого вещества), вышедшей в раствор сахарозы (0,474 МПа) за время (мин)			
	4	10	15	30
Контроль	10,6	17,1	17,9	20,2
СаCl ₂	14,8	25,9	30,3	31,9

Автор высказывает предположение, что действие вазопрессина в таких условиях осуществляется путем изменения концентрации Ca^{2+} в клетке, что в свою очередь, вызывая изменение гидратации биополимеров мембран, может модифицировать их структуру и ферментативную активность. Это предположение согласуется с данными литературы, показывающими, что при низкой концентрации кальция гормоны стимулируют активность аденилатциклазы (АЦ) и Ca^{2+} -АТФ-азы, а при высокой, наоборот, ингибируют [цит. по 137].

Таким образом, можно допустить, что конечным результатом в описанной цепи метаболических процессов, изменяющихся под действием гормонов является перераспределение кальция, влияющего на водопроницаемость мембран и активность связанной с водообменом Ca^{2+} -АТФ-азы.

Остановимся теперь на диффузионной проницаемости мембран. Как уже говорилось, она отличается от осмотической проницаемости тем, что характеризует сопротивление мембран диффузионному (не направленному поступательному тепловому) движению молекул воды. Изменения осмотической и диффузионной проницаемости, вызываемые одним и тем же воздействием, могут не совпадать. Соотношение осмотической ($P_{\text{осм.}}$) и диффузионной ($P_{\text{дифф.}}$) проницаемости мембран рассмотрено Г.А. Великановым [цит. по 137]. Он допускает, что причиной несоответствия этих величин являются водные поры мембран. На диффузионный поток воды через пору может накладываться течение воды, обусловленное разностью гидростатических давлений, которая вызывается градиентом парциальных химических потенциалов воды. Поэтому может возникать несоответствие коэффициентов проницаемости, измеренных в присутствии градиента химического потенциала воды и при отсутствии его. Но вместе с тем в литературе описываются и случаи совпадения (по направленности изменений) осмотической и диффузионной проницаемости. Дж. Шонер (Schonher, 1976) исследуя зависимость этих видов проницаемости клеток эпидермиса *Citrus aurantium* от величины рН, нашел, что в пределах рН от 3 до 9 происходит сильное изменение той и другой, при чем отношение $P_{\text{осм.}}/P_{\text{дифф.}}$ остается почти постоянным (около 2,6).

Опытах Л.Г. Емельянова и др. [цит. по 137] не наблюдалось полного совпадения изменений $P_{\text{осм}}$ и $P_{\text{дифф.}}$ (табл. 37).

Осмотическая и диффузионная проницаемости мембран клеток листьев ячменя при различных режимах водообеспечения растений [цит. по 137]

Варианты	Количество транспортируемой воды, % от веса сырого вещества		Время решеточной релаксации (T_1), мс
	в клетки	из клеток	
Контроль	8,8	2,92	390
Умеренная засуха	1,98	1,50	440
Контроль	–	–	510
Затопление (7 суток)	7,85	8,45	620

Время спин-решеточной релаксации воды (T_1) может служить обратным показателем диффузионной проницаемости мембран.

Следовательно, при умеренной засухе изменения диффузионной проницаемости по направлению совпадает с изменениями осмотической проницаемости для входа воды: уменьшается. При затоплении корней растения изменения диффузионной проницаемости совпадают с изменениями осмотической проницаемости для входа воды в клетки и становятся противоположными по отношению к изменениям проницаемости для выхода воды.

Поскольку диффузионная проницаемость характеризует сопротивление мембран для теплового трансляционного движения воды, а это движение исследуется методом ЯМР, то и для характеристики диффузионной проницаемости используются параметры, полученные при помощи этого метода. Первым параметром была величина эффективного коэффициента диффузии воды ($D_{эфф.}$), характеризующая среднюю скорость дальнего пробега молекулы воды. Увеличение времени наблюдения за пробегом молекулы воды позволяет проследить путь ее через ряд клеток, причем ее движение будет тормозиться барьерами, среди которых главную роль играют клеточные мембраны. Степень торможения будет зависеть от количества и проницаемости этих мембран. В этом случае скорость самодиффузии молекул воды будет характеризоваться величиной эффективности коэффициента диффузии ($D_{эфф.}$) включающей влияние всех препятствий. При сопоставлении однородных объектов, когда можно предполагать, что при постоянном времени наблюдения молекулы воды встречаются одинаковое количество барьеров (мембран), степень торможения будет зависеть в основном от проницаемости мембран, и величина $D_{эфф.}$ может харак-

теризовать изменения этой проницаемости. Но это правильно лишь в том случае, если межклеточный транспорт воды осуществляется только через мембраны. До последнего времени физиологи растений не предавали большого значения другому пути транспорта воды – через плазмодесмы (по симпласту). Плазмодесмы по строению напоминают узкие трубочки диаметром от 20 до 100 нм. При помощи электронной микроскопии показано, что в каждой плазмодесме, по-видимому, имеется канал, называемый десмотрубочкой, по которому может совершаться передвижение веществ из одной клетки в другую, минуя мембраны. По мнению некоторых исследователей десмотрубочки представляют собой модификацию эндоплазматического ретикулума, поскольку они составляют единое целое с эндоплазматическим ретикулумом тех клеток, которые они связывают. Другие авторы считают, что десмотрубочки по строению напоминают клеточные структуры, называемые микротрубочками. Плазмодесмы связывают между собой большую часть клеток высших растений. Количество их сильно варьирует. Иногда для разных стенок одной и той же клетки оно меняется от одного до 50 млн 1 мм^2 клеточной поверхности. Долгое время считалось, что малая суммарная площадь плазмодесмы (около 1% поверхности плазмалеммы) ограничивает возможности передвижения воды этим путем. Но исследования последних лет [13; 14], показали, что на долю плазмалеммы приходится значительная часть общего транспорта воды. В таком случае величины $D_{\text{эфф.}}$, характеризующая суммарную диффузию воды (через мембраны и по плазмодесмам) не может служить характеристикой одного из них (транспорта через мембрану). Времена релаксации находятся в прямой зависимости от подвижности молекул в изучаемой системе (в нашем случае от подвижности молекул воды). Но на них влияют и другие факторы: скорость обмена между свободной и связанной водой и протонного обмена между водой и группами OH, NH, SH не водных компонентов клетки. Упомянутыми работами А.В. Анисимова, А.С. Еварестова, И.Ф. Ионенко показано зависимость времен релаксации от быстроты обмена внутриклеточной и межклеточной воды, которая, в свою очередь зависит от проницаемости мембран (плазмалеммы). Чем больше проницаемость плазмалеммы, тем быстрее обмен внутриклеточной воды с внеклеточной, т. е. тем меньше время релаксации. Следовательно, время релаксации может служить обратным показателем диффузионной проницаемости мембран (плазмалеммы). Это подтверждено опытами с мембраноактивными соединениями, увеличивающих проницаемость плазмалеммы (пипольфен, нистатин) и уменьшающими ее (CaCl_2 , гадолиний).

Переходим к вопросу о путях межклеточного транспорта воды. Как уже говорилось, он может совершаться через мембраны (трансмембранный транспорт) и по плазмодесмам (симпластный транспорт). До последнего времени их разграничению препятствовало отсутствие надежного методического подхода и ставшее традиционным представление о незначительности симпластного транспорта из-за малой суммарной площади плазмодесмы (около 1 % поверхности плазмалеммы). Поэтому перед современными исследователями стояли две задачи: найти методику, позволяющую разграничить два пути транспорта. Обе задачи были решены при помощи метода ЯМР с импульсным градиентом магнитного поля [13; 14].

Решение первой задачи основывалось на следующем соображении: если эффективный коэффициент самодиффузии воды в ткани ($D_{эфф.}$) характеризует оба пути транспорта воды, то для характеристики с его помощью только симпластного транспорта нужно исключить транспорт через мембраны. Такая возможность была найдена при использовании так называемого парамагнитного допинга, т. е. внедрения в свободное пространство клеток парамагнитных ионов (ПМИ) с высокой релаксационной способностью (например, Mn^{2+}). В таком случае молекулы воды, выходя через плазмалемму в свободное пространство, становятся «невидимыми» с точки зрения сигнала ЯМР из-за быстрой их реакции с ПМИ [цит. по 137]. Так в опытах с корнями пшеницы с применением $MnCl_2$ в качестве ПМИ T_2 воды внутри клетки = 70 мс, вне клетки = 5,6 мс. Соответствующие величины для эритроцитов: 14 мс и 1,2 мс. Таким образом исключается только трансмембранный транспорт, т.к. диффундирующие по плазмодесмам молекулы воды не контактируют с ПМИ.

Для решения второй задачи нужно было прежде всего показать, что для транспорта воды суммарная площадь плазмалеммы не так мала. Приведенная величина: около 1 % поверхности плазмалеммы является усредненной и может сильно варьировать. Например, для тканей листа *Fragaria* она колеблется от 0,05 до 13,3 % [цит. по 71]. Но суммарную площадь плазмодесм следует сравнить не с общей поверхностью плазмалеммы, а с суммарной площадью водных пор в ней. Поскольку эта площадь точно неизвестна, в плазмалемме создавались дополнительные поры при помощи полиенового антибиотика нистатина, который, комплексируясь со стеринами, формирует мембранах сквозные долгоживущие поры радиусом 0,4 нм. Величина $D_{эфф.}$ после этого увеличивалась вдвое, что свидетельствует об уселении трансмембранного транспорта воды за счет образования новых пор. Суммарную площадь новых пор можно вычислить по уравнению [цит. по 137].

$$A = p \cdot l / D_n$$

где A – площадь пор на 1 см^2 поверхности мембран

p – коэффициент диффузионной проницаемости мембран

l – толщина мембраны

D_n – коэффициент диффузии воды в поре

Величина P связана с $D_{\text{эфф.}}$ соотношением:

$$1/D_{\text{эфф.}} = 1/D_0 - 1/p \cdot a$$

где D_0 – коэффициент самодиффузии воды между мембранами

a – расстояние между мембранами

Форма клетки условно принята за параллелепипед со сторонами $50 \times 50 \times 250$ мкм. За площадь плазмалеммы (S), контролирующую наблюдаемый водообмен, принята площадь двух противоположных боковых стенок, равная $25 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2$. Если допустить, что коэффициент диффузии воды в порах такой же, как в свободной воде ($2,4 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2/\text{с}$) и принять толщину плазмалеммы за $100 \cdot 10^{-8} \text{ см}$, то искомая величина A (площадь пор, образованных нистатином) будет равна $21,6 \cdot 10^{-6} \text{ см}^2$, что составляет $0,002 \%$ всей поверхности плазмалеммы. Однако принимая во внимание, что диффузия воды в узких порах происходит медленнее, чем в объемной воде и допуская (с явным преувеличением) что замедление достигает 100 раз, найденную величину A нужно увеличить в 100 раз. Тогда она составит $0,2 \%$ поверхности плазмалеммы, т. е. будет в 5 раз меньше средней суммарной площади плазмодесмы (1%). Но за счет этого увеличения числа пор транспорт воды увеличился вдвое ($D_{\text{эфф. контр.}} = 0,2 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2/\text{сек}$, $D_{\text{эфф. опытн.}} = 0,4 \cdot 10^{-5} \text{ см}^2/\text{сек}$). Следовательно, можно утверждать, что транспорт воды по плазмодесмам (симпластный) количественно соизмерим с транспортом через мембраны (трансмембранный), а может быть и превосходит его.

Методически разграничение двух путей межклеточного транспорта воды возможно путем уже упоминавшегося исключения трансмембранного транспорта в эксперименте ЯМР при помощи парамагнитного допинга. В таком случае наблюдаемая величина $D_{\text{эфф.}}$ будет характеризовать только симпластный транспорт.

Изменения трансмембранного и симпластного транспорта могут различаться по направленности. А.А. Анисимов и др. [цит. по 137] показали, что при действии пониженных температур в листьях огурцов происходит укорочение времен релаксации воды, что указывает на увеличение проницаемости мембран, а $D_{\text{эфф.}}$ уменьшается, что свидетельствует о сокращении суммарного транспорта воды. Такая ситуация может возникнуть лишь в случае сильного снижения симпластного транспорта, перевешивающего усиление трансмем-

бранного транспорта за счет увеличения проницаемости мембран. Авторы предполагают, что сильное снижение симпластного транспорта ведет к автономизации водообмена клеток, способствующей повышению их устойчивости против низких температур.

Опыты с применением АТФ и ДНФ показали, энергозависимость симпластного транспорта, что заставляет отнести его к активному транспорту воды.

Внутриклеточный водообмен

Внутриклеточный водообмен является наименее изученным разделом водообмена растений. Из числа компартментов клетки более изучен водообмен хлоропластов, что определяется значением их в процессе фотосинтеза, а также более крупными размерами и большим количеством в клетках ассимиляционной ткани.

Согласно данным литературы, суммарный объем хлоропластов может составлять до 35 % объема цитоплазмы, тогда как суммарный объем митохондрий и ядра лишь около 3–5 % [152].

Дж. Кирк [цит. по 137] пишет: «Ботаникам давно известно, что пластиды автономны: они взаимодействуют с остальной частью клетки, но в большей степени независимы от нее, при этом цитоплазма является внутренней средой, в которой пластиды растут и размножаются, и передаются от одного поколения растения к следующему».

С этим согласуется известная автономность водообмена хлоропластов, связанная с их возможностью регулировать этот водообмен. Еще в 1938 г. А.Н. Данилов высказал мнение, что хлоропласты способны изменять свою оводненность и показал, что при увеличении до определенного предела водного дефицита листьев они набухают, поглощая воду. С этим он связывает изменения интенсивности фотосинтеза при изменениях водного режима ассимиляционной ткани [82].

Указания на способность хлоропластов регулировать свой водообмен получены Н.Г. Васильевой и З.С. Буркиной [цит. по 137]. Они показали, что при прогрессирующем обезвоживании листа хлоропласты теряют меньше воды, чем другие части клетки.

Более изучен водообмен изолированных хлоропластов, выделяемых в среде с той же активностью воды, которая была в интактных клетках, или же с немного пониженной. Такие условия выделения должны обеспечивать минимальные нарушения водного режима хлоропластов при их выделении.

Хлоропласты отличаются от клеток в целом не только общей оводненностью, но и сосущей силой (табл. 38). В этом случае хлоропласты выделялись в среду с той же активностью воды, которая была в интактных клетках (т. е. осмотическое давление среды выделения равно сосущей силе клеток).

Таблица 38

**Оводненность и сосущая сила листьев
и изолированность хлоропластов бобов [56]**

Варианты	Оводненность г/г сухого вещества		Сосущая сила МПа	
	листьев	хлоропластов	листьев	хлоропластов
Контроль	6,6	3,9	0,84	–
Умеренная засуха	5,0	3,8	1,46	1,07
Контроль	3,6	3,7	0,42	1,02
Умеренная засуха	5,4	3,7	1,22	1,14
Контроль	9,7	2,7	0,44	0,93
Умеренная засуха	5,8	3,1	1,00	1,08
Контроль	8,1	2,4	0,63	0,80
Сильная засуха	4,2	1,9	1,47	1,48

Осаждения хлоропластов производилось путем центрифугирования суспензии их в среде выделения (5 мин при 5000 оборотов). Сосущая сила хлоропластов определялась аналогично сосущей силе клеток.

Данные таблицы 38 показывают, что оводненность хлоропластов была ниже оводненности листьев в контрольном варианте на 2,7–7,0 г/г сухого вещества, при засухе на 1,2–2,7 г/г сухого вещества. Под влиянием умеренной засухи оводненность листьев сильно снижается (на 1,6–3,9 г/г сухого вещества), а оводненность хлоропластов практически не меняется и лишь при сильной засухе начинает уменьшаться.

Сосущая сила хлоропластов контрольных растений выше сосущей силы листьев. Следовательно, активность воды в них ниже. При умеренной засухе сосущая сила хлоропластов немного повышается, а при сильной засухе (когда хлоропласты начинают терять воду) повышается почти вдвое по сравнению с контролем. Почти неизменная оводненность и малые изменения сосущей силы хлоропластов при умеренной засухе говорит о большей стабильности водообмена хлоропластов, что согласуется с данными Н.Г. Васильевой и З.С. Буркиной [цит. по 137].

В.М. Иванченко [83] сравнивает результаты выделения хлоропластов в искусственно составленную среду выделения и в клеточный сок тех же листьев (рис. 31).

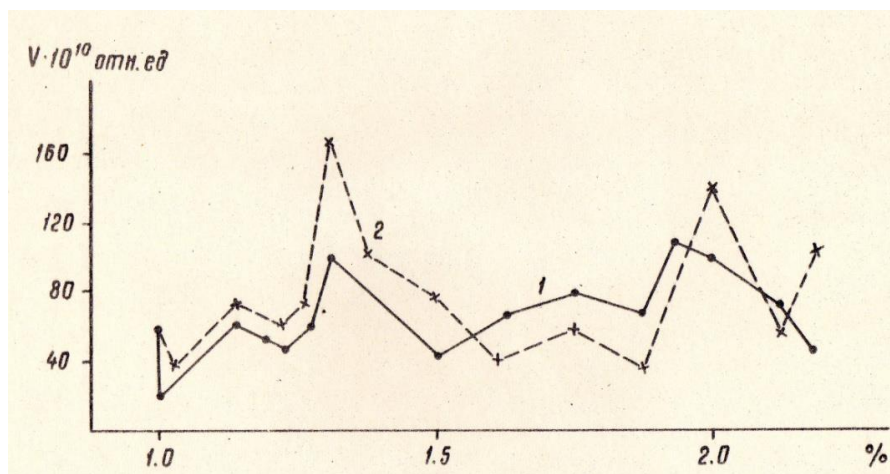


Рис. 31. Объем хлоропластов овса при разном водном дефиците ассимиляционной ткани [83]
1 – в клеточном соке, 2 – в среде выделения

Несмотря на сходство характера изменения объема хлоропластов в обоих случаях, Иванченко отмечает, что различия в объеме могут достигать значительных величин. Он предполагает, что объем хлоропластов, выделенных в клеточный сок, наиболее близок к объему хлоропластов *in vivo*, поскольку состав и концентрация клеточного сока наиболее близки к наблюдаемым в живой клетке. Это предположение быть верно в отношении клетки в целом, но если допустить активную секрецию воды из протоплазмы в вакуоль, о чем говорилось выше, то активность воды в протоплазме и вакуолярном соке может различаться. В таком случае выделенные из протоплазмы в клеточный сок хлоропласты должны оказаться в измененных условиях.

Рисунок 31 подтверждает известную автономность водообмена хлоропластов по отношению к водообмену клеток. При прогрессирующем обезвоживании клеток ассимиляционной ткани объем хлоропластов, зависящий в первую очередь от содержания в них воды меняется по кривой колебательного характера. При водном дефиците листьев в 1 % наблюдается минимальный объем хлоропластов, но при дальнейшем нарастании дефицита он начинает увеличиваться и достигает первого максимума при дефиците около 1,3 %. Затем объем хлоропластов вновь уменьшается, достигая минимума при дефиците примерно, 1,5–1,6 % и 1,8 %. При дефиците около 1,9–2,0 % вновь наблюдается максимальный объем хлоропластов. Аналогичная картина наблюдается и в других опытах В.М. Иванченко, отличались только количественные показатели: максимум объема хлоропластов наблюдался при водном дефиците листа 2,5 %, ми-

нимум при 3,4–4,0 %, затем новое набухание. Эти наблюдения привели В.М. Иванченко [83] к выводу о способности хлоропластов к самостоятельному регулированию своей внутренней структуры. В это понятие входит и оводненность хлоропластов. Такой вывод вполне закономерен, не заставляет с еще большей осторожностью относиться к исследованиям изолированных хлоропластов, т. к. различие в 1–2 % водного дефицита листа может вести к существенным различиям состояния выделенных хлоропластов.

Несравненно более надежные результаты должно дать исследование водообмена хлоропластов *in vivo* (т. е. прямо в интактной клетке). Но при этом возникают методические трудности, связанные с необходимостью отделить воду хлоропластов от воды клетки в целом. В отношении оводненности хлоропластов это оказалось возможным при помощи быстрого обезвоживания листа и учета изменений объема хлоропластов при этом. Предполагается, что это изменение объема происходит за счет потери воды. Поэтому при количественном учете изменений объема можно рассчитать количество воды, находившееся в хлоропластах до обезвоживания листа [цит. по 137]. Детальные исследования водообмена хлоропластов *in vivo* выполнены Г.В. Рыбкиной [151; 152; 153]. Быстрое обезвоживание тканей листа достигалось применением сильно гипертонических растворов (например, 1–3 М раствор сорбита). Происходящее при этом изменение объема хлоропластов (за счет потери находившихся в них воды) учитывалось при помощи микрофотографирования. Изменения оводненности хлоропластов по ярусам листьев бобов показаны на рис. 32.

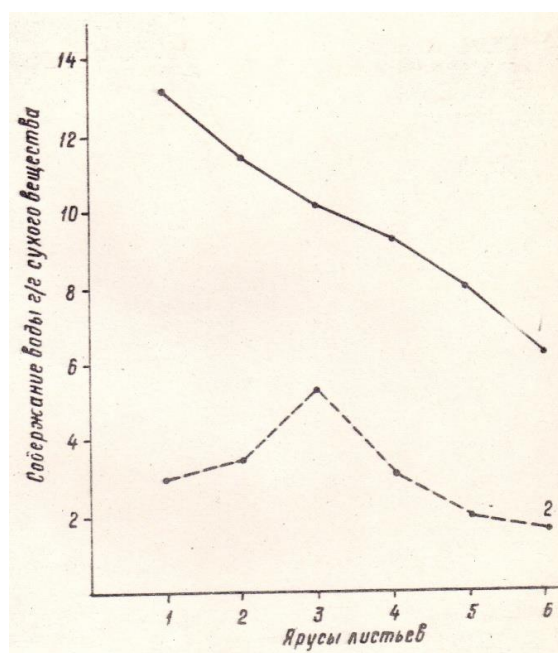


Рис. 32. Оводненность листьев и хлоропластов бобов по ярусам [цит. по 55]

1 – оводненность листьев, 2 – оводненность хлоропластов

В соответствии с законом Заленского при повышении яруса листьев увеличивается ксероморфность их структуры и уменьшается общая оводненность. Такое уменьшение оводненности листьев показывает и рис. 32. Но оводненность хлоропластов по мере повышения яруса листьев сначала увеличивается, достигает максимума в листьях 3-го яруса и лишь после этого начинает снижаться в соответствии со снижением оводненности листьев. Таким образом, и здесь подтверждается способность хлоропластов к самостоятельному регулированию их водообмена. Подтверждается также и отмеченная в исследованиях изолированных хлоропластов более низкая оводненность их по сравнению с листьями (табл. 38). Амплитуда изменений оводненности хлоропластов (по ярусам) меньше, чем у листьев, что подтверждается выводом о большой стабильности их водного режима.

Особый интерес представляют исследования водообмена хлоропластов *in vivo* при нарастающем обезвоживании листьев. В таблице 39 показаны результаты одного из таких опытов. Опытным объектам были листья валлиснерии, обезвоживание клеток осуществлялось осмотическим путем (в 1 М растворе сорбита). По мере увеличения водного дефицита клеток доля воды хлоропластов возрастает при потере клетками 26 % воды она увеличивается в 10 раз, а при потере 40 % достигает половины всего объема воды клеток. При умеренном обезвоживании (до 35 %) увеличивается не только доля, но и абсолютный объем воды, содержащийся в хлоропластах. Полученные результаты еще раз подтверждают способность хлоропластов к самостоятельному регулированию их водообмена. Вместе с тем они позволяют рассматривать хлоропласты в качестве запасного резервуара воды при умеренном обезвоживании клеток и в качестве основного местопребывания внутриклеточной воды при сильном обезвоживании клеток [цит. по 137].

Способность хлоропластов к набуханию при обезвоживании клеток может рассматриваться в качестве приспособительной реакции фотосинтетического аппарата к засухе [152].

Детальные исследования изменений водообмена хлоропластов в динамике при нарастающем обезвоживании клеток показали, что в них можно различать несколько фаз: 1) набухание 1 при малом и умеренном обезвоживании клетки; 2) обезвоживание 1 (или тенденция к нему) при увеличении потери воды клеткой; 3) набухание 2 при потере клеткой значительных количеств воды; 4) необратимое обезвоживание 2 при далеко зашедшем обезвоживании клетки. Эти результаты согласуются с упомянутыми данными В.М. Иванченко [83] о колебательном характере изменений оводненности хлоропластов (изолированных) при прогрессирующем обезвоживании ассимиляционной ткани (рис. 31).

В опытах Г.В. Рыбкиной первый этап набухания хлоропластов оказался энергозависимым, т. к. оно не происходило при разобщении окисления и фосфорилирования (т. е. при дефиците АТФ) и могло даже сменяться обезвоживанием. Следовательно, в этом случае можно говорить об активном транспорте воды в хлоропласты. Второе набухание оказалось независимым от энергетических процессов.

Таблица 39

**Изменение доли воды хлоропластов
в водном балансе клетки по мере ее обезвоживания [цит. по 137]**

Варианты	Время, мин	Содержание воды в клетке, % от веса сырого вещества	Доля воды хлоропластов, % от общего содержания в клетке	Суммарный объем воды хлоропластов в клетке, мкм ³
Контроль (вода)	–	96,66	2,96	1620
Сорбит, 1 М	1	70,19	28,61	1684
	5	64,84	40,93	1887
	10	61,95	42,67	1721
	15	56,37	50,74	1639
	20	57,61	28,61	–

Аналогичный характер изменений водообмена хлоропластов проростков озимой пшеницы наблюдается при осеннем закаливании растений (табл. 40).

Таблица 40

**Объем и оводненность хлоропластов озимой пшеницы
в процессе закаливания [цит. по 137]**

Фазы закаливания	Объем изолированных хлоропластов	Объемная доля осадка хлоропластов %%	Оводненность хлоропластов, объемные %%	Оводненность листьев %, от сырого вещества
До закаливания	28,6	27	77,4	88,7
1-ая фаза	27,2	29	76,1	86,8
2-ая фаза	41,2	38	84,5	81,0

Оводненность листьев снижается при прохождении закаливания во времени первой фазы немного, во время второй значительно. Объем и оводненность хлоропластов немного уменьшается на первой фазе и сильно возрастают на второй. Следовательно, опять проявляется их способность к регулированию своего водообмена. Набухание хлоропластов на второй фазе закаливания может иметь положительное значение в условиях оттока воды из клеток при переходе к отрицательным температурам.

Исследования при помощи метода спиновых зондов [цит. по 137] показали, что у прошедших осеннее закаливание растений (озимая пшеница) в мембранах хлоропластов ослабляются гидрофобные связи, что повышает эластичность мембран и увеличивает способность хлоропластов к объемным изменениям.

Механизмы набухания хлоропластов при обезвоживании клеток до сих пор невыяснены. Такое набухание не может объясняться градиентом парциального химического потенциала (активности воды, водного потенциала), т. к. при обезвоживании клетки активность воды в ней должна понижаться, а в набухающих хлоропластах, наоборот, повышаться. Следовательно, происходит активный транспорт воды (вопреки градиенту химического потенциала). Это доказано для первого набухания хлоропластов (энергозависимого). При действии отрицательных температур (вторая фаза закаливания озимых культур) можно предположить осмотическое поглощение воды хлоропластами, т. к. по данным литературы в этих условиях в растениях увеличивается количество сахаров, причем в хлоропластах оно возрастает в несколько раз больше, чем в цитоплазме [23]. Есть экспериментальные подтверждения роли сахаров, как регуляторов гран хлоропластов при отрицательных температурах [23].

В.М. Иванченко [82] рассматривая возможные физико-химические предпосылки изменения объема хлоропластов, отмечает следующее: 1) изменения проницаемости мембран, 2) наличие в хлоропластах осмотически – активного компартамента, 3) осмотическое давление белков хлоропластов, 4) равновесие Доннана, 5) давление сольватации, 6) электростатические взаимодействия, 7) набухание белков, 8) влияние катионов на белки.

Проницаемость мембран хлоропластов может, очевидно, оказать влияние на их набухание в том случае, если она различна для входа и выхода воды (как было показано для клеток). Тогда увеличение проницаемости для входа воды в хлоропласты и уменьшение проницаемости для выхода ее может способствовать набуханию хлоропластов, противоположные изменения – отбуханию их (т. е. потере воды). Против осмотической природы набухания говорят результаты многих опытов [23], показавшие необратимость набухания изолированных

хлоропластов при переносе их в гипертонические среды. Подавляющее большинство рассмотренных В.М. Иванченко предпосылок связано с изменениями свойств белков хлоропластов. Проведенные им исследования действия различных факторов (температуры, мембрано-активных веществ и др.) обнаружили ряд признаков, указывающих на возможность регуляции структуры и функций хлоропластов по кооперативному механизму.

Г.В. Рыбкина [152] основываясь на том, что в хлоропластах осуществляется синтез белков, нуклеиновых кислот, хлорофиллов и каротиноидов [33] и обнаружен весь набор ферментов пентозофосфатного цикла [цит. по 137] допускает наличие в них собственной энергетической базы для осуществления энерго зависимых синтезов и процессов, в том числе и энергозависимого транспорта ионов и воды (набухание 1).

Во втором (энергозависимом) набухании хлоропластов, по мнению Г.В. Рыбкиной [152], важную роль играет набухание белков. Это согласуется со следующими фактами: 1) способностью белков изменять свой объем при гидратации, 2) зависимостью степени гидратации от активности воды, 3) повышением адсорбирующей способности клеточных структур во второй фазе обезвоживания [69]. Обезвоживание сильно влияет на ультраструктуру хлоропластов. Первая реакция на обезвоживание проявляется в разбухании крайних тилакоидов, в дальнейшем разбухают все тилакоиды и происходит деструкция полисом и рибосом [цит. по 137], снижается количество гран на хлоропласт и тилакоидов на грану [160] при потере 15–17 % воды (листья фасоли) набухание тилакоидов гран и стромы приводит к патологическим изменениям – разрыву и слипанию мембран [102]. Нормальная ультраструктура хлоропластов при обезвоживании дольше сохраняется у предпосевно закаленных к засухе (по Генкелю) растений, чем у незакаленных [45] и связана с состоянием их хлорофилл-белкового комплекса [105].

Исследований состояния воды хлоропластов еще меньше, и они относятся лишь к изолированным хлоропластам. Раздельное исследование состояния воды в разных частях интактной клетки пока методически неосуществимо.

В отношении исследования состояния воды изолированных хлоропластов следует напомнить изучение их сосущей силы (табл. 38): показавшее, что активность воды хлоропластов ниже активности воды клетки в целом. Интересны исследования, проведенные методом, сканирующей микрокалориметрии [цит. по 71], показавшие, что при нарастающем водном дефиците клеток содержание гидратной воды в хлоропластах до некоторого предела увеличиваются вместе с оводненностью их, а затем снижается, причем наблюдается обратное соотно-

шение гидратации и микровязкости водной среды хлоропластов. Следует также упомянуть выполненные методом инфракрасной спектроскопии исследования А.В. Карякина и Г.А. Кривенцевой [цит. по 137] показавшие высокую энергию водородных связей в воде, взаимодействующей с некоторыми соединениями, участвующими в процессе фотосинтеза.

Менее изучен водообмен митохондрий. Одной из причин этого является малый их объем. Как уже говорилось, суммарный объем митохондрий и ядра клетки примерно в десять раз меньше суммарного объема хлоропластов.

Выше уже упоминалось, что митохондрии клеток животных могут служить местом сосредоточения избыточного количества ионов [122]. Л.Х. Гордон [71] показал, что в клетках растений митохондрии могут служить местом накопления воды при ингибировании Na^+ , K^+ – АТФазы плазмалеммы, что сопровождалось повышением водоудерживающей способности клеток.

В литературе есть ряд указаний на связь водообмена митохондрий с энергетическими процессами клетки. Установлено, что набухание митохондрий, вызванное поступлением в них воды, сопровождается нарушением сопряженности окисления с фосфорилированием [200]. Показано, что на каждую расщепленную молекулу АТФ из митохондрий выделяется несколько сотен молекул воды [200]. Первые попытки определения содержания воды в изолированных митохондриях относятся к клеткам животных. Определения внешней и внутренней воды суспензии митохондрий печени крыс, показали, что внутренняя вода составляет 73,5% веса митохондрий [цит. по 137].

Исследования оводненности митохондрий клеток растений начаты позднее. Это зависело от ряда причин: трудности выделения нативных митохондрий из растительных клеток, имеющих плотную оболочку, трудности отделения прямого эффекта действия внешнего фактора от косвенного влияния процедуры выделения, необходимостью доказательства соответствия состоянию митохондрий *in vitro* и *in vivo* [200].

Водообмен изолированных митохондрий при адаптации озимых культур (пшеницы) к низким температурам наиболее обстоятельно рассмотрен Л.П. Хохловой [199; 200].

В таблице 41 приведены результаты сравнительного изучения изменений оводненности узлов кущения озимой пшеницы и выделенных из них митохондрий в процессе осеннего заливания растений.

**Содержание общей, «внешней», «внутренней» воды митохондрий
и общей оводненности узлов кущения озимых пшениц
во время закаливания (% от веса сырого вещества) [цит. по 137]**

Время взятия проб	Сорт пшеницы	Митохондрии			Узлы кущения
		общая	«внеш- няя»	«внут- ренняя»	
Осенний рост 28/IX–1973, 10 °С	Безостая, 1	80,8	4,3	76,5	80,5
	Мироновская, 808	80,4	3,4	77,0	77,5
1-ая фаза закали- вания 28/X–1973, 1 °С	Безостая, 1	79,1	7,1	72,0	76,3
	Мироновская, 808	73,3	4,0	69,3	73,0
2-ая фаза закали- вания 23/XI–1973, 10 °С	Безостая, 1	75,5	1,3	74,2	73,6
	Мироновская, 808	79,9	2,9	77,0	72,6

В осадке выделенных митохондрий (как и в осадке хлоропластов) остается какое-то количество «внешней» воды (вернее, среды выделения), находящейся между митохондриями. Количество этой воды (с известными приближениями) можно определить при помощи метода диэлектрической спектроскопии (ДС) на сверхвысоких частотах (выше 10^8 гц), вследствие резкого различия величин действительной диэлектрической проницаемости (E^1) свободной и связанной воды (58 и 2,2). Для этого в суспензию митохондрий вводили полиэтиленгликоля (ПЭГ), который, благодаря большому молекулярному весу (4000–6000) не проникает через мембраны митохондрий, остается во внешней воде и связывает ее. В результате снижается величина ее действительной диэлектрической проницаемости. Сопоставляя диэлектрическую проницаемость митохондрий без ПЭГ и с введением его можно судить о количестве внешней воды. Внутренняя вода митохондрий находится по разности между общей оводненностью осадка и количеством внешней воды.

Общая оводненность узлов кущения снижается по мере прохождения фаз осеннего закаливания, а содержание воды митохондрий уменьшается в первой фазе закаливания и увеличивается (по сравнению с первой фазой) во второй. Следовательно, митохондрии, как и хлоропласты, способны регулировать свой водообмен. Благодаря этому, соотношение их оводненности с оводненностью

узлов кущения меняется, в фазе роста и первой фазе закаливания она меньше оводненности узлов кущения, во второй фазе закаливания, наоборот, больше.

Изменения оводненности митохондрий Л.П. Хохлова [199; 200] связывает с изменениями количества их неводных компонентов. Главными из них являются белки и фосфолипиды [123]. Изменения этих соединений по ходу закаливания пшеницы показаны на рис. 33.

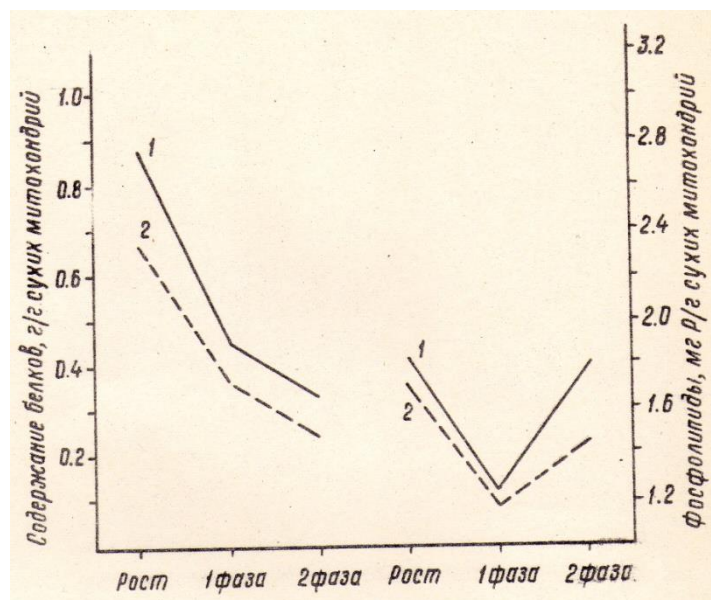


Рис. 33. Динамика содержания белков и фосфолипидов митохондрий узлов кущения озимой пшеницы [199]

А — белок, Б — фосфолипиды, 1 — Мироновская, 808, 2 — Безостая, 1

Количество белков в митохондриях понижается в течение всего осеннего закаливания растений, а количество фосфолипидов уменьшается в первой фазе закаливания и увеличивается во второй (по сравнению с первой). Таким образом, динамика фосфолипидов совпадает с динамикой оводненности митохондрий, что подтверждается высокими коэффициентами корреляции между этими величинами от +0,90 до +0,99. Поэтому Л.П. Хохлова предполагает, что причиной увеличения оводненности митохондрий во второй фазе закаливания является усиление упорядочивающего действия на структуру воды неполярных групп и радикалов путем образования кристаллогидратов или клатратных структур. Вместе с тем, накопление фосфолипидов в мембранах митохондрий должно снизить проницаемость их для воды, что также может способствовать задержанию воды в митохондриях и увеличению их оводненности. Снижение водопроницаемости мембран митохондрий во второй фазе закаливания подтверждено экспериментально снижением величины эффективного коэффициента диффузии воды ($D_{эфф}$). Выше говорилось, что при оценке межклеточного

транспорта воды $D_{эфф}$ характеризует суммарный водообмен: через мембраны и плазмалеммы и поэтому не может служить характеристикой одного из них. Обмен водой между изолированными митохондриями возможен лишь одним путем – через мембраны и поэтому $D_{эфф}$ может характеризовать его.

На основании этих соображений можно не только объяснить увеличение оводненности митохондрий на второй фазе закаливания, но и говорить об изменении состояния воды в них: увеличении упорядоченности структуры и снижении подвижности молекул. Это подтверждается определениями времени спин-споновой релаксации воды (T_2). Как уже говорилось выше, этот параметр находится в прямой зависимости от подвижности воды. В опытах Л.П. Хохловой [199] наблюдалось снижение величины T_2 по мере прохождения фаз закаливания, что автор расценивает как указание на снижение подвижности молекул воды и упрочение водной структуры. Кроме уже упомянутого усиления, «гидрофобной гидратации» (упорядочение структуры воды фосфолипидами), причины этого Л.П. Хохлова видит в непосредственном действии низкой температуры, торможении метаболической активности, увеличении числа и прочности водородных связей между водой и белком при наблюдающемся зимой смещении рН в щелочную сторону [171] в уменьшении подвижности полипептидных цепей белков вследствие предполагаемого образования из них трехмерной решетки геля в клетках и субклеточных структур в процессе закаливания.

Таким образом, при закаливании растений к низким температурам в изолированных митохондриях отмечаются двухфазные изменения оводненности, снижается молекулярная подвижность воды, наблюдается зависимость оводненности и состояния воды от накопления фосфолипидов. Повышение оводненности митохондрий во второй фазе закаливания на фоне снижения общей оводненности узлов кущения позволяет рассматривать митохондрии как запасной «резервуар» протоплазменной воды при действии отрицательных температур [199].

Следовательно, в этом отношении роль митохондрий при действии низких температур аналогична роли хлоропластов при обезвоживании клеток.

1.1.6. ВОДА И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ

Как уже говорилось, вода играет важную роль в жизни растений. Создавая непрерывную жидкую фазу в системе: почва-растение-атмосфера, она осуществляет взаимосвязь организма и среды обитания. Будучи универсальным растворителем, вода способствует поступлению питательных веществ из почвы

в растение, участию их в процессах метаболизма, переносу ассимилятов из листьев в другие органы растения. Вода определяет конформацию и функционирование молекул биополимеров, их агрегатов и биологических мембран. Благодаря наличию водородных связей собственной структуре, вода является важным структурным ингредиентом протоплазмы, взаимодействие которого с биологическими макромолекулами определяет многие свойства клетки. Поэтому и писал А. Сент-Дьердьи: «... нельзя говорить о белках и нуклеиновых кислотах или нуклеопротеидах и о воде так, как если бы это были две различные системы. Они образуют единую систему, которую нельзя разделить на компоненты без разрушения ее сущности» [цит. по 137].

Все сказанное не оставляет сомнений в отношении значения воды для физиологических процессов растения. Тем не менее, в курсах физиологии растений водный режим рассматривается обычно изолированно, без связи с метаболическими процессами. Вероятно, здесь сыграло роль укоренившееся представление о том, что воды в природе достаточно для обеспечения нормального хода физиологических процессов растений (исключая разве заведомо засушливые зоны). Тот же А. Сент-Дьердьи писал по этому поводу: «Биология забыла о воде, подобно тому, как может позабыть о ней глубоководная рыба». Но мы живем в условиях нарастающего дефицита пресной воды и потому современная наука о физиологии растений обязана уделять внимание водному режиму и влиянию его на физиологические процессы растений, определяющие их продуктивность.

Исследования роли воды в физиологических процессах растений были начаты с количества ее (фактора емкости). Изучение роли состояния воды (фактора напряжения) началось значительно позже, т.к. серьезные исследования свойств и структуры чистой воды в растворах были начаты лишь в 30–40 гг. нашего столетия. Другой причиной задержки были методические трудности исследования состояния воды сложных биологических объектов. Но для полной характеристики водного режима растений и связи его с физиологическими процессами недостаточно одних показателей емкости, нужны еще показатели напряжения. Показатель (или фактор) напряжения водного режима растения должен характеризовать участие воды в процессах перехода воды из одной фазы в другую (парообразование, замерзание), участие ее в процессах на поверхностях раздела в механических перемещениях и химических реакциях [2]. Таким показателем может служить парциальный химический потенциал воды и отражающие его понятия активности воды и водного потенциала. В эксперименте об этих параметрах судят по величине сосущей силы клеток, находящейся-

ся в обратном соотношении с ними. Но следует иметь в виду, что такое соотношение правильно лишь для случаев, когда на определение сосущей силы не влияют изменения проницаемости клеточных мембран.

Многие исследователи используют в качестве показателя напряжения водного режима растений соотношение количества «свободной» и «связанной» воды в них, причем под «свободной» понимают воду, отнятую гипертоническим раствором определенной концентрации или замерзающую при определенной температуре, под «связанной» – не отнятую или незамерзающую. Недостатком такой характеристики является условность разделения воды на свободную и связанную: при увеличении концентрации водоотнимающего раствора или понижении температуры замораживания количество «свободной» воды будет увеличиваться, а количество «связанной» уменьшается.

Более надежную характеристику показателя напряжения водного режима растений могли бы дать измерения интенсивности трансляционного (поступательного) движения молекул воды (методом ЯМР), вращательно-колебательного движения их (методом диэлектрической спектроскопии, ДС) и энергии водородных связей (методом инфракрасной спектроскопии, ИКС). Но эти методы требуют сложной аппаратуры. Кроме того, они разработаны для исследования простых систем (одно- или двухкомпонентных), а при исследовании таких сложных систем, как клетки, испытывают ряд влияний, зависящих не только от воды. Поэтому интерпретация результатов сильно осложняется и не всегда бывает достаточно надежной.

В физиологии растений фактор напряжения водного режима в общем виде получил название «состояние воды». Факторы емкости и напряжения взаимосвязаны. Например, увеличение общего количества воды в клетке (фактора емкости) ведет к возрастанию тургора и усилению давления растянутой оболочки клетки на протопласт. Повышение давления увеличивает активность воды (фактор напряжения). Другой пример: количество свободной или связанной воды представляет собой фактор емкости, а соотношение их может характеризовать состояние воды клеток, т. е. фактор напряжения.

Долгое время в физиологии растений существовало представление о том, что интенсивность физиологических процессов определяется количеством свободной воды, а от количества связанной зависит устойчивость растений к неблагоприятным условиям. Такое представление основывалось на том, что свободная вода, обладающая более высокой активностью (или водным потенциалом), должна быть лучшим растворителем, лучше участвовать в химических реакциях, легче перемещаться по растению и испаряться. Связанная вода, мо-

лекулы которой имеют сниженную подвижность, труднее испаряется и поэтому большее ее количество способствует меньшей потере воды при засухе и меньшему образованию льда при низких температурах.

Современные данные показывают, что это представление нуждается в некоторых коррективах. Оно полностью сохраняется для случаев появления свободной воды в низкооводненных объектах (семенах, пыльце). Так, для пыльцы традесканции методом ЯМР – спиновое эхо показано, что при отсутствии свободной воды (влажность 7–8 %) наблюдается низкий уровень метаболизма. При влажности около 15 % появляется свободная вода, обуславливающая конформационную подвижность макромолекулярных комплексов, оводненность мембранных структур, делающая доступными для утилизации запасные вещества, вследствие этого повышающая метаболизм пыльцы [71].

Но для высокооводненных объектов упрощенное представление о том, что любое увеличение количества свободной воды всегда повышает интенсивность физиологических процессов, а любое увеличение количества связанной воды повышает устойчивость (хотя и подавляет физиологические процессы, за счет сопутствующего уменьшения количества свободной воды) было бы неверным.

Задача состоит в том, чтобы найти такое состояние воды (т.е. соотношение свободной и связанной, активности воды, водного потенциала), которому будут соответствовать оптимальная интенсивность физиологических процессов при достаточно высоком уровне устойчивости растений. Это определяет наиболее высокую их продуктивность.

Из дальнейшего изложения станет ясно, что состояние воды не только определяет интенсивность физиологических процессов, но и само зависит от них. Поэтому правильнее говорить о взаимосвязи состояния воды и физиологических процессов растений.

Транспирация

Рассмотрение взаимосвязи состояния воды с физиологическими процессами растения начнем с транспирации, так как она является одним из параметров водного режима растения и связь ее с количеством и состоянием воды наиболее очевидна.

Транспирация зависит как от метеорологических условий, так и от морфолого-физиологических особенностей растения.

Зависимость транспирации от метеорологических условий определяется уравнением Стефана, характеризующим диффузию водяного пара через мелкие отверстия:

$$V = 4rK(p^0 - p^1)/P, \text{ где}$$

V – количество воды, испаряющееся с единицы поверхности;

r – радиус испаряющей поверхности (отверстия);

K – коэффициент диффузии (масса воды, диффундирующая в единицу времени через единицу площади отверстия);

p^0 – упругость пара, насыщающего воздух при температуре испаряющей поверхности;

p^1 – фактическая упругость пара в воздухе;

P – атмосферное давление.

Следовательно, интенсивность транспирации (V) пропорциональна дефициту насыщения воздуха водяными парами ($p^0 - p^1$) или дефициту давления диффузии (ДРД) по А. Крафтсу и др. [95], или сосущей силе воздуха по Б.А. Рубину [цит. по 137], т. е. величине, способной характеризовать активность воды (водный потенциал) в атмосфере.

Как уже упоминалось выше, передвижение воды в системе: почва-растение-атмосфера определяется тенденцией к выравниванию химического потенциала (или активности) воды в частях этой системы. В таком случае интенсивность транспирации должна зависеть от градиента активности (водного потенциала) воды в листе и в атмосферу. Но это не значит, что процесс должен происходить до выравнивания химических потенциалов воды в растении и атмосфере. В этом случае растение бы просто высохло. Это и происходит с пойкилогидровыми растениями: мхами, лишайниками, грабами. Высшие растения (гомогидровые) в процессе эволюции приобрели ряд приспособлений, способствующих прекращению транспирации и сохранению необходимого уровня оводненности. Среди них способный закрываться устьичный аппарат, эпидермис с кутикулой, способность регулировать проницаемость клеточных мембран, связывание воды, снижение проводимости клеточных стенок при обезвоживании. Тем не менее, все факторы, увеличивающие градиент активности воды между атмосферой и растением, усиливают транспирацию, а факторы, уменьшающие его – ослабляют транспирацию. Этот градиент в значительно большей степени зависит от изменений дефицита давления диффузии (ДРД) или активности воды в атмосфере, чем от изменений активности воды в клетках листьев. Это становится ясным из сопоставлений величин ДРД атмосферы (табл. 42) и сосущей силы листьев.

При изменении влажности воздуха от 96 % до 70 % ДРД увеличивается более, чем на 40 МПа, сосущая сила клеток листьев мезофитов обычно не превышает 1–1,5 МПа. Следовательно, абсолютные значения ДРД атмосферы и их изменения в десятки раз превосходят величины и возможные изменения сосущей силы листьев (S). Поскольку ДРД и S являются обратными показателями активности воды (или водного потенциала), то можно сказать, что активность воды в атмосфере (исключая случаи приближения к 100 % влажности) в десятки раз ниже активности воды клеток листьев.

Экспериментальные данные, полученные при изучении суточной динамики водного режима листьев пшеницы [цит. по 137] подтверждают тесную зависимость интенсивности транспирации (ИТ) от метеорологических условий. Коэффициенты корреляции (r) между ИТ и относительной влажностью воздуха составляют – 0,71; -0,96, между ИТ и температурой воздуха +0,83; +0,97. Корреляция между ИТ и содержанием свободной воды в листьях при этом отрицательная (r от -0,68 до -0,97). Следовательно, в течение двух суток, когда изменения метеорологических факторов были сильными, ИТ зависела от хода относительной влажности и температуры воздуха, а изменения свободной воды (наиболее активной и легко испаряемой) были следствием изменений ИТ.

Таблица 42

Зависимость дефицита давления диффузии (ДРД) атмосферной влаги от величины относительной влажности при 20°С [95]

Относительная влажность воздуха, %	ДРД, МПа
100	0
99	1,3
98	2,7
97	4,1
96	5,4
94	8,2
92	11,1
90	14,0
80	29,7
70	47,5
60	68,0
50	92,3
40	122,1

Аналогичная зависимость ИТ от метеорологических условий установлена при изучении сезонной динамики водного режима листьев картофеля [цит. по 137].

Но в других условиях, когда метеорологические факторы остаются достаточно постоянными (например, при единовременном сравнении ИТ растений разных вариантов опыта) выявляется зависимость ИТ от количества и состояния воды в растениях [5; 136; 139].

В таблице 43 показана зависимость ИТ от различной влажности почвы (а следовательно, и от разной оводненности листьев).

Таблица 43

**Ход транспирации у яровой пшеницы
в связи с различной влажностью почвы, в г/на сосуд [139]**

	Без полива				Полив			
	часы наблюдения							
	7–10	10–13	13–16	16–19	7–10	10–13	13–16	16–19
Начало стеблевания	1,0	13,0	18,0	1,6	3,0	17,0	20,4	10,0
Трубкавание	2,0	5,0	3,0	0,2	8,0	19,0	27,6	10,0
Колошение	9,0	17,0	12,0	6,0	10,0	20,0	19,0	8,0
Цветение	4,0	7,2	7,0	4,0	14,8	20,0	23,0	12,0

Интенсивность транспирации поливных растений во всех фазах развития и во все часы дня была значительно выше, чем у неполивных. Поскольку напряженность метеорологических условий для обоих вариантов опыта была одинаковой, это различие может объясняться только более высоким содержанием воды в листьях поливных растений.

Ход интенсивности транспирации листьев яровой пшеницы при одинаковых метеорологических условиях показывает рис. 34.

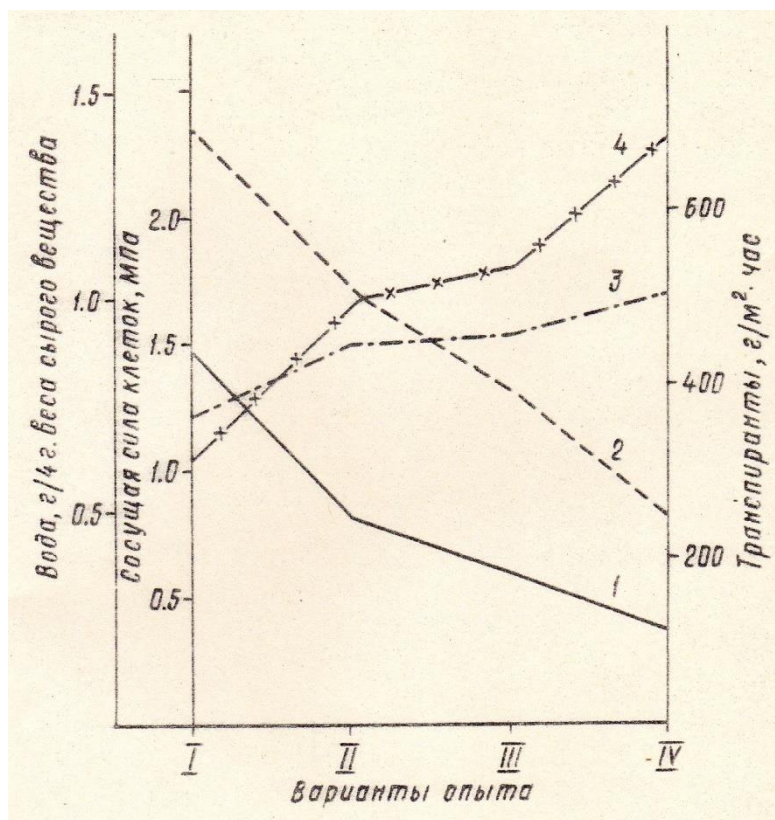


Рис. 34. Интенсивность транспирации и состояние воды в листьях пшеницы [цит. по 137]:

1 — интенсивность транспирации, 2 — свободная вода, 3 — сосущая сила клеток, 4 — связанная вода

В этом случае наблюдается тесная положительная корреляция ИТ с содержанием свободной воды ($r = -0,98$) и отрицательная — с содержанием связанной воды ($r = -0,95$). Наблюдалась также тесная отрицательная корреляция ИТ с сосущей силой клеток ($r = -0,97$). Поскольку сосущая сила служит обратным показателем активности воды (или водного потенциала), то отрицательная корреляция с сосущей силой говорит о положительной зависимости ИТ от активности воды. Это понятно, поскольку одной из характеристик активности воды является ее способность к изменению агрегатного состояния (испарению, замерзанию).

Положительная зависимость ИТ от подвижности молекул воды (также одной из характеристик активности ее) показана экспериментальными данными, полученными при помощи современных методов. Методом ЯМР — спиновое эхо показана положительная зависимость ИТ листьев томатов от коэффициента самодиффузии воды (характеризующего интенсивность трансляционного движения ее молекул [цит. по 137]). Методом ДС показана такая же зависимость ИТ от интенсивности вращательно-колебательного движения молекул воды, характеризуемого действительной диэлектрической проницаемостью [136].

Следует добавить, что зависимость ИТ от состояния воды листьев наблюдается не только при постоянных метеорологических условиях, но и при небольших изменениях их. В уже упоминавшихся исследованиях суточной динамики водного режима листьев яровой пшеницы [цит. по 137] в ночное время (от 22 до 4 ч.) относительная влажность воздуха менялась в пределах 5–17 % температура на 1–5 °С и наблюдалась положительная корреляция ИТ с содержанием свободной воды в листьях (r от +0,68 до +0,98). Днем же или при учете суточных изменений в целом она превращалась в отрицательную.

Транспирация играет важную роль в энергетическом балансе листьев растений. Растения поглощают до 80–90 % падающего на них видимого света [[цит. по 137]. За счет прямого и рассеянного света верхняя поверхность листьев получает около 5,86 Дж/см² мин. Около 20 % лучей, отражающихся от поверхности земли, добавляются нижней поверхности листьев около 1,47 Дж/см² мин. К этому еще добавляется энергия инфракрасных лучей, составляющая до 2,10–2,51 Дж/см² мин. Таким образом, в сумме лист получает до 9,54 Дж/см² мин. [174]. Лишь 2–3 % всей радиации расходуется на фотосинтез. Больше половины получаемой энергии растение теряет, излучая ее в окружающую среду (поток конвективного теплообмена, молекулярной теплопроводности, длинноволнового излучения). Но и оставшегося количества поглощенной энергии достаточно для перегрева листьев. Этому препятствует затрата энергии на переход воды из жидкого состояния в парообразное. Скрытая теплота испарения воды составляет 2512 Дж/г. Согласно данным Д. Гейтса [цит. по 137], для установления энергетического равновесия лист должен терять в процессе транспирации не менее 29 % поступающей энергии. Поэтому распространено мнение, что транспирация является единственным процессом, предохраняющим листья растений от перегрева.

Однако в литературе есть данные, показывающие, что такое мнение нуждается в коррективах. А.А. Шахов [цит. по 137] отмечает недостаточную исследованность этого вопроса и ссылается на обстоятельное рассмотрение вопроса о зависимости температуры листа от лучистой энергии и транспирации, выполненное А. Ансари и В. Лумисом [цит. по 137] и показавшее, что связь между температурой листа и воздуха не зависит от транспирации. По данным этих авторов, температура листьев регулируется, прежде всего температурой воздуха, облучением, движением воздуха и толщиной листа. Транспирация, по мнению Ансари и Лумиса, является второстепенным фактором, и влияние ее часто бывает незначительным. В собственных опытах А.А. Шахова [цит. по 137] влияние транспирации на температуру листьев оказалось менее значительным, чем ожидалось.

Детальное исследование влияния интенсивности транспирации на температуру листьев четырех культур: кукурузы, проса, гречихи и пшеницы в различных условиях опыта выполнено Е.С. Ткачук [186]. В опытах учитывалась интенсивность транспирации и температурные градиенты «лист-воздух», «корень-лист», «почва-воздух». В первом опыте растения выращивались в теплице, во втором в вегетационном домике при более высокой инсоляции, в третьем в полевых условиях при более высокой относительной влажности воздуха (55 %).

Результаты приведены в таблице 44.

Таблица 44

Транспирация и температурный режим растений [186]

Культура	Транспирация, мг/дм ² /ч	Температура, °С			Температурный градиент	
		воздуха	листа	корня	лист-воздух	корень-лист
Опыт 1						
Кукуруза	9,15	25,0	24,02	23,50	-0,98	-0,52
Просо	13,40	25,0	24,10	23,72	-0,90	-0,42
Гречиха	32,77	25,1	24,15	23,70	-0,95	-0,45
Пшеница	44,64	24,9	24,00	23,80	-0,90	-0,20
Опыт 2						
Кукуруза	14,14	28,1	28,17	31,66	+0,07	+13,49
Просо	16,62	28,0	28,63	31,73	+0,03	+3,13
Гречиха	20,02	28,5	28,52	31,72	+0,02	+3,20
Пшеница	34,21	28,4	28,47	31,83	-0,07	+3,36
Опыт 3						
Кукуруза	1,87	28,40	28,08	27,26	-0,82	-0,72
Гречиха	5,45	28,46	27,83	27,20	-0,63	-0,63
Пшеница	6,31	28,40	27,90	27,20	-0,70	-0,70

В первом опыте температурные градиенты «лист-воздух» и «корень-лист» у всех культур были отрицательными (т.е. температуры располагались в последовательности: воздух > лист > корень). Величины градиентов «лист-воздух» для всех культур были близкими (от 0,90 до 0,98), несмотря на сильное различие ИТ (у пшеницы в 5 раз больше, чем у кукурузы).

Во втором опыте (при большей инсоляции) ИТ увеличилось у кукурузы и проса и, наоборот, уменьшилась у гречихи и пшеницы. Несмотря на противоположные изменения ИТ, градиенты «лист-воздух» остались близкими у всех культур (от -0,07 до +0,07), но величина их уменьшилась. В большинстве случаев они приобрели положительный знак. Сильно увеличились и также стали положительными градиенты «корень-лист». Следовательно, порядок хода температур изменялся по схеме корень > лист ≥ воздух.

В третьем опыте вследствие увеличения относительной влажности воздуха ИТ сильно уменьшилась (в 3–7,5 раз по сравнению со вторым опытом), но все градиенты вновь приобрели отрицательный знак, и температура расположилась в том же порядке, что и в первом опыте: воздух > лист > корень.

Таким образом, несмотря на различие ИТ у разных культур и в разных условиях опыта, температура листьев во всех условиях примерно соответствовала температуре воздуха (градиент «лист-воздух» изменялся в пределах от -0,98 до +0,07°C). Отсюда следует, что изменения ИТ не имели решающего значения для температуры листьев. Е.С. Ткачук приходит к выводу, что резкие различия между растениями по интенсивности транспирации не оказывают столь существенного влияния на температуру листьев, как предполагали раньше.

Отрицательная корреляция между ИТ и температурой листа, показывающая, что транспирация является важным фактором снижения температуры листа, наблюдалась в опытах Ткачук лишь в дополуденное время при солнечной погоде (r от -0,63 до -0,85). Во второй половине дня при высокой инсоляции наблюдалась, наоборот, положительная корреляция, показывающая, что в этом случае транспирация является следствием нагрева листа. В пасмурную погоду наблюдалась лишь незначительная отрицательная корреляция. Таким образом, результаты, полученные Т.С. Ткачук, заставляют осторожнее относиться к роли транспирации в регулировании температуры листьев. Эти результаты показывают, «что отрицательная зависимость между транспирацией и температурой листьев наблюдается чаще всего в опытах с различной влажностью почвы и отсутствует при сравнительном изучении ее у растений различных экологических групп...».

Рост

Недостаток воды сильно отражается на ростовых процессах растения. Это показывают данные табл. 45.

Влияние почвенной засухи на рост листьев пшеницы [цит. по 137]

Варианты	Размеры листьев	Ярусы листьев (считая снизу)					
		2	3	4	5	6	7
Контроль: влажность почвы 70 % от полной влагоемкости	длина, см	19,7	22,3	23,8	25,4	24,6	20,1
	площадь, см ²	4,7	9,0	11,4	15,3	17,2	15,2
Засуха: завядание в фазе двух листьев	длина, см	18,7	16,8	11,4	5,4	4,2	5,3
	площадь, см ²	3,3	5,3	4,2	2,2	1,7	2,1

Обезвоживание в фазе двух листьев вызвало уменьшение длины и площади всех листьев, рост которых к этому времени еще не был завершен. Наиболее был подавлен рост листьев верхних ярусов (5, 6, 7), длина которых оказалась меньше контроля в 4–6 раз, а площадь в 7–10 раз. Во время действия засухи эти листья были в эмбриональном состоянии. Следовательно, обезвоживание особенно сильно действует на меристематические ткани, вызывая глубокие нарушения протоплазматических структур. Сильное влияние обезвоживания на эмбриональные ткани подчеркивается Д.А. Сабининым [156], который связывает его с нарушением синтеза нуклеиновых кислот.

На рисунке 35 показана связь роста яровой пшеницы с некоторыми показателями ее водного режима. Для листьев 4-го и 6-го ярусов наблюдается положительная корреляция с общей оводненностью ($r = +0,88$ и $+0,84$). Положительная связь с отношением свободной воды к связанной наблюдается только для листьев 6-го яруса, и то менее тесная, чем с общей оводненностью ($r = +0,63$). Для листьев 4-го яруса она отсутствует ($r = -0,12$). Следовательно, на рост листьев сильнее влияет общая оводненность, чем состояние воды.

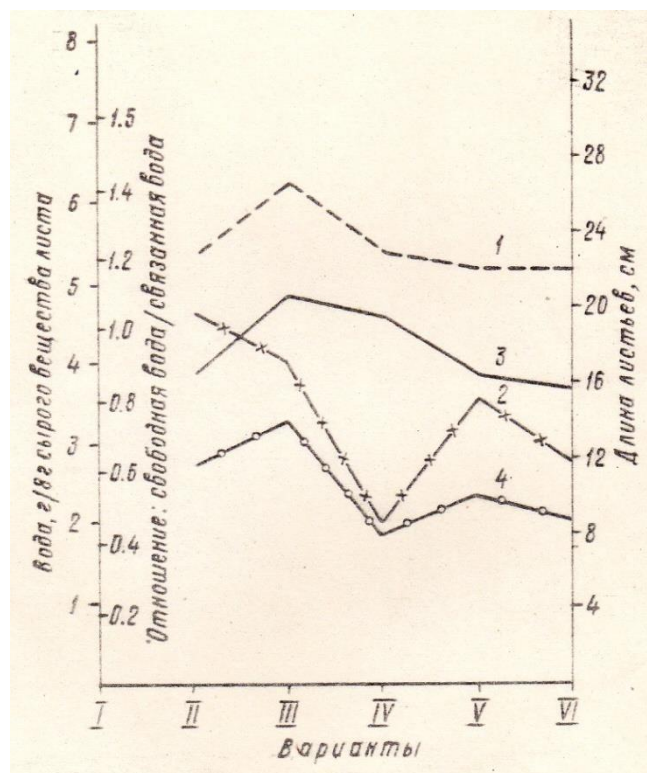


Рис. 35. Зависимость роста листьев пшеницы от общей оводненности и состояния воды в них [3]: 1 – общее содержание воды, 2 – отношение свободная/связанная вода, 3 – длина листьев 4-го яруса, 4 – длина листьев 6-го яруса, I-VI – варианты опыта

В таблице 46 приведены данные, показывающие действие засухи на рост целых растений пшеницы.

Таблица 46

Влияние засухи на линейный рост растений озимой пшеницы [34]

Сорт	Высота растений, см		
	контроль	опыт	процент к контролю
Мироновская, 10	92,0	68,6	74,56
Краснодарская, 39	82,3	63,4	77,03
Одесская, 51	85,3	62,7	73,50
Полесская, 70	82,7	69,8	84,40

В результате 15-дневной засухи замедлялся рост всех исследованных сортов пшеницы, но в разной степени. У сортов Одесская, 51 и Мироновская, 10 высота растений уменьшалась соответственно на 26,50 % и 25,46 %, а у сорта

Полесская, 70 и Краснодарская, 39 меньше: на 15,40 % и 22,97 %. Сорты, потерявшие меньше воды при засухе, оказывались более продуктивными.

Обмен веществ

Поскольку вода является универсальным растворителем и определяет связь растения с почвой, большое внимание уделялось влиянию условий минерального питания на водный режим растений. Возможны два пути влияния элементов минерального питания на водный режим растений: прямой и косвенный. Прямой заключается в изменении подвижности и структуры воды вследствие положительной или отрицательной гидратации поступающих в клетку ионов. Косвенное влияние элементов минерального питания на состояние воды осуществляется через обмен веществ растения.

Прямое влияние различно гидратирующихся ионов на состояние воды растений было отмечено А.М. Алексеевым и А.А. Абдурахмановым [цит. по 137]. Оно показано также в таблице 47, где состояние воды характеризуется соотношением свободной (замерзающей при -6°C) и связанной (незамерзающей при этой температуре) воды. Непосредственное влияние на состояние воды, оказывали преимущественно катионы, так как (PO_4^{3-} и NO_3^-) включались в процессы обмена веществ.

Таблица 47

Влияние ионов на соотношение связанной и свободной воды листьев пшеницы [цит. по 137]

Воздействие	Содержание воды, % от веса сырого вещества		Отношение: связанная вода/свободная вода
	свободной	связанной	
Вода (контроль)	52	32	0,61
NaH_2PO_4	28	54	1,89
KH_2PO_4	41	41	1,00
$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	18	60	3,33
NaNO_3	30	54	1,80
KNO_3	33	50	1,51
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	17	62	3,65

Из трех катионов два гидратируются положительно: Na^+ ($\Delta E_i = +0,17$, $\Delta S_{II} = -1,3$) и Ca^{2+} ($\Delta E_i = +0,28$, $\Delta S_{II} = -31,6$) и один – отрицательно, K^+ ($\Delta E_i = -0,20$, $\Delta S_{II} = +0,82$). В связи с этим в тех вариантах опыта, где инъецировались растворы солей натрия и кальция, увеличивалось отношение связанной воды к свободной, причем особенно сильно под влиянием солей кальция, который гидратируется сильнее, чем натрий. При инъекции растворов солей калия это отношение было значительно ниже (хотя и превышало контроль).

Но более существенным оказывается косвенное влияние минерального питания. Примером влияния условий питания на фосфорный и азотный обмен растений могут служить данные таблиц 48 и 49.

Таблица 48

Влияние условий минерального питания на содержание фосфора в листьях яровой пшеницы [цит. по 137]

Варианты	Содержание фосфора, % от веса сухого вещества			Отношение: органический/неорганический
	общее	органического	неорганического	
Контроль (NPK)	0,90	0,39	0,51	0,76
NPK+P по всходам	1,13	0,52	0,61	0,85
NPK+1 по всходам	0,75	0,25	0,50	0,50
NPK+P в трубкование	0,95	0,35	0,60	0,60
NPK+1 в трубкование	0,87	0,41	0,46	0,96

Содержание всех форм фосфора меняется в зависимости от состава времени внесения подкормок. Максимальное общее содержание фосфора и наиболее высокое отношение органической его формы к неорганической наблюдается у растений, получивших раннюю фосфорную подкормку.

Внесение подкормок влияет также на содержание азота в листьях. Максимальное общее содержание азота и количество белкового азота было при внесении поздней азотной подкормки (в фазе трубкования). В этом же случае наблюдалось максимальное содержание водорастворимых, щелочерастворимых и неэкстрагируемых (конституционных) белков.

**Влияние условий минерального питания на содержание
в листьях яровой пшеницы [цит. по 137]**

Варианты	Содержание азота, % от веса сухого вещества						
	общее	небелкового	белкового	фракция белков			
				водорастворимая	соле-растворимая	щелочерастворимая	неэкстрагируемая
Контроль (NPK)	6,16	0,32	5,84	3,13	0,66	0,97	1,08
NPK+N по всходам	6,20	0,59	5,61	2,96	0,73	0,93	0,99
NPK+N в трубкование	6,91	0,39	6,52	3,82	0,45	1,10	1,15

Изменения обмена веществ (вернее, изменения количества продуктов обмена веществ) влияют на состояние воды растений (табл. 50, рис. 36.).

**Зависимость соотношения отнятой (30 % раствором сахарозы)
и оставшейся в клетках воды от содержания азота
в листьях яровой пшеницы [цит. по 137]**

Варианты	Азот, % от веса сухого вещества		Вода, г/г сухого вещества			Отношение: оставшаяся вода/ отнятая вода
	Общий	белковый	общая	отнятая	оставшаяся	
1. Контроль	6,1	5,8	3,20	1,74	1,46	0,84
2. По всходам	6,2	5,6	3,27	1,90	1,37	0,72
3. Перед колошением	6,9	6,5	3,24	1,55	1,68	0,08
4. Засуха	4,1	3,5	2,33	1,10	1,24	1,13
5. По всходам и засуха	3,5	3,1	2,04	1,08	0,96	0,49
6. Перед колошением и засуха	5,2	4,8	2,56	1,03	1,53	1,49

В таблице 50 отнятая вода принята за свободную, оставшаяся – за связанную. Условия минерального питания растений существенно отразились на содержании общего и белкового азота. Особенно эффективной как при нормальном росте растений, так и при засухе, оказалась поздняя азотная подкормка, существенно увеличившая общее количество азота и количество белкового азота. В этих же случаях наиболее сильно увеличилось количество связанной воды и отношение связанной воды к свободной. На основании этих данных установлена тесная положительная корреляция отношения связанной воды к свободной с общим количеством азота, как при нормальном водоснабжении ($r = +0,91$), так и при засухе ($r = +0,99$), а также с количеством белкового азота, при нормальном водоснабжении и засухе ($r = +0,99$).

Увеличение количества связанной воды при повышении содержания белкового азота объясняется способностью белков к гидратации (ионной, электро-нейтральной, гидрофобной) и иммобилизации воды. Поскольку данные о состоянии воды в табл. 50 получены путем отнятия воды из клеток гипертоническим раствором, то иммобилизованная вода (заключенная в замкнутых областях) входит в состав оставшейся неизвлеченной (т. е. связанной) воды.

Рисунок 36 показывает влияние фосфорного обмена на содержание незамерзающей при -6°C (принятой за связанную) воды.

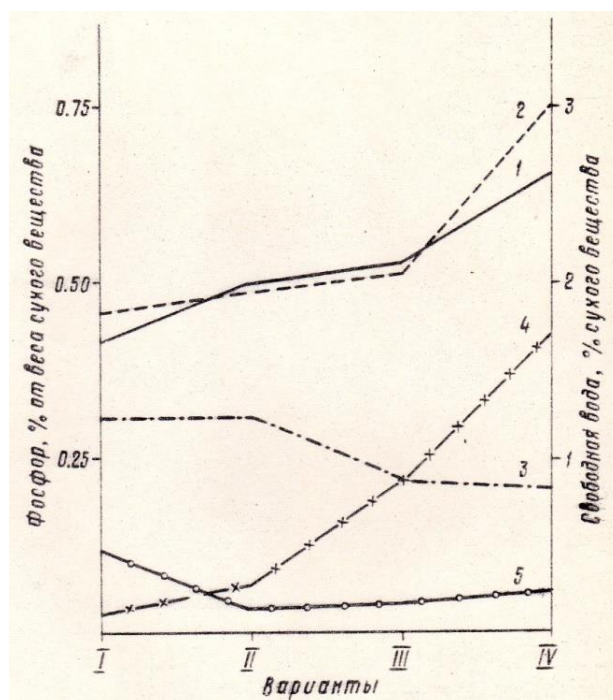


Рис. 36. Зависимость количества связанной воды от содержания фосфора в листьях пшеницы [цит. по 137]: 1 – связанная вода, 2 – общее содержание фосфора, 3 – неорганического фосфора, 4 – фосфора нуклеопротеидов, 5 – фосфора фосфатидов

Варианты опыта различались условиями минерального питания и поливом. Общее содержание фосфора и количество фосфора нуклеопротеидов в листьях увеличилось под влиянием полива (варианты III и IV). Это увеличение сопровождается повышением содержания связанной воды. Коэффициенты корреляции между изменениями ее и общего количества фосфора = +0,86, между изменениями связанной воды и фосфора нуклеопротеидов = +0,91. С изменениями неорганического фосфора и фосфора фосфатидов наблюдалась отрицательная корреляция ($r = -0,79$ и $-0,67$).

Влияние фосфорного обмена на состояние воды может объясняться тем, что фосфор входит в состав белков (например, нуклеопротеидов). Кроме того, при недостатке фосфора тормозится биосинтез ряда аминокислот (аланина, цистина, пролина, лизина, γ – аминomásляной кислоты). В результате происходит накопление небелкового и убыль белкового азота [155].

Фосфор играет также важную роль в энергетическом обмене растений, влияющем на водообмен и состояние воды в них. Уровень энергетического обмена имеет большое значение в биосинтезе белка, представляющем собой цепь синтетических реакций: синтез информационной РНК, соединение аминокислот с транспортными РНК, сборка белка. Все эти реакции нуждаются в затрате энергии, которая получается за счет гидролиза АТФ. Поэтому можно говорить о прямой связи биосинтеза белка с метаболизмом макроэргических фосфорных соединений. Наконец, уровнем фосфорного питания определяется поддержание структуры цитоплазмы и клеточных органелл [155].

В таблице 51 показано влияние недостатка фосфора на коэффициент самодиффузии (D), характеризующий трансляционное движение и время корреляции (τ_c), характеризующее время «оседлой» жизни молекул воды.

Растения 1-го варианта выращивались на полном питательном растворе (гравийные культуры), растения 2-го варианта сначала выращивались также на полном растворе, затем переводились на раствор без фосфора.

После 7-дневного пребывания растений в среде без фосфора интенсивность трансляционного движения молекул воды уменьшалась, а время «оседлой» жизни (т. е. время, в течение которого молекула не перемещается в пространстве) увеличивалось. Возможно, что это было результатом набухания митохондрий при нарушении энергетического обмена [цит. по 137]. При более долгих сроках фосфорного голодания (14, 21 и 28 дней) трансляционное движение воды, наоборот, усиливалось, а время «оседлой» жизни молекул уменьшалось. Ф.Д. Самуилов объясняет это нарушением нормальной структуры цитоплазмы в результате дезорганизации энергетического обмена, изменением состояния

клеточных мембран и упорядоченности структуры воды клеток. Отмеченные в таблице 51 изменения параметров состояния воды при длительном фосфорном голодании согласуются со снижением водоудерживающей способности листьев кукурузы в тех же условиях [155].

Таблица 51

Коэффициенты самодиффузии воды и время корреляции (τ_c) в листьях кукурузы при фосфорном голодании растений [155]

Время от начала опыта, дни	Варианты	$D \cdot 10^5$, см ² /сек	$\tau_c \cdot 10^{10}$, сек
7	1. Контроль	1,41	0,73
	2. Без Р	1,25	1,02
14	1. Контроль	1,32	0,79
	2. Без Р	1,41	0,70
21	1. Контроль	1,31	0,82
	2. Без Р	1,40	0,72
28	1. Контроль	1,26	1,00
	2. Без Р	1,34	0,82
	Вода	2,18	0,30

Состояние воды связано не только с количеством образующихся в процессах обмена веществ соединений (в частности белков), но и с конформацией их макромолекул. Экспериментально было подтверждено наличие такой связи для растворимых белков цитоплазмы листьев (табл. 52 и 53).

Данные таблицы 52, полученные при помощи диэлектрической спектроскопии на СВЧ (10^{10} Гц), показывают изменения степени асимметрии белков под влиянием засух: увеличение ее у α – хромопротеидов и β – нуклеопротеидов и уменьшение у β – хромопротеидов. Как известно, минимальное отношение поверхности к объему имеет шар, а по мере вытягивания его и превращение в эллипсоид это отношение возрастает. Следовательно, увеличивается количество доступных для гидратации групп на поверхности макромолекулы. Это согласуется с данными таблицы 52, показывающими возрастание гидратации белков при увеличении асимметрии их макромолекул и снижении при уменьшении асимметрии.

**Числа гидратации (г воды/г белка) и асимметрия макромолекул
растворимых белков из листьев яровой пшеницы
в разных условиях водоснабжения растений [цит. по 137]**

Белки	Отношение большей оси макромолекулы к меньшей^x	Числа гидратации
α – хромопротеиды		
Контроль	3,2	0,20
Умеренная засуха	4,5	0,25
β – хромопротеиды		
Контроль	2,5	0,17
Умеренная засуха	1,7	0,10
β – нуклеопротеиды		
Контроль	3,6	0,23
Умеренная засуха	3,8	0,26

x – макромолекула условно принята за эллипсоид вращения.

В таблице 53 приведены аналогичные данные для растворимых белков листьев озимой пшеницы.

**Числа гидратации (г воды/г белка) растворимых белков
из листьев озимой пшеницы [цит. по 137]**

Белки	Осень	Зима
α – хромопротеиды	0,34	0,66
β – хромопротеиды	0,32	0,60
β – нуклеопротеиды	0,42	0,78

Данные этой таблицы, полученные тем же методом, показывают более высокую гидратацию нуклеопротеидов, что объясняется более вытянутой формой их макромолекул. Увеличение гидратации зимой И.Г. Сулейманов объясняет увеличением степени асимметрии макромолекул (на основании данных литературы).

Указания на связь состояния воды с конформационными изменениями макромолекул белков есть в ряде других работ [6; 135]. А.В. Старцева [цит. по 137] показала возможность изменения конформации макромолекул растворимых белков цитоплазмы под влиянием магния (табл. 54).

Положительное влияние магния на асимметрию макромолекул и количество гидратной воды согласуется с положительным его влиянием на урожай пшеницы при засухе [цит. по 137]. Увеличение количества гидратной воды (менее подвижной) позволяет растениям сохранять большее количество воды при засухе.

Таблица 54

Влияние магния на конформацию растворимых белков (β – хромопротеидов) из листьев яровой пшеницы [цит. по 137]

Варианты	Отношение большей оси молекулы к меньшей	Числа гидратации г воды/г белка
Контроль (инъекция листьев водой)	3,0	0,27
Опыт (инъекция раствором $MgSO_4 \cdot 2 \cdot 10^{-3}$ М)	3,5	0,31

Таблица 55 показывает увеличение асимметрии макромолекул растворимых белков листьев яровой пшеницы под влиянием опрыскивания растений раствором 2,4-Д (натриевая соль 2,4-дихлорфеноксисукусной кислоты) в стимулирующей для злаков дозировке (1 кг/га).

Таблица 55

Изменение степени асимметрии макромолекул растворимых белков цитоплазмы под влиянием 2,4-Д [цит. по 137]

Белки	Контроль	2,4-Д
α – хромопротеиды	3,1	5,6
β – хромопротеиды	4,0	6,2
β – нуклеопротеиды	4,9	6,9

Как показано выше, увеличение асимметрии макромолекул сопровождается увеличением количества гидратной воды. Усиление взаимодействия белок-

вода способствует повышению стабильности цитоплазмы как целостной системы, т. е. повышение ее устойчивости к неблагоприятным условиям. Это согласуется с более высокой водоудерживающей способностью листьев и меньшим снижением урожая при засухе у растений, обработанных 2,4-Д.

Связь водного режима и состояния воды растений с их минеральными питаниями и обменом веществ отмечается во многих других работах [105; 139; 163]. На основании экспериментально установленной связи водного режима с минеральным питанием и обменом веществ растений выдвинуто представление о водообмене как важном ингредиенте обмена веществ, взаимосвязанном с другими сторонами обмена [3; 55; 174].

Активность ферментов

В предыдущем разделе говорилось о связи воды с продуктами обмена веществ. Теперь переходим к рассмотрению связи ее с ходом процессов метаболизма растений.

Ферментные системы играют важную роль во всех процессах метаболизма растений. Ферменты имеют широкий аспект действия: они катализируют реакцию гидролиза, сопровождающуюся связыванием молекул воды, и реакцию синтеза, в процессе которой наблюдается образование воды. Окислительно-восстановительные процессы, межмолекулярный перенос различных групп, в частности аминных и дегидрирование материала дыхания осуществляется с участием ферментов. Ферменты контролируют скорость биохимических реакций и тем самым регулируют процессы обмена веществ в организме. Благодаря специфичности действия ферментов обеспечивается согласованное взаимодействие различных ферментных систем. Например, сукцинатдегидрогеназа индуцирует набухание митохондрий (т. е. поступление в них воды из гиалоплазмы), а малатдегидрогеназа, наоборот, подавляет поступление воды из гиалоплазмы в митохондрии [174].

Действие ферментов сопровождается освобождением энергии, механохимическими движениями апофермента (белкового носителя фермента) и субстрата, поэтому их действие должно быть связано с количеством и состоянием воды. Активность ферментов (АФ) тесно связана как с геометрией молекул субстрата, так и с конформацией макромолекул апофермента в целом и его функциональных групп, оказывающихся в прямом контакте с молекулой субстрата. Это контакт может осуществляться с участием молекул воды. У многих ферментов активный центр включает катионы или анионы, сульфгидрильные группы и радикалы аминокислот. Например, в молекуле ацетилхолинэстеразы

найден анионовый центр, а в молекуле ее субстрата – ацетилхолина – есть катионная группа, которая связывается с ферментом при образовании фермент-субстратного комплекса, что сопровождается вытеснением воды, связанной активным центром. В молекуле рибонуклеазы имеются катионные группы, а субстрат этого фермента (рибонуклеиновая кислота) является анионом.

Дрожжевая лактатдегидрогеназа содержит анион: $R - COO^-$, а ее субстрат – катионную группу [цит. по 137]. Характер гидратации активного центра будет различным, в зависимости от того, является ли он катионом или анионом. Как уже говорилось ранее, вода будет ориентирована кислородом (отрицательным зарядом) к поверхности катиона и водородом (положительный заряд) к поверхности аниона. Окружающая и стабилизирующая фермент-субстратный комплекс вода, представляющая собой лабильный компонент, может играть существенную роль в ускорении ферментативных реакций [цит. по 137]. Энергетический эффект при ее структурных перестройках (разрыве или образовании водородных связей) при отнесении его к одной молекуле невелик, но «... одновременные перестройки в огромном количестве слабых связей могут в принципе сопровождаться поглощением или высвобождением достаточно больших порций «внешней» энергии» [цит. по 137].

Активность ферментов зависит от специфической пространственной структуры их активных центров, которая определяется конформацией макромолекул апофермента [цит. по 137]. О возможности влияния воды на конформацию макромолекул уже говорилось выше. Это влияние может осуществляться путем гидратации-дегидратации полярных и ионизированных групп, взаимодействием с неполярными группами апофермента и субстрата, путем иммобилизации воды. Наконец, согласно С.Э. Шнолю [цит. по 137], большое значение в конформационных изменениях апофермента должны иметь волны структурной перестройки воды, возникающие независимо от конформационных движений макромолекул. «Учитывая ... неравновесное состояние реальной воды», – пишет Шноль, – следует подчеркнуть следующее: конформационные колебания макромолекул могут не столько быть причиной волн структурной перестройки воды, сколько их следствием».

На значение автоколебательных процессов в живых организмах и вероятное участие в них воды указывает также Ю.П. Сырников [176]. Но он дает им объяснение на основе термодинамики малых систем, термодинамические свойства и поведение которых зависят не только от обычных термодинамических параметров, но и от состава окружения. Раствор макромолекул Сырников рассматривает как ансамбль малых систем, каждую молекулу – как малую систе-

му. Макромолекулы могут находиться в разных конформационных состояниях, между которыми совершаются переходы. Если эти малые системы погружены в растворитель, то условия их фазовых переходов определяются не только температурой и давлением, но существенно зависят от состава растворителя (структуры воды). Если же в свою очередь состав растворителя зависит от состояния макромолекул, то могут возникнуть обратная связь и автоколебания. Должно быть определенное соотношение малых систем и окружения для возникновения автоколебаний. При малых концентрациях макромолекул их влияние на структуру воды относительно мало, при больших концентрациях остается мало воды. Существует оптимальная концентрация, при которой амплитуда колебаний наибольшая.

По мнению И.Д. Иванова и Е.Е. Рахлиевой [цит. по 137], мономолекулярный слой воды, связанный ферментами и субстратами не препятствует образованию фермент-субстратного комплекса, но образование полимолекулярных слоев воды, взаимодействующей с неполярными группами макромолекулы (клатратные структуры), могут препятствовать образованию такого комплекса. Полимолекулярный слой ориентированной воды может служить механическим барьером, затрудняющим сближение субстрата с активным центром фермента, вызывать искажение структуры макромолекулы или маскировать активный центр фермента [174].

Таким образом, путем структурных изменений вода принимает активное участие в образовании фермент-субстратного комплекса и в ферментативном катализе в целом. Однако этот вопрос остается недостаточно изученным, о чем свидетельствует малочисленность данных литературы, а в некоторых случаях и их разноречивость.

Можно считать установленным, что соотношение синтетической и гидролитической направленности действия ферментов зависит от оводненности исследуемого объекта. Примером могут служить данные табл. 56.

По мере обезвоживания снижается отношение синтеза к гидролизу, особенно сильно при значительном обезвоживании. Но активность различных ферментов по-разному зависит от степени оводненности растений. Например, активность глюконат-декарбоксилазы зерна пшеницы увеличивается по мере возрастания оводненности зерна [цит. по 137]. Максимальная активность дрожжевой β – фруктофуранозидазы наблюдается при определенной оптимальной оводненности и снижается как при увеличении, так и при уменьшении ее [цит. по 137].

**Зависимость действия инвертазы
от оводненности листьев яровой пшеницы [цит. по 137]**

Оводненность листьев, %	Действие инвертазы		Отношение синтез/гидролиз	Состояние подопытных листьев после полива, %		
	синтез	гидролиз		живых	частично поврежденных	полностью поврежденных
79,84	1,82	1,83	0,99	100	–	–
74,64	3,90	3,92	0,99	97	3	–
69,20	3,35	3,55	0,94	95	5	–
68,91	2,68	2,83	0,95	92	8	–
57,48	3,05	4,14	0,74	4	56	40
38,82	1,84	2,63	0,70	–	9	91

Зависимость активности ферментов (АФ) от состояния воды более сложная. Экспериментальных данных по этому вопросу немного, и на первый взгляд они кажутся противоречивыми. Есть данные, говорящие об отрицательной зависимости АФ от активности воды клеток. К их числу относится положительная корреляция активности связанной воды: r от +0,76 до +0,99 и сосущей силы клеток r от +51 до +0,99 [цит. по 137]. Аналогичные результаты получены для пероксидазы листьев озимой пшеницы (табл. 57).

Активность пероксидазы, асимметрия и гидратация ферментных препаратов в зависимости от времени года [цит. по 137]

Препараты	Активность в относит. единицах на единицах 1 г белка	Асимметрия макромолекул. отношение большей оси к меньшей	Гидратация г/г белка
А (весенний)	3150	2,8	0,14
А (зимний)	19223	3,4	0,20
В (весенний)	379	2,7	0,12
В (зимний)	4349	3,5	0,25

Наблюдается положительная связь активности пероксидазы (обоих препаратов) со степенью асимметрии макромолекул (что подтверждает связь АФ с конформацией апофермента) и количеством гидратной воды.

Такой же характер связи АФ с состоянием воды установлен для ферментов: «рН – 5 фракция» (табл. 58).

АФ в этом случае также находится в положительной связи с количеством гидратной воды. Показана также зависимость гидратации от количества карбоксильных групп в макромолекулах.

Таблица 58

Влияние индолилуксусной кислоты (ИУК) на некоторые свойства ферментов «рН-5 фракции» [137]

Варианты	Количество карбоксильных групп, моль/г белка	Количество SH и NH ₂ групп	Количество гидратной воды, г/г белка	Активность фермента, относит. единицы
Контроль	0,275	0,084	0,25	273
ИУК	0,294	0,076	0,31	354

Поскольку сосущая сила клеток может служить обратным показателем активности воды (или водного потенциала), а увеличение количества связанной воды указывает на снижение ее подвижности (а следовательно, и активности), все приведенные данные позволяют говорить об отрицательной зависимости АФ от активности воды клеток. Но другие данные, показывают положительную зависимость АФ от активности воды. Так показана отрицательная зависимость активности каталазы листьев ржи от содержания связанной воды и положительная зависимость ее отношения свободной воды к связанной (табл. 59).

Таблица 59

Состояние воды и активность каталазы в листьях озимой ржи [цит. по 137]

Фазы	Связанная вода, % от общего содержания воды	Отношение: свободная/связанная вода	Активность каталазы мл O ₂ за 1 мин
Рост	44,90	1,22	11,15
Закаливание	71,32	0,43	8,45
Покой	68,96	0,44	9,12

Показана положительная связь между подвижностью воды и активностью Mg^{2-} – активируемой АТФ-азы митохондрий узлов кущения озимой пшеницы [цит. по 137]. О подвижности воды, судили по времени спин-спиновой релаксации (T_2). Авторы предполагают, что снижение подвижности воды свидетельствует об образовании большого числа водородных связей, что может вести к торможению каталитического процесса. Эти данные согласуются с обратной зависимостью активности дегидрогеназ от водоудерживающей способности листьев и узлов кущения озимой пшеницы и прямой зависимостью ее от относительной активности воды [199]. Обнаружена также положительная зависимость активности каталазы митохондрий листьев озимой пшеницы от активности воды в них в процессе роста. В фазе закаливания эта зависимость превращается в отрицательную.

Чем же можно объяснить такую противоречивость данных о связи АФ с состоянием воды? Ответ на этот вопрос может быть получен при более детальных исследованиях состояния воды при ферментативном катализе. Примером могут служить данные табл. 60.

Таблица 60

Активность дегидрогеназ и состояние воды [цит. по 174]

Культура	Возраст проростков в днях	Отношение: свободная/связанная вода	Активность дегидрогеназ в условных единицах
Озимая рожь	1	0,497	2,40
	2	0,633	3,60
	4	0,636	5,97
	5	0,497	2,65

Наиболее высокая активность дегидрогеназ наблюдается при определенном соотношении свободной и связанной воды (0,636). Оно является, по видимому, оптимальным, так как при увеличении или уменьшении его АФ снижается. Такая же зависимость установлена для пероксидазы проростков озимой пшеницы. Оптимальное отношение свободной воды к связанной в этом случае составляет 0,34 [174].

К аналогичному выводу приводят данные о связи активности малатдегидрогеназы (МДГ) и глюмататдегидрогеназы (ГДР) листьев ржи с содержанием связанной воды в них (табл. 61).

Таблица 61

Гидратация и активность МДГ и ГДГ листьев ржи [цит. по 137]

Время определения	Гидратация, г/г белка	Активность дегидрогеназ	
		МДГ+НАД·Н ₂	ГДГ+НАД·Н ₂
Зима	0,46	1640	108
Лето	0,23	2223	63

Дегидрогеназы по-разному реагировали на увеличение количества связанной воды: активность ГДГ при этом увеличивалась, активность МДГ уменьшалась. Следовательно, вопрос о связи их активности с состоянием воды не может иметь однозначного решения. Авторы приходят к выводу, что должно существовать оптимальное содержание связанной воды, которому соответствуют наиболее благоприятная конформация макромолекул фермента и наибольшая активность его.

Правильнее говорить не об оптимальной величине лишь одного параметра состояния воды, а об оптимальном соотношении различных параметров: гидратации, отношения свободной воды к связанной, числа водородных связей, активности воды, обуславливающим наиболее высокую активность фермента. Это соотношение может различаться для разных ферментов. Оптимальным должно быть такое соотношение фермента с расположением групп активного центра, которое способствует лучшему сродству фермента с субстратом и когда образуется единая система электронной проводимости полипептидной цепи с участием водородных связей воды [174].

Связь активности ферментов с водой подчеркивается также приведенными ранее данными о связи водообмена клеток с действием натриевого насоса, работающего за счет энергии АТФ, освобождаемой при расщеплении АТФ до АДФ и фосфата под действием ферментных систем – АТФ-аз, локализованных в плазмалеммы. Работами Л.Х. Гордона [51] показано наличие в корнях пшеницы Na^+ , K^+ – АТФ-азы ингибирование которой «выключает» натриевый насос. В результате происходит накопление натрия в клетках и повышение осмотического давления, что ведет к увеличению водоудерживающей способности клеток и уменьшению выхода воды из них. Ф.Г. Каримова [цит. по 71] по-

казала связь водообмена клеток с активностью Ca^{2+} – АТФ-азы плазмалеммы корней, с действием гормона вазопрессина и с системой цАМФ (циклический аденозинмонофосфат), играющей важную роль в клетке в качестве универсального переносчика сигналов, принимаемых мембраной.

Связь воды не только с продуктами обмена веществ, но и с активностью ферментов, участвующих в процессах метаболизма, показывает обоснованность представления о водообмене, как важном ингредиенте обмена веществ, взаимосвязанном с различными сторонами обмена.

Дыхание

Клеточное дыхание представляет собой цепь последовательных реакций, с помощью которых используется энергия связей органических молекул для синтеза макроэргических соединений типа АТФ. Молекулярной основой этих процессов является ступенчатое окисление углерода органических молекул до CO_2 и перенос водорода (протоны + электроны) к кислороду с образованием воды [цит. по 137]. Эти процессы протекают в митохондриях – органеллах, структуры которых приспособлены для осуществления функции превращения энергии окисления в энергию резервных макроэргических соединений. Различные структуры митохондрий осуществляют разные этапы цепи реакций. Окисление субстратов с образованием CO_2 происходит в матриксе митохондрий, последовательность реакций переноса протонов и электронов (дыхательная цепь) и образование макроэргических соединений осуществляется во внутренней мембране митохондрий. Необходимая для образования АТФ энергия выделяется в ходе переноса водорода и электронов в дыхательной цепи. Реакции дыхательной цепи сопряжены с реакцией окислительного фосфорилирования, на которое используется около 40% энергии, выделяющейся при реакции водорода с кислородом [цит. по 137]. Это сопряжение может быть нарушено действием 2,4 – динитрофенола, а также влиянием неблагоприятных для жизни растений условий (например, обезвоживанием). В случае разобщения дыхания с окислительным фосфорилированием накопления энергии в макроэргических соединениях не происходит и тем самым эффективность дыхания, как энергозапасяющего процесса, падает. Поэтому в характеристику процесса дыхания входит не только его интенсивность, определяемая по скорости окислительного фосфорилирования и величине коэффициента P/O , характеризующего степень сопряженности окисления и фосфорилирования.

Связь водного режима с дыханием растений, прежде всего, определяется ролью структуры воды в переносе энергии. Поскольку молекулы воды связаны

друг с другом водородными связями, можно говорить о наличии в воде специфических механизмов переноса зарядов (протона и электрона). Протон, подходя с одной стороны к цепочке молекул воды, объединенных водородными связями, вызывает появление свободного протона с другой стороны цепочки. Этим обуславливается высокая подвижность протонов в жидкой воде. Еще выше она во льду (примерно в 100 раз), где все молекулы объединены водородными связями и образуют правильную кристаллическую решетку. Таким образом, подвижность протона положительно связана со степенью упорядоченности структуры воды [175].

Аналогичен механизм переноса электрона в воде по цепочке водородных связей. Перенос происходит путем миграции водородного атома (протон+электрон), при чем каждый атом переходит только на одну водородную связь, вызывая тем самым переход следующего атома. В результате таких последовательных перемещений избыточный электрон перемещается на большие расстояния (до места разрыва водородной связи) [92]. Скорость движения протонов и электронов при внутриклеточных разностях потенциалов по Клотцу [92] достигает нескольких метров в секунду.

Из всего сказанного ясно, насколько существенна та роль, которую может играть состояние воды в клетке в ходе окислительно-восстановительных реакций в процессе дыхания. Такой вывод находит экспериментальное подтверждение в работах Н. Гранта [цит. по 137], показавших большое значение упорядоченной кристаллической решетки льда для хода некоторых биохимических реакций. Вопреки установившемуся мнению о том, что скорость химических реакций зависит прежде всего от температуры, Грант наблюдал максимальную скорость реакций гидролиза, окисления-восстановления, разложения перекисей во льду при температуре $-11,6\text{ }^{\circ}\text{C}$. Поскольку в переохлажденной жидкости при той же температуре эти реакции не происходили, Грант рассматривает упорядоченную структуру льда в качестве катализатора таких реакций.

Второе направление связи водного режима с дыханием растений – уже упоминавшаяся связь водообмена с действием катионстимулируемых АТФ-аз плазмалеммы. Работами Л.Х. Гордона [51] экспериментально подтверждено наличие функциональной зависимости водообмена клеток от дыхания. Ингибирование дыхания ядами электротранспортной цепи митохондрий тормозит выход воды из клеток. Причинами могут быть экспериментально установленные снижения проницаемости клеточных мембран для воды под влиянием дефицита энергии, необходимой для поддержания определенного уровня проницаемости, и изменения внутриклеточного водообмена, выражающегося в набухании и за-

держке воды митохондриями. Катион стимулируемая АТФ-аза плазмалеммы служит связующим звеном между водным обменом и дыханием. Уже было показано, что водообмен зависит от уровня активности этой АТФ-азы (зависящим в свою очередь, от уровня содержания АТФ, образующегося в процессе дыхания). Подавление активности АТФ-азы тормозит выход воды из клеток и вызывает набухание их [51].

Связь между интенсивностью дыхания (ИД) и оводненностью тканей растения экспериментально показана во многих исследованиях. Т. Козловский [94] отмечает, что ИД многих тканей повышается при увеличении содержания в них воды. Особенно заметно это на объектах с низкой оводненностью, например, на семенах, дыхание которых быстро усиливается при небольшом увеличении оводненности. Т. Козловский и А. Джентил [цит. по 137] проследили изменения содержания воды и интенсивности дыхания почек вейматовой сосны в течение нескольких недель до распускания почек и после него (рис. 38.) ИД сохранилась более или менее на постоянном уровне до распускания почек, после чего быстро повышалась одновременно с повышением содержания воды. Действие воды на дыхание в этих случаях Козловский объясняет влиянием ее на мобилизацию ферментных субстратов и на скорость диффузии газов.

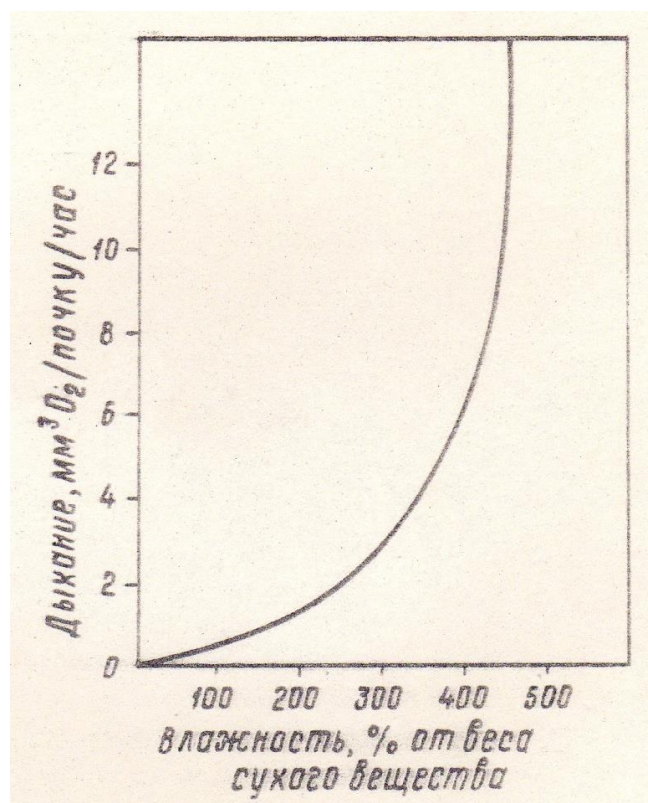


Рис. 38. Зависимость между содержанием воды и дыханием почек вейматовой сосны [94]

Вместе с тем он отмечает, что небольшие изменения содержания воды значительно сильнее действуют на дыхание семян, чем на дыхание листьев и что при сильном обезвоживании листьев может наблюдаться кратковременное усиление дыхания за счет гидролитического распада крахмала на сахара. Такая возможность подтверждается данными табл. 62.

Таблица 62

**Зависимость интенсивности дыхания
от оводненности листьев сахарной свеклы [цит. по 137]**

Количество воды в листьях, %	Интенсивность дыхания, %
100,0 ^x	100,0
87,6	121,0
78,4	188,7
72,4	204,2

x – содержание воды 100% означает отсутствие водного дефицита

В.Н. Жолкевич [68] также отмечает, что ИД листьев яровой пшеницы и сахарной свеклы, подвергавшихся засухе, повышается по сравнению с дыханием растений в благоприятных условиях водоснабжения (рис. 39). Аналогичная связь между ИД и оводненностью тканей растений отмечается многими другими исследователями [цит. по 137]. О том же говорит установленная Л.Х. Гордоном обратная зависимость между активностью катионстимулируемой АТФ-азы плазмалеммы и набуханием клеток.

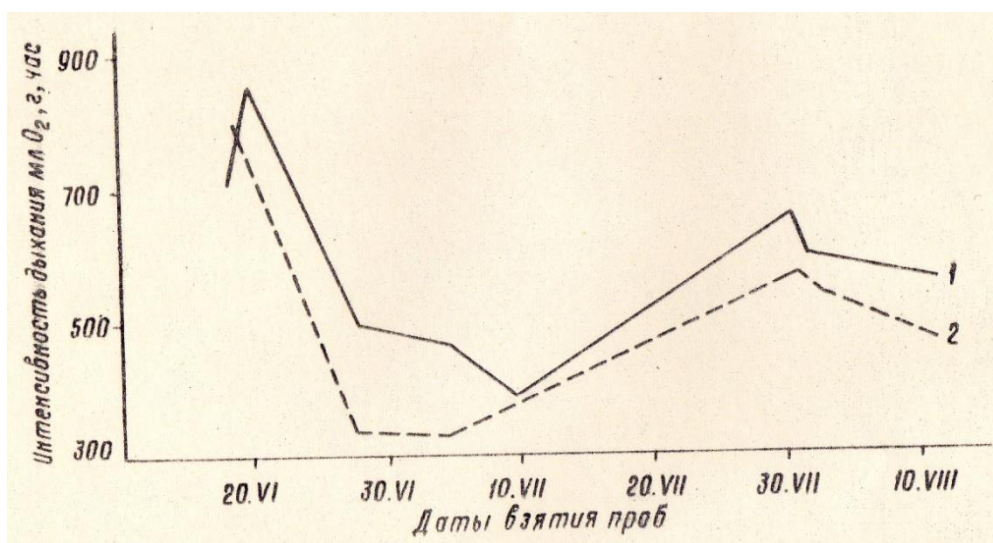


Рис. 39. Дыхание листьев сахарной свеклы, мкл O₂ на 1 г веса сырого вещества в час [86]:
1 – при влажности почвы 25 % от полной влагоемкости, 2 – при 80 %

Главной причиной такого характера связи может быть изменение направленности действия ферментов, о чем уже говорилось выше. Экспериментально показана прямая зависимость ИД от активности окислительно-восстановительных ферментов в листьях и корнях озимой пшеницы и повышение активности этих ферментов при засухе [174]. Повышение активности ферментов можно рассматривать в качестве проявления защитных свойств организма против водного дефицита. Так, увеличение активности каталазы снижает интенсивность окислительного распада хлорофилла, повышение активности пероксидазы положительно влияет на окислительное фосфорилирование, увеличивая отношение РО [цит. по 137].

Но в литературе отмечаются и случаи понижения ИД при засухе. Е.А. Рубанюк и И.Г. Шматько [цит. по 137] наблюдали снижение активности каталазы, пероксидазы и понижение ИД в колосьях пшеницы при засухе. Л.Х. Гордон [цит. по 137] констатирует снижение ИД листьев хлопчатника при снижении влажности почвы. Л.П. Хохлова [цит. по 137] наблюдала понижение ИД узлов кущения озимой пшеницы при уменьшении оводненности митохондрий (табл. 63).

ИД сильно понизилось при потере митохондриями 3,0 % воды (I-я фаза закаливания). Снижение ИД при переходе ко II-й фазе закаливания (при почти такой же оводненности) зависит, очевидно, от перехода к отрицательной температуре и физиологических перестроек, характерных для II-й фазы закаливания.

Таблица 63

Оводненность и интенсивность дыхания узлов кущения озимой пшеницы [цит. по 137]

Время взятия проб	Количество воды в митохондриях, %		Интенсивность дыхания, мкл O ₂ /мг час
	общее	внутренней	
Рост, +14°	84,0	75,0	67,4
I фаза закаливания, +3 °С	81,0	71,2	49,6
II фаза закаливания, -3 °С	81,8	72,2	28,4

Таким образом, связь между интенсивностью дыхания и оводненностью тканей растения может иметь как отрицательный, так и положительный знак. Такая неоднозначность может быть связана с разнообразием ответных реакций в зависимости от характера обезвоживания, т. е. скорости, глубины и продол-

жительности его, вида засухи, физиологического состояния, биологических особенностей растений, уровня питания, температуры и т. д. [68].

В связи с этим представляют интерес данные [155] о влиянии различных степеней засухи на ИД (табл. 64).

Таблица 64

Влияние засухи на дыхание листьев и корней кукурузы [155]

Объективы	Варианты	Поглощение	Выделение	Дыхательный коэффициент CO ₂ /O ₂
		O ₂	CO ₂	
		в мкл/г сухого вещества за 1 час		
Листья	Контроль	208,7	201,0	0,96
	Умеренная засуха	246,0	240,8	0,98
	Сильная засуха	170,8	159,0	0,93
Корни	Контроль	243,5	213,9	0,87
	Умеренная засуха	282,3	226,0	0,80
	Сильная засуха	196,7	151,5	0,77

При умеренной засухе ИД увеличивается, а при сильной уменьшается (не только по сравнению с умеренной засухой, но и по сравнению с контролем). Следовательно, различная степень обезвоживания растений оказывает разное действие на ИД.

Кроме того, выше уже говорилось, что активность ферментов также неоднозначно зависит от количества и состояния воды тканей растения, обнаруживая максимум при некотором оптимальном сочетании параметров водного режима.

Зависимость интенсивности дыхания от состояния воды отмечается многими авторами [55; 137; 155; 174].

Данные таблицы 65 показывают связь активности дегидрогеназ и интенсивности дыхания с содержанием связанной воды в листьях.

**Интенсивность дыхания и состояние воды
в листьях озимой пшеницы [174]**

Показатели	Время взятия проб		
	рост	I фаза закаливания	II фаза закаливания
Активность дегидрогеназ	0,610	0,940	0,396
Интенсивность дыхания	150,62	224,16	50,32
Связанная вода	32,79	50,64	45,80
Относительная активность воды	0,40	0,14	0,23

Прежде всего нужно отметить тесную положительную связь между ИД и активностью дегидрогеназ. Связь ИД с количеством связанной воды и относительной активностью воды хорошо прослеживается в пределах первых двух фаз, а при переходе ко второй фазе закаливания (т. е. отрицательным температурам) нарушается, как это было и в случае сопоставления интенсивности дыхания с оводненностью митохондрий [цит. по 137].

В таблице 66 показана обратная связь между ИД и коэффициентами самодиффузии (Д), характеризующими трансляционную подвижность воды ($r = -0,84$). Уменьшение подвижности молекул может происходить в случае увеличения числа водородных связей в воде. Это должно способствовать скорости переноса электронов.

**Состояние воды
и интенсивность дыхания листьев томатов [цит. по 137]**

Показатели	Фазы		
	бутонизации	цветения	плодоношения
Коэффициент самодиффузии (Д 10^{-5} см ² /сек)	1,85	1,35	1,75
Интенсивность дыхания мг СО ₂ /г час	3,06	8,59	6,87

Аналогичное соотношение ИД и коэффициента самодиффузии получено для листьев кукурузы [цит. по 137].

Таким образом, экспериментальные данные подтверждают положительную связь между интенсивностью дыхания и упорядоченностью структуры воды клеток (характеризуемой увеличением количества связанной воды или снижением трансляционной подвижности ее молекул).

Как уже говорилось, для характеристики дыхания недостаточно учета лишь его интенсивности. В.Н. Жолкевич [68], характеризуя состояние растений при засухе, пишет: «Подавление роста и биосинтезов, нарушение структуры протоплазмы, замедление передвижения органических веществ, резкое снижение продуктивности растений на фоне интенсивного дыхания (часто даже более высокого, чем при благоприятном водоснабжении), естественно, наводили на мысль о частичном выключении окислительных реакций из общего метаболизма, т. е. о снижении эффективности дыхания».

Одним из показателей эффективности дыхания может служить образование фосфорорганических эфиров. В таблице 67 приведены результаты определений количества фосфорорганических соединений кислотнорастворимой фракции (включающей в себя фосфорные эфиры сахаров, АТФ, АДФ, адениловую кислоту, фосфопиридинуклеотиды и др.) в листьях трех культур.

Под влиянием засухи происходило понижение содержания фосфорорганических веществ кислотнорастворимой фракции. Особенно сильное понижение наблюдалось в растущих листьях (сахарная свекла, 4-й лист).

Интенсивность дыхания при засухе у всех культур была выше контроля.

Приведенные данные показывают менее тесную сопряженность окисления с фосфоилированием в условиях засухи, т. е. снижение эффективности дыхания.

Л.Х. Гордон [цит. по 137] проследил изменения эффективности дыхания в листьях яровой пшеницы при возникновении и продолжении засухи, а также после оправления от нее (рис. 40). В начале засухи скорость фосфорилирования уменьшалась примерно вдвое (по сравнению с контролем) на третий день – почти в 9 раз. Снижение скорости окисления в начале засухи было меньше около 30 %, на третий день почти вдвое. Это отразилось и на величине коэффициента Р/О, который в первый день засухи снизился примерно на 40 % (от контроля), а на третий день – на 65 %. Следовательно, эффективность дыхания снижалась по мере нарастания водного дефицита.

**Влияние продолжительной почвенной засухи на содержание
кислотнорастворимых фосфорорганических соединений в листьях [68]**

Культура	Фаза вегетации	Ярус листьев	Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Сумма кислотнорастворимых фосфорорганических соединений мг Р на 1 г сухого вещества
Сахарная свекла	Показывается лист 5-го яруса	3-й (рост в основном закончен)	80 40	633,5 369,7
		4-й (интенсивно растущий)	80 40	937,7 305,7
Яровая пшеница	Трубкавание	6-й	70	208,5
			35	152,5
Огурцы	Фаза 2-х листьев	2-й	65	245,7
			15	188,7
		2-й	65	753,5
			15	610,7

После отлива скорость фосфорилирования несколько превышала контрольную величину. Увеличился и коэффициент Р/О (примерно на 60 % от контроля).

Основываясь на данных литературы, Л.Х. Гордон полагает, что нарушения энергетического обмена, в частности окислительного фосфорилирования, связаны с набуханием митохондрий и «запиранием» воды в них [цит. по 137]. При этом вместе с осмотическим поглощением воды митохондриями может происходить снижение проницаемости их мембран для воды. Согласно мнению Р.К. Саляева [цит. по 137], размеры гидрофильных пор в мембранах могут изменяться под влиянием контрактивных (сократительных) белков при наличии энергии АТФ. При недостатке энергии контрактивные белки не сокращаются, и поры в мембранах митохондрий остаются закрытыми, что способствует «запиранию» воды.

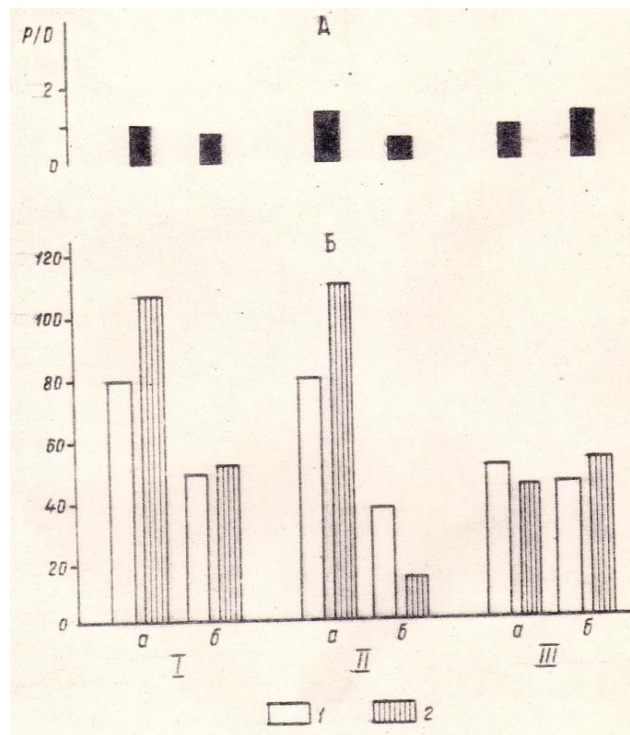


Рис. 40. Изменение скорости окисления и фосфорилирования в листьях пшеницы под влиянием засухи [цит. по 137]: I – при достижении коэффициента завядания, II – через 3 дня после этого, III – через 5 дней после отлива. А – отношение фосфора к кислороду (P/O), Б – скорость окисления (1) и фосфорилирования (2), мкл в час на 1 г сухого вещества, а – контроль, б – засуха

Таким образом, водный дефицит ведет к снижению эффективности дыхания и частичному его обесцениванию в физиологическом отношении.

В.Н. Жолкевич [69] предлагает для оценки эффективности дыхания энергетический баланс растения, составляемый на основе учета дыхания и теплоотдачи. Чем больше разность между количеством освобожденной при дыхании энергии ($E_{\text{дых}}$) и количеством выделяемой в окружающую среду теплоты (Q), тем большая часть энергии дыхания аккумулируется клетками, т. е. дыхание энергетически эффективное. Экспериментальные данные показали, что при нарастающем водном дефиците эти параметры изменяются неоднозначно: при умеренном обезвоживании отношение Q/E уменьшается (т. е. больше энергии дыхания остается в клетках), а при сильном обезвоживании, наоборот, увеличивается (т. е. возрастает количество теплоты, выделяемой в окружающую среду, что указывает на снижение эффективности дыхания).

Следовательно, энергетическая эффективность дыхания при прогрессирующем обезвоживании изменяется двухфазно. Это характерно для ответной реакции организма на действие различных неблагоприятных факторов.

Подтверждением двухфазности изменений энергетического обмена при действии неблагоприятного фактора – затопления корней – может служить табл. 68.

Таблица 68

**Изменение энергетического обмена листьев кукурузы
при затоплении [155]**

Варианты	Общее количество выделившейся энергии, кал/г•час	Скорость фосфорилирования, мкат/г•час	Скорость окисления, мкат/г•час	P/O
Контроль	4,02	4,61	5,73	0,81
Затопление в течение 3-х суток	5,82	6,90	8,72	0,72
Затопление в течение 5 суток	6,32	2,15	6,29	0,34

При кратковременном затоплении корней (3 суток) скорость фосфорилирования и окисления возрастает, а коэффициент P/O остается почти неизменным. При более длительном затоплении (5 суток) скорость фосфорилирования сильно снижается (вдвое по сравнению с контролем), а скорость окисления остается выше контроля. В результате коэффициент P/O падает (почти в 2,5 раза по сравнению с контролем). Следовательно, эффективность дыхания сильно снижается. Причиной могла быть отмеченная И.Н. Андреевой и Г.М. Гриневой [цит. по 137] утрата способности митохондрий корней окислять сукцинат и осуществлять окислительное фосфорилирование при длительном анаэробнозе.

Двухфазность изменения энергетического обмена подтверждается и определением величин $E_{\text{дых}}$ и Q (табл. 69).

Таблица 69

**Изменение энергетического баланса листьев
при дыхании в условиях затопления [155]**

Варианты	$E_{\text{дых}}$, кал/г•час	Q, кал/г•час	Q, % от $E_{\text{дых}}$
Контроль	10,05	5,61	55,8
Затопление в течение 3 суток	15,28	7,70	50,4
Затопление в течение 5 суток	12,77	9,71	76,0

При непродолжительном затоплении возрастала общая энергия дыхания ($E_{\text{дых}}$), а доля ее, выделяемая в окружающую среду, уменьшалась (с 56 % в контроле до 50 %). Следовательно, эффективность дыхания увеличилась. При длительном затоплении величины $E_{\text{дых}}$ снижались, а доля непроизводительной потери ее возрастала до 76 %. Эффективность дыхания снижалась.

Фотосинтез

Зависимость фотосинтеза от водного режима листа с давних пор привлекает внимание физиологов растений. Но большая часть исследований в этой области относится к количественной стороне водного режима (фактором емкости) и преимущественно к влиянию недостатка воды на фотосинтез [83; 104; 177; 178].

Связь фотосинтеза с водным режимом растения определяется прежде всего, тем, что вода участвует в суммарной реакции фотосинтеза: $6\text{CO}_2 + \text{энергия} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$.

Но этим влияние водного режима на фотосинтез, разумеется, не ограничивается. Оно включает влияние оводненности на состояние устьиц, отток ассимилятов, влияние количества и состояния воды на ход ферментативных процессов, влияние оводненности на структуру и функции хлоропластов, на химизм фотосинтеза.

Изучение влияния оводненности на интенсивность фотосинтеза (ИФ) показало, что максимум ИФ наблюдается при небольшом водном дефиците. Рисунок 41 показывает, что максимум фотосинтеза листьев яблони наблюдается при содержании воды около 84 % от количества ее, необходимого для полного насыщения листа. Как уменьшение, так и увеличение содержания воды ведет к снижению поглощения углекислоты листом.

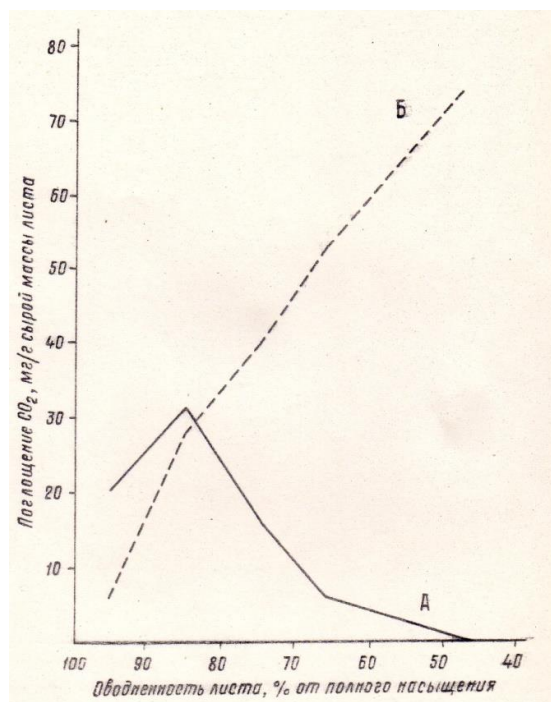


Рис. 41. Зависимость фотосинтеза от оводненности листьев яблони [цит. по 137]: А – интенсивность поглощения CO_2 мг на 1 г сырой массы листа, Б – водный дефицит, % от исходного запаса воды

Аналогичные данные получены и в других исследованиях (табл. 70, рис. 42).

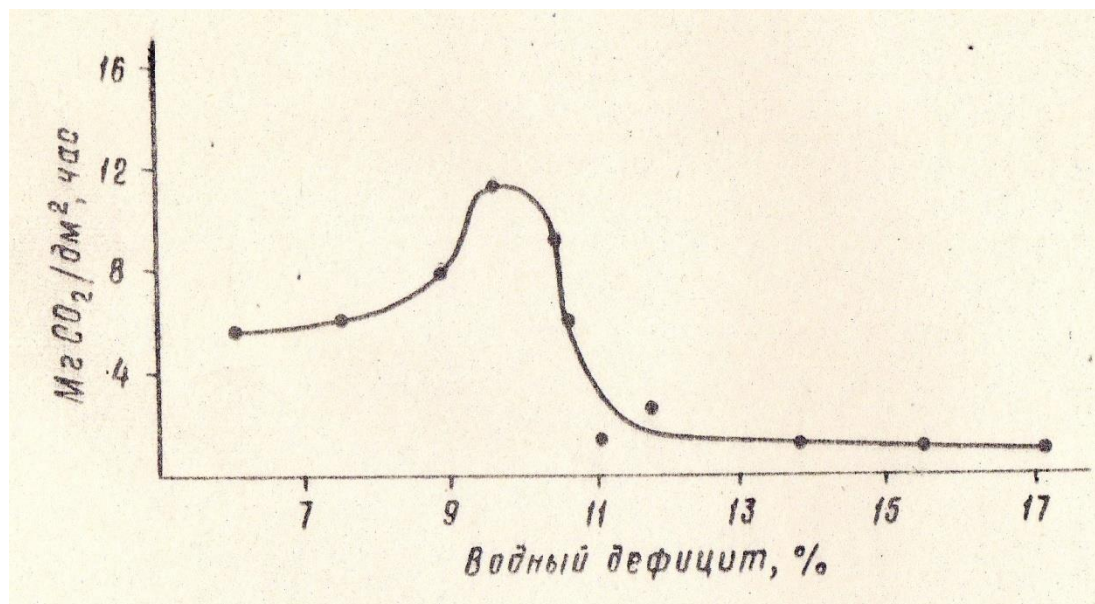


Рис. 42. Зависимость интенсивности фотосинтеза от водного дефицита ассимиляционной ткани у картофеля [83]

Оптимальной влажностью для выращивания растений считают обычно 70 % от полной влагоемкости почвы. Но данные таблицы 70 показывают, что максимальная интенсивность фотосинтеза наблюдалась при меньшей влажно-

сти (60 %). Это подчеркивает необходимость рациональных поливов сельскохозяйственных культур, основывающихся на действительной их потребности в воде.

Рисунок 42 показывает зависимость ИФ картофеля от оводненности листьев. Как и в предыдущих случаях, в максимум поглощения CO₂ наблюдается при небольшом водном дефиците (около 9 %).

Таблица 70

Интенсивность фотосинтеза (мг CO₂/дм² · час) картофельного растения при разной влажности выращивания [цит. по 137]

Возраст	Влажность почвы, % от полной влагоемкости	Интенсивность фотосинтеза
25-дневные растения	30	1,90
	40	2,68
	50	5,68
	60	7,58
	70	5,60
50-дневные растения	30	7,15
	40	11,48
	50	10,50
	60	13,00
	70	11,53

Максимум фотосинтеза при небольшом водном дефиците листа отмечается многими исследователями [83; 174; 178]. По имени автора, впервые наблюдавшего и описавшего это явление, оно получило название феномена Бриллиант.

Выше были приведены результаты исследований водообмена хлоропластов *in vivo* при нарастающем водном дефиците ассимилирующих клеток [151; 152; 153]. Согласно этим результатам, тот небольшой водный дефицит листа, при котором наблюдается феномен Бриллиант, совпадает с первым (энергозависимым) набуханием хлоропластов. Некоторые авторы [196] считают, что одной из причин стимуляции фотосинтеза при этом может быть увеличение фотоактивной поверхности пластид и площади их контакта с цитоплазмой (что способствует усилению оттока продуктов реакции в цитоплазму и притока суб-

стратов в хлоропласты). Повышение гидростатического давления при набухании может повысить проницаемость мембран, что также должно способствовать усилению обмена между хлоропластами и цитоплазмой.

При более сильном водном дефиците не только длительном, наблюдающемся при засухе, но и кратковременном, возникающем в жаркие полуденные и послеполуденные часы, фотосинтез подавляется. Это явление долгое время объясняли закрыванием устьиц и сокращением из-за этого поступления CO_2 в лист. Но большое значение должны иметь структурно-функциональные нарушения хлоропластов, возникающие под влиянием обезвоживания и возможного перегрева листа при сокращении транспирации. И.А. Тарчевский [177] показал, что нарушения водного и температурного режимов листа при засухе ведут к изменению тонкой структуры хлоропластов, обусловленному денатурацией белковых макромолекул, изменением степени агрегации пигментов, адсорбированных белками, а также нарушением нормального хода метаболических процессов скорости синтеза и распада мономерных и полимерных соединений, являющихся элементами структуры хлоропластов. Вместе с тем засуха не вызывает образования продуктов фотосинтеза, которые не были бы характерны для условий оптимального водоснабжения, но изменяет соотношение продуктов фотосинтеза в сторону большего образования низкомолекулярных соединений (аланин, гексозы) и снижения уровня образования высокомолекулярных соединений, нерастворимых в воде и этаноле (особенно белков). Такое изменение фотосинтетического метаболизма является неспецифическим, так как наблюдается у разных растений при воздействии различных неблагоприятных условий (почвенной и атмосферной засухи, повышенного содержания аммиака, магнитных и электрических полей высокой напряженности, сильного снижения освещенности). Причиной таких изменений может быть дефицит АТФ в хлоропластах, вследствие разобщения образования АТФ в процессе фотосинтетического фосфорилирования с расходом энергии фотовозбужденных электронов.

Усиление образования аланина при засухе И.А. Тарчевский считает положительным обстоятельством, способствующим снижению концентрации аммиака и уменьшающим вероятность «аммиачного отравления» растений. Усиление синтеза низкомолекулярных соединений способствует повышению вододерживающей способности клеток (осмотическим путем), что особенно важно при засухе.

И.А. Тарчевский [178], основываясь на данных ряда авторов, показывает возможность значительного перегрева листа в полуденные часы (на 10–14 °С по

сравнению с температурой воздуха). Вместе с тем он подчеркивает обратную связь между температурой листа и транспирацией. Согласно данным А.С. Оканенко [цит. по 137], перегрев листа на 1° соответствует снижению относительной влажности окружающего воздуха на 6,4 %, перегрев на 5° соответствует снижению относительной влажности на 35,5 %. Это должно усиливать транспирацию. Кроме того, перегрев листа должен способствовать переходу части связанной воды в свободную, более высокая активность, которой также должна усилить транспирацию.

Но современные данные [186] заставляют более осторожно относиться к вопросу о связи температуры листа с интенсивностью транспирации.

Наличие структурных изменений хлоропластов при длительном обезвоживании листа подтверждается электронно-микроскопическими наблюдениями [83]. Но экспериментально показано, что фотосинтез чувствителен не только к длительному обезвоживанию, но и к малым быстрым изменениям оводненности листа. В связи с этим интересны выполненные В.М. Иванченко [83] исследования хлоропластов, выделенных из листьев растений (овса и сахарной свеклы), подвергавшихся различным степеням обезвоживания (рис. 43).

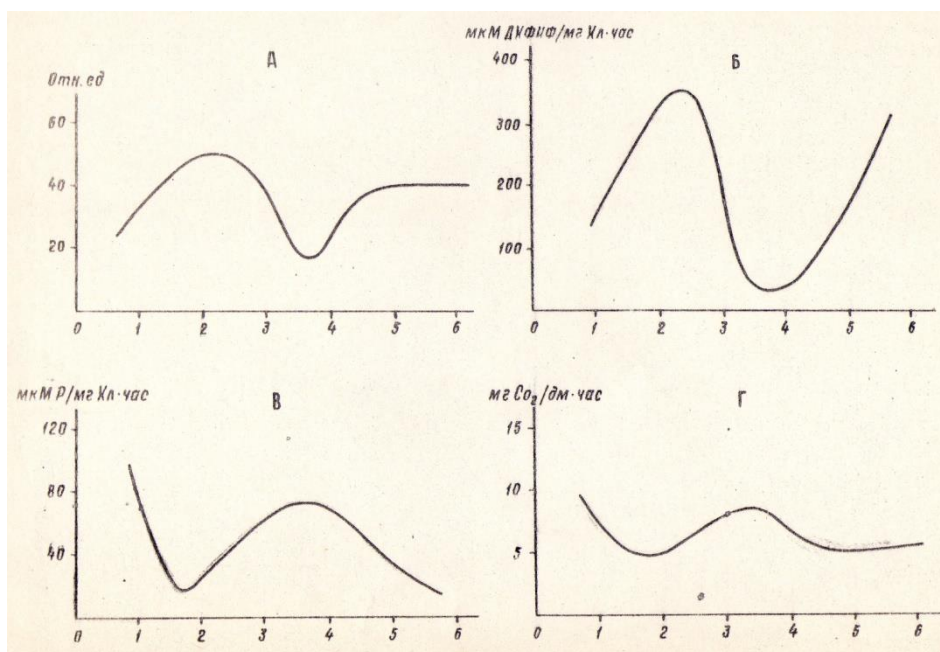


Рис. 43. Изменение объема хлоропластов (А), скорости реакции Хилла (Б), фосфорилирования (В) и ассимиляции CO_2 (Г) в связи с нарастанием водного дефицита в листьях овса [83]

По мере увеличения водного дефицита листа объем хлоропластов изменяется по кривой колебательного характера. Сначала их объем увеличивается, достигая максимума при дефиците 3,4–4 %, после чего наблюдается повторное

увеличение объема. Поскольку эти изменения объема происходят на фоне постепенного понижения оводненности клеток, они подтверждают способность хлоропластов к самостоятельному регулированию их водообмена, упоминавшуюся выше. На рисунке 43 показано также изменения функций хлоропластов при нарастающем водном дефиците листа. Изменения их по-разному коррелирует с изменениями объема хлоропластов: скорость реакции Хилла^x совпадает по фазам с изменением объема, скорость фотофосфорилирования^{xx} и ассимиляция CO₂ – противоположны им.

На основании многофакторного корреляционного анализа В.М. Иванченко [цит. по 137] предлагает следующую графическую модель:

Водный дефицит → Объем хлоропластов ↔ Первичные фотосинтетические процессы ↔ Интенсивность фотосинтеза.

Примечание:

Реакция Хилла^x – фотохимический процесс восстановления акцепторов электрона, происходящий в хлоропластах на свету. Общий вид реакции:

свет + А + Н₂О → Н₂А + ½ О₂, где А – акцептор электронов.

Фотофосфорилирование^{xx} – образование макроэргических соединений, в частности, АТФ, в хлоропластах при участии световой энергии.

«Это значит, что в каждой отдельный момент хлоропласты характеризуются определенным структурно-функциональным равновесием – пишет он. Это равновесие динамическое и представляет собой сущность адаптации фотосинтетического аппарата и постоянно изменяющейся оводненности ассимиляционной ткани, а в более широком плане – к условиям внешней среды.

Менее исследованной остается связь фотосинтеза с состоянием воды, несмотря на всю важность этого вопроса, поскольку «... направление химической реакции в системе определяется не количеством, а химическими потенциалами ее компонентов. Таким образом, непосредственная роль воды в фотосинтезе, состоящая в том, что вода вместе с углекислотой участвует в поступлении органического вещества, должна завесить от парциального химического потенциала воды, находящейся в ассимилирующих клетках» [цит. по 137].

Значение состояния воды в фотосинтезе подчеркивается тем, что перенос электронов играет на меньшую роль в реакциях фотосинтеза чем в дыхании.

В.К. Безуглов [цит. по 137] пишет, что фотохимическая активность хлоропластов в реакции Хилла может быть охарактеризована как величина электронного потока. Экспериментальные данные указывают на роль воды клеток в функционировании переносчиков электрон-транспортной цепи фотосинтеза [цит. по 137].

Выше была показана роль структуры воды в переносе электронов и протонов: ускорение этого переноса по цепочкам молекул воды, объединенных водородными связями.

Одной из первых работ в этой области было исследование связи ассимиляции CO_2 с гидратной протоплазмой мха *Dicranum undulatum*, выполненное А.М. Алексеевым и Н.А. Гусевым [цит. по 137]. Понятие: «гидратура» было предложено Г. Вальтером [цит. по 137]. Оно означает концентрацию воды в исследуемом теле (протоплазме). Гидратура, характеризуемая относительной упругостью (давлением) водяного пара, является показателем напряжения водного режима растения.

Между величинами осмотического давления раствора и относительным давлением пара над его поверхностью существует обратная зависимость:

$$P = 307 \cdot p_0 / p$$

где p_0 – максимальное давление пара при данной температуре,

p – соответствующее давление пара над раствором [цит. по 137].

Поэтому вместо относительной упругости пара для характеристики гидратуры можно пользоваться осмотическим давлением раствора (обратный показатель гидратуры). В клетках это может быть осмотическое давление клеточного сока.

Выбор объекта исследований объясняется тем, что мхи относятся по терминологии Вальтера, к пойкилогидрическим растениям (по современной терминологии – к пойкилогидровым), неспособным регулировать свою гидратуру и потому пассивно воспринимающим гидратуру окружающей среды. Нужная гидратура среды создавалась в камерах над растениями серной кислоты различных концентраций. Полученные данные приведены в табл. 71.

Оказалось, что мох, несмотря на принадлежность к пойкилогидровым растениям, способен в известной степени регулировать свою гидратуру. При изменении гидратуры окружающей среды на 30 % (от 100 до 70 %) гидратура протоплазмы изменялась лишь на 1 % (от 99 до 98 %). Ассимиляция CO_2 при снижении гидратуры протоплазмы и повышении осмотического давления клеточного сока сначала возрастала, при гидратуре 98,7 % достигала максимума, а при дальнейшем снижении падала, достигая при гидратуре 98 % отрицательного значения (т. е. CO_2 не поглощалось, а выделялось). Таким образом «феномен Бриллиант» проявился и в отношении состояния воды.

**Ход ассимиляции CO₂ мха *Dicranum undulatum*
в зависимости от гидратуры протоплазмы [цит. по 137]**

Гидратура, %		Осмотическое давление клеточного сока, МПа	Мг CO ₂ на 1 г сухого вещества за 1 час
окружающей среды	протоплазмы		
100	98,0	1,30	6,9
95,5	98,9	1,54	6,6
90,0	98,7	1,74	14,7
80,0	98,3	2,33	3,6
70,0	98,0	2,73	-1,3

А.М. Алексеев [2] произвел сопоставление ИФ листьев яровой пшеницы с величинами общей оводненности и осмотического давления клеточного сока (табл. 72).

**Характер связи между интенсивностью фотосинтеза (1),
содержанием воды в листьях (2)
и осмотическим давлением клеточного сока (3) в листьях пшеницы [2]**

Показатели, характеризующие корреляцию	Контроль	Засуха
$r_{1,2}$	+0,76	+0,69
$r_{1,3}$	-0,87	-0,76
$r_{2,3}$	-0,86	-0,84
$r_{1,2(3)}$	-0,62	-0,47

Сопоставление величин $r_{1,2}$ и $r_{1,3}$ показывает, что ИФ теснее связана с осмотическим давлением клеточного сока, чем с оводненностью листьев. Автор предполагает, что связь ИФ с оводненностью косвенная, определяющаяся отрицательной корреляцией между оводненностью и осмотическим давлением ($r_{2,3} = -0,84$ и $-0,86$).

Она исчезает при исключении влияния осмотического давления при расчете частных коэффициентов корреляции ($r_{1,2(3)} = +0,13$ и $+0,14$). Корреляция ИФ с осмотическим давлением сохраняется и при исключении влияния оводненности ($r_{1,3(2)} = +0,62$ и $-0,47$). В целом это согласуется с данными

табл. 71. В дальнейших исследованиях понятие гидратуры протоплазмы было заменено понятием активности воды клеток, основывающимся на парциальном химическом потенциале воды в них. В экспериментальном отношении разница этих понятий состоит в том, что обратным показателем для гидратуры служит осмотическое давление клеточного сока, а для активности воды – сосущая сила клеток. Несмотря на то, что во многих случаях эти параметры изменяются однозначно, сосущая сила является наиболее правильной характеристикой активности воды, так как она учитывает не только изменения осмотического, но и тургорного давления. Как уже говорилось давление влияет на структуру воды и подвижность ее молекул. Поэтому при характеристике активности воды необходимо учитывать тургорное давление, повышающее ее. Кроме того, на сосущей силе отражаются все изменения состояния воды в протоплазме, происходящие вследствие взаимодействия воды с высокомолекулярными соединениями и участия ее в метаболических процессах. Использование сосущей силы в качестве характеристики активности воды имеет и недостаток, зависящий от того, что на величину сосущей силы влияет не только состояние воды, но и проницаемость клеточных мембран (прежде всего плазмалеммы). Поэтому сосущая сила может дать лишь приближенное понятие об активности воды, если нет параллельных определений проницаемости плазмалеммы. Однако отсутствие других, достаточно простых и общедоступных приемов характеристики воды клеток заставляет мириться с этим недостатком.

В исследованиях интенсивности фотосинтеза листьев сирени были получены следующие коэффициенты корреляции ИФ с параметрами водного режима:

1 – интенсивность фотосинтеза, 2 – осмотическое давление клеточного сока, 3 – сосущая сила клеток, 4 – оводненность листьев.

$$r_{1,2} = -0,909$$

$$r_{1,3} = -0,976$$

$$r_{1,4} = +0,981$$

$$r_{1,2(3)} = +0,987$$

$$r_{1,3(2)} = -0,989$$

$$r_{1,2(4)} = +0,221$$

$$r_{1,2(4)} = -0,386$$

Наблюдается тесная отрицательная корреляция ИФ с величиной сосущей силы клеток ($r = -0,970$). Она не меняется при исключении влияния осмотического давления ($r_{1,2(3)} = +0,989$) и исчезает лишь при исключении влияния общей оводненности ($r_{1,3(4)} = -0,386$). Отрицательно коррелирует ИФ с осмотическим давлением ($r_{1,2} = 0,909$), причем корреляция также исчезает при исключе-

нии влияния общей оводненности ($r_{1,2(4)} = +0,221$). Таким образом, подтверждается положительная зависимость ИФ от активности воды клеток, а исчезновение корреляции при исключении влияния оводненности согласуется с таким выводом, так как связано, вероятно, с влиянием на ИФ свободной воды (с высокой активностью). Исключение этого влияния нарушает картину зависимости ИФ от активности воды.

Превращение отрицательной корреляции между ИФ и осмотическим давлением при исключении влияния сосущей силы в положительную ($r_{1,2(3)} = +0,987$) А.М. Алексеев [цит. по 137] объясняет тем, что при постоянной величине сосущей силы (т.е. при исключении ее влияния) величина осмотического давления из показателя напряжения водного режима превращается в показатель емкости и может служить характеристикой набухания клеточных коллоидов.

Положительное значение гидратации коллоидов для ИФ показано в табл. 73.

Между ИФ и гидратацией коллоидов наблюдается положительная корреляция ($r = +0,88$). Корреляция ИФ с количеством свободной воды в этом случае отрицательная ($r = -0,88$), что как будто бы противоречит сказанному выше о положительной зависимости ИФ от активности воды. Аналогичные данные получены Н.А. Гусевым [цит. по 137].

Таблица 73

Интенсивность ассимиляции CO_2 и некоторые показатели водного режима листьев яровой пшеницы в фазе колошения [3]

Варианты	Количество Воды, г/4г сырого в-ва		Числа гидратации, г вода/г сухого в-ва	Ассимиляция CO_2 , мг сухого в-ва на 1 дцм листа за 1 час
	свободной	связанной		
Контроль	1,38	1,18	0,62	24,8
P_{60} по всходам	0,98	1,59	1,04	39,8
$P_{60,30}$ по всходам	0,79	1,78	0,95	36,7
$P_{60,30}$ по всходам + $P_{30,60}$ перед колошением	0,46	2,15	1,25	41,8

Как видно на рис. 44, изменения ИФ находятся в соответствии с изменениями сосущей силы ($r = +0,89$) и связанной воды ($r = +0,93$), а с изменениями свободной воды в обратной зависимости ($r = -0,91$).

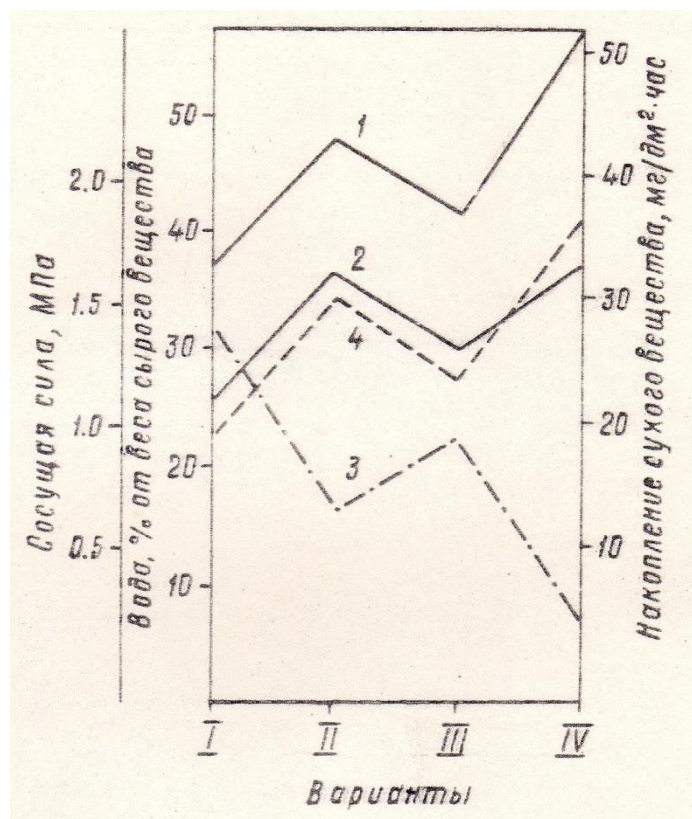


Рис. 44. Влияние состояния воды на фотосинтез яровой пшеницы, фаза колошения [цит. по 137]: 1 – связанная вода, 2 – фотосинтез, 3 – свободная вода, 4 – сосущая сила, I-VI – варианты опыта, различающиеся внесением подкормов

Такое кажущееся противоречие данных о связи ИФ с состоянием воды клеток объясняется тем, что кроме непосредственного участия в фотосинтезе в качестве из исходных веществ для синтеза первичных ассимилятов, вода может оказывать косвенное влияние на этот процесс, в первую очередь путем изменения состояния коллоидов пластид и протоплазмы. Некоторые авторы склонны последнему обстоятельству придавать особое значение. Так, например, Бриллиант считает, что «только в случае значительного водного дефицита в листьях ограничивающим фактором, быть может, является и прямой недостаток воды, как исходного материала для синтеза углеводов. Если же не считать таких крайних условий – добавляет она – главная роль воды заключается, по-видимому, в ее влиянии живые коллоиды клеток, в ее необходимости для нормального функционирования пластид и всей протоплазмы. Это влияние наиболее непосредственно задевает темновые реакции фотосинтеза ..., но косвенно

отражается и на фотохимическом процессе, который мы не можем мыслить оторванно от его живого субстрата», [цит. по 137].

П.А. Генкель [цит. по 137] также отмечает связь повышенной интенсивности фотосинтеза закаленных против засухи растений с повышенной гидрофильностью коллоидов протоплазмы.

Нельзя также забывать сказанного выше о необходимости оптимального сочетания параметров состояния воды для максимальной активности ферментов.

Таким образом, можно говорить о двойственной роли воды в процессе фотосинтеза, причем прямая ее роль определяет положительную зависимость от гидратации биополимеров (включая и ферменты).

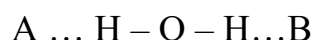
Таблица 74

Энергия водородных связей воды (кДж) [цит. по 137]

Соединения	E _H	
	более прочной связи ^x	более слабой связи ^x
Хлорофилл (а и б)	20,9 – 25,5	10,9 – 12,1
НАДФ	29,3 – 34,7	24,3 – 25,9
НАД	33,5 – 34,7	25,1 – 26,8
АДФ	30,1 – 31,8	26,4 – 26,8
Неорганические фосфаты	35,2 – 37,2	18,0 – 18,8

x – авторы предполагают, что более прочные связи образуются с атомами азота, более слабые – с атомами кислорода.

Косвенная роль воды фотосинтезе подчеркивается данными А.В. Карякина и Г.А. Кривенцовой [цит. по 137], полученными при помощи метода инфракрасной спектроскопии и показывающими высокую энергию водородных связей воды, взаимодействующей с некоторыми соединениями, принимающими участие в процессе фотосинтеза (табл. 74). Основываясь на полученных данных о высокой энергии водородных связей такой воды и данных литературы о жестком связывании воды в хлоропластах, авторы предполагают, что вода в этих соединениях находится в напряженном состоянии, как бы на растяжку:



Сведений о связи процесса фотосинтеза с подвижностью воды клеток очень мало. На основании экспериментального материала А.М. Алексеев и Г.А. Пахомова [цит. по 137] приходят к заключению, что показателями подвижности воды в цитоплазме на молекулярном уровне могут служить величи-

ны действительной диэлектрической проницаемости и коэффициента самодиффузии воды.

Величина действительной диэлектрической проницаемости (E^1) определяется ориентационной поляризацией дипольных молекул веществ, входящих в состав цитоплазмы. Вращение дипольных молекул требует определенного, хотя и незначительного времени, зависящего от величины молекулы и называемого периодом (или временем) релаксации. Для малых молекул время релаксации меньше, для больших больше. Если колебания внешнего электрического поля происходит с частотой, превышающей время релаксации, то молекулы этого вещества не успевают повернуться и не вносят вклад и величину действительной диэлектрической проницаемости. При определении на сверхвысоких частотах (СВЧ), т.е. при частоте внешнего электрического поля не менее 10^8 гц, крупные и малоподвижные молекулы белка вносят лишь незначительный вклад и величину действительной диэлектрической проницаемости, и она определяется в основном молекулами свободной, т. е. более подвижной воды [цит. по 137]. Поэтому увеличение E^1 указывает на увеличение доли свободной воды, а следовательно – на увеличение общей подвижности воды в цитоплазме. В таблице 75 показана связь чистой продуктивности фотосинтеза с величиной E^1 .

Продуктивность фотосинтеза повышается по мере уменьшения действительной диэлектрической проницаемости (r от -67 до -0,88). Следовательно, она положительно связана с упорядоченностью воды (увеличением числа водородных связей в ней). Это согласуется с представлением о положительной роли водородных связей в переносе электронов.

Таблица 75

Действие стимуляторов роста на продуктивность фотосинтеза и величину действительной диэлектрической проницаемости листьев бобов [цит. по 137]

Физиологические показатели	Контроль	Стимуляторы роста			
		α -ИУК	гетеро-ауксин	аскорбиновая кислота	аденин
Чистая продуктивность фотосинтеза, мг на 1 дм ² за 1 час	41,0	47,4	49,1	57,3	49,8
E^1 листьев	51,2	43,2	49,2	44,8	43,6

Более точные и исчерпывающие сведения о связи фотосинтеза с состоянием воды должны быть получены при исследовании хлоропластов (а не клетки в целом). Как уже упоминалось, водный режим хлоропластов может проявлять известную автономность вследствие способности пластид самостоятельно его регулировать. Он также затронут в связи исследованиями В.М. Иванченко [83]. Здесь лишь напомним, что хлоропласты отличаются от клеток общей оводненностью (у хлоропластов ниже, чем у клеток в целом) и сосущей силой (выше, чем в клетке). Следовательно, активность воды хлоропластов ниже, чем у клетки в целом. Исследования состояния воды хлоропластов *in vivo* пока неосуществимо из-за методических трудностей отдельного изучения состояния воды разных частей интактной клетки. Изучение состояния воды изолированных хлоропластов также затруднительно, поскольку они выделяются в водные среды и перед исследователем возникает та же задача отдельного изучения двух категорий воды: внутри и вне хлоропластов. Обычно стремятся свести до минимума содержание внешней воды путем центрифугирования суспензии хлоропластов и осаждения их. В таком случае влиянием внешней воды можно пренебречь, но определение все же нельзя считать совершенно точным.

В таблице 76 приведены результаты одного из определений состояния воды изолированных хлоропластов в связи с их функциональной активности. По мере увеличения возраста растений в хлоропласте уменьшается время релаксации воды (τ), что указывает на повышение подвижности ее молекул. Интенсивность фотосинтеза при этом снижается. Таким образом, интенсивность фотосинтеза оказывается в обратной зависимости от активности воды.

Таблица 76

**Связь фотосинтеза
и подвижностью воды хлоропластов листьев бобов [цит. по 55]**

Возраст растений	Оводненность хлоропластов, г/г сухого в-ва	$\tau \cdot 10^{10}$ сек	Выделение O_2, мкМ/мг хлоропластов в 1 час
15	1,4	1,11	69
30	2,7	0,99	53
37	2,0	0,86	27

Увеличение подвижности молекул воды может быть результатом снижения числа водородных связей в ней. Согласно Ю.П. Сырникову [175], это должно уменьшать скорость переноса электронов.

В других исследованиях наблюдалась, наоборот, положительная зависимость интенсивности фотосинтеза от активности воды хлоропластов [цит. по 137]. По мнению Л.Н. Маторина и др. [цит. по 137], для запуска транспорта электронов необходима вода (с высокой активностью). Эти авторы показали, что кислородовыделяющая система и транспорт между фотосистемами включается при появлении подвижной воды с временем релаксации (определенным методом ЯМР), равным 1–2 мс. Но в этом случае речь идет о другом состоянии водного режима хлоропластов: когда в них отсутствует свободная вода. В таких условиях появление подвижной (свободной) воды должно оказать положительное влияние. Приведенные же в таблице 76 данные относятся к хлоропластам, у которых есть свободная вода. В.К. Боженко [цит. по 71] исследуя липид-белковые комплексы фотосинтетических мембран, приходит к заключению, что роль воды не ограничивается участием в фотоиндуцированном транспорте электронов, но влияет и на первичные процессы фотосинтеза, проходящие с участием мембранных белков, конформационные изменения которых зависят от изменения структуры ближайшего окружения: растворителя (воды) и липидов. Вместе с тем она подчеркивает, что увеличение количества воды и ее подвижности в системе РЦ (реагирующий центр белков) – детергент обуславливает увеличение эффективности переноса электрона от первичного к вторичному хинонному акцептору.

Расхождение результатов исследований связи функциональной активности и состояния воды хлоропластов может зависеть от неоднозначного изменения состояния воды в них. Как уже говорилось, при обезвоживании клеток оводненность хлоропластов меняется по кривой колебательного характера [83; 151]. Вряд ли состояние воды остается при этом неизменным. Г.И. Пахомова и С.П. Неуструева [цит. по 71] при помощи сканирующей микрокалориметрии показали, что ответная реакция изолированных хлоропластов на увеличение водного дефицита клеток проявляется не только в изменениях оводненности, но и в содержании гидратной воды. При нарастании дефицита до критического уровня гидратация увеличивается, после критического уровня снижается. Критическим уровнем дефицита авторы называют предел, после которого наступают необратимые повреждения структур клетки. В их опытах таким пределом оказался дефицит в 26 %. Коэффициенты гидратации хлоропластов имели следующие значения: контроль (оптимальное водоснабжение) 0,91 г/г сухого вещества, при дефиците 26 % (неповреждающем) 1,05 г/г при дефиците 32 % (повреждающем) 0,40 г/г. Методом спинового зонда авторы установили снижение микровязкости водной среды хлоропластов при дефиците 26 % и повышение ее

при дефиците 32 %. Следовательно, микровязкость находится в обратном соотношении с гидратацией. Это согласуется с двухфазной моделью гидратации, согласно которой увеличение слоя упорядоченной воды сопровождается более сильным увеличением слоя рузупорядоченной.

Вопрос о связи функциональной активности хлоропластов с состоянием воды в них нуждается в дальнейшей разработке. Но при этом встретятся те же трудности, которые отмечал В.М. Иванченко [83] в отношении объема их: неоднозначный характер изменений состояния воды и сложная взаимосвязь их с функциями хлоропластов из-за взаимозависимости и сложности связей между различными параметрами состояния воды и разными сторонами процесса фотосинтеза.

Устойчивость растений

Устойчивость растений понимается как приспособление (адаптация) их к действию неблагоприятных экстремальных воздействий окружающей среды путем ответных защитно-приспособительных реакций, способствующих возникновению нового гомеостаза [49].

Связи водного режима с устойчивостью растений к неблагоприятным условиям среды уделяется много внимания, особо отмечается засуха, поскольку она непосредственно влияет на водный режим растений.

Основываясь на результатах экспериментов и теоретических соображений, А.М. Алексеев [5; 7] выдвинул представление о цитоплазме как целостной системе, структура и состояние которой определяется взаимодействием основных ее ингредиентов – воды и белков, которые взаимосвязаны и взаимообусловлены, так что нарушение одного из них неизбежно вызывает изменение всей системы. С этой точки зрения устойчивость к неблагоприятным условиям должна определяться степенью сохранения структуры цитоплазмы за счет соответствующих изменений структуры и состояния всех ее компонентов (в первую очередь белков и воды). Важную роль при этом играет процесс гидратации макромолекул, способствующий через образование водородных связей созданию большего соответствия структуры воды и белков, а поэтому и прочности их взаимосвязи. Цитоплазма, как структурированная система имеет повышенную способность сохранения энергии (снижением энтропии), что также имеет значение в устойчивости растений против неблагоприятных воздействий.

Из всего сказанного следует, что «...повышение устойчивости растений против неблагоприятных условий не может сводиться к воздействию на от-

дельные физиологические процессы, а должно основываться на изменении структуры цитоплазмы, как целостной системы, определяющей весь метаболизм растений [5; 7].

Представление А.М. Алексеева о значении стабильности цитоплазмы в устойчивости растений согласуются с мнением многих других авторов. Так, П.Л. Привалов [146] рассматривает биологическую систему (комплекс макромолекулы – вода) в качестве вполне упорядоченной структуры. Е. Маковский [цит. по 137] отмечает, что под влиянием неблагоприятных воздействий, сначала разрушаются части биоструктуры, компоненты которых слабо связаны между собой, а те части биоструктуры, где взаимодействие компонентов прочнее, оказываются более устойчивыми. Д. Ригель [цит. по 137] и Г.А. Крестов [96] подчеркивают отрицательную зависимость энтропии от упорядоченности системы, а К.М. Хайдов [цит. по 137] утверждает возможности переноса этого постулата на биологические системы. Поскольку неблагоприятные воздействия ведут к увеличению энтропии, высокая упорядоченность биологической системы должны противодействовать этому. В.П. Ногтев [цит. по 137] пишет, что в комплексных механизмах физиологической устойчивости против засухи и экстремальных температур главную роль играют химическая природа (аминокислотный состав) протоплазменных белков, размер их гидросферы и состав ионосферы вокруг макромолекул. П.А. Генкель [49] подчеркивает важную роль стабильности структуры мембран в засухоустойчивости мезофитов. У более засухоустойчивых растений наблюдается более высокая стабильность мембран митохондрий и тилакоидов хлоропластов. Он отмечает большое значение для устойчивости к засухе гидрофильности биополимеров протоплазмы, ее эластичности и вязкости (свойств, связанных с взаимодействием белков и воды).

Объяснение связи устойчивости со структурой цитоплазмы и взаимодействием ее компонентов могут служить свойства кооперативных систем [цит. по 137]. В таких системах настолько сильны взаимодействия компонентов, что состояние каждого из них (и системы в целом) зависит от состояния других. Поэтому кооперативную систему следует рассматривать как совокупность взаимодействующих элементов. Это определяет такие, казалось бы, противоположные свойства, как лабильность и устойчивость системы. Лабильность зависит от возможности реагировать со многими (если не всеми) компонентами с быстрым переходом в новое функциональное состояние. Устойчивость же определяется тем, что «...сложная сетка слабых взаимодействий в какой-то степени предохраняет мембрану от случайных флуктуаций (под действием внешних факто-

ров), способных ее повредить. Каждая молекула белка противостоит этим возмущающим факторам... не только своим собственным «силовым полем», но и в значительной мере и всей сеткой межмолекулярных взаимодействий полимолекулярного ансамбля. Это в свою очередь должно стабилизировать состояние как каждого из партнеров, так и кооперативную структуру в целом» [цит. по 137]. Наличие в цитоплазме тесного взаимодействия основных ее компонентов – белков и воды – позволяет отнести ее к кооперативным системам со всеми характерными их свойствами.

Усиление взаимодействия воды и белков, следствием которого будет увеличение количества связанной воды, в известных пределах не должно вести к торможению физиологических процессов, так как приведенные выше данные о влиянии количества и состояния воды на активность ферментов, дыхание и фотосинтез показывают, что интенсивность этих процессов связана не с максимальным количеством свободной воды (и соответственно минимальным количеством связанной), как предполагали ранее, а с оптимальным соотношением параметров состояния воды. Следует добавить, что само представление о связывании воды в последнее время меняется. Если ранее полагали, что подвижность связанной воды приближается к подвижности молекул льда (т. е. снижена на 5-6 порядков по сравнению со свободной водой), то теперь признают существование связанной воды, подвижность молекул которой снижена лишь на 1–2 порядка по сравнению с подвижностью свободной воды. С.И. Аксенов [цит. по 137], отмечая, что жесткая стабилизация структуры белков должна затруднять их функционирование, выдвигает на первый план регуляторную роль взаимодействующей с ними воды и показывает ее значение в возникновении осцилляций полипептидной цепи белка.

Большой экспериментальный материал подтверждает представление о свойствах цитоплазмы, как целостной системы, являющейся основой устойчивости растений: повышение засухоустойчивости пшеницы при увеличении асимметрии макромолекул растворимых белков цитоплазмы и снижение подвижности воды в клетках под влиянием 2,4 Д [цит. по 137] и магния, изменения, характерные для первой фазы ответной реакции растений на действие засухи (табл. 77–81); повышение морозостойкости озимых культур при усилении гидратации белков [17]; усиление взаимодействия белков с водой при конформационных изменениях макромолекул, вызываемых микроэлементами и хлоролинхлорида [цит. по 137]; повышение устойчивости к действию ультразвука под влиянием стимуляторов роста, увеличивающих стабильность структуры цитоплазмы [цит. по 137].

Поскольку эти данные показывают однозначные изменения структурных компонентов цитоплазмы и всей цитоплазмы в целом, ведущие к повышению ее устойчивости против действия различных неблагоприятных факторов, можно говорить о свойствах цитоплазмы как основе неспецифической устойчивости растений. Представление об общей основе неспецифической устойчивости не исключает, разумеется, проявления специфической ответной реакции на действие различных факторов. Согласно П.А. Генкелю [49], действие любого неблагоприятного экстремального воздействия окружающей среды вызывает ряд ответных защитно-приспособительных реакций, часть из которых носит общий неспецифический характер, а другая часть – специфический к данному условию. Так, его исследования показали, что повышение устойчивости к засухе в целом определяется увеличением количества связанной воды (неспецифическая реакция), но при разграничении влияния засухи на действие обезвоживания и перегрева обнаруживается специфическая реакция: устойчивость к обезвоживанию повышается при увеличении эластичности протоплазмы, устойчивость к перегреву – при повышении вязкости ее.

Проявление защитно-приспособленных свойств организма имеет пределы, определяющиеся интенсивностью и продолжительностью действия неблагоприятного фактора, и биологическими особенностями растения. Одной из характерных черт адаптации растений является способность противостоять действующему неблагоприятному фактору до тех пор, пока воздействие его еще не вызывает повреждений, а ведет к перестройке организма на новый уровень сопротивления [49].

О. Штокер [цит. по 137], наблюдая изменения вязкости протоплазмы *Zamium maculatum* при прогрессирующем обезвоживании, установил две фазы ответной реакции растения: 1) фаза реакции, 2) фаза реституции (восстановления). В фазе реакции вязкость сначала падает, затем достигает исходной величины, а в фазе реституции резко повышается, в чем выражается ответная защитная реакция на обезвоживание.

Г. Селье [цит. по 137] ввел в медицине понятие стресса, который она определяет, как «... неспецифический ответ организма на любое предъявляемое ему требование». Понятие стресс перешло и в физиологию растений, но в смысле нарушения, вызываемого неблагоприятными условиями [49].

Г. Селье [цит. по 137] отмечает трехфазную природу приспособляемости организмов: 1) фаза тревоги, 2) фаза сопротивления, 3) фаза истощения. При длительной фазе истощения организм погибает. По-видимому, фаза реакции по Штокеру соответствует фазе тревоги по Селье, а фаза реституции – фазе сопротивления.

Наличие, по крайней мере, двух фаз ответной реакции растения на воздействие неблагоприятных факторов (в частности, обезвоживания) можно проследить на многих примерах. Выше уже говорилось о двухфазных изменениях интенсивности и эффективности дыхания при прогрессирующем обезвоживании (табл. 63, 64, 66) о двухфазной реакции хлоропластов на обезвоживание клеток: набухание при малом и умеренном обезвоживании и потери воды при сильном.

Остановимся более детально на засухоустойчивости растений, тесно связанной с состоянием их водного режима.

Экспериментальные данные показывают, что ответная реакция растений на действие засухи имеет, по крайней мере, две фазы: 1) приспособительная (соответствующая фазам реакции и реституции по Штокеру и фазам тревоги и сопротивления по Селье), 2) фаза начала нарушения структур и функций клеток (соответствующая фазе истощения по Селье). Примером могут служить данные табл. 77.

Таблица 77

**Влияние степени засухи, на соотношение отнятой 30 %
раствором сахарозы и оставшейся в листьях пшеницы воды [6]**

Год	Сорт	Варианты	Общая оводненность, г/г сухого в-ва	Разница с контролем		Количество воды, г/г сухого в-ва	
				г/г сухого в-ва	% от контроля	отнятой	оставшейся
Умеренная засуха							
1963	Лютесценс 62	Контроль	3,42	–	–	1,84	1,53
		Засуха	2,60	0,82	24	0,95	1,65
1964	Саратовская 29	Контроль	2,53	–	–	1,25	1,28
		Засуха	2,15	0,38	15	0,53	1,62
Сильная засуха							
1962	Лютесценс 62	Контроль	3,25	–	–	1,45	1,81
		Засуха	1,67	1,58	49	0,30	1,37
1963	Саратовская 29	Контроль	3,16	–	–	1,98	1,78
		Засуха	1,91	1,24	39	0,61	1,32

Две степени засухи резко различаются величиной водного дефицита. При умеренной засухе он составляет 15–25 %, при сильной 39–55 %. Степень засухи обусловила различное направление изменений оставшейся после воздействия 30 % раствора сахарозы в клетках воды (принимаемой за связанную). При умеренной засухе оно увеличивалось, при сильной уменьшалось.

Следовательно, можно допустить, что при умеренной засухе усилилось взаимодействие белков с водой, что должно вести к повышению стабильности (устойчивости) цитоплазмы. Значительное уменьшение количества оставшейся воды при засухе может быть следствием ослабления взаимодействия воды с белками и увеличения проницаемости клеточных мембран (из-за начавшихся нарушений структур). Ослабление взаимодействия воды с белками может быть результатом изменения соотношения различных фракций белков: резкого уменьшения гидрофильных более сложных (неэкстрагируемых) белков [6]. Такое изменение отношения белков может объясняться изменением направленности фотосинтетического процесса в сторону уменьшения доли высокомолекулярных соединений и увеличения доли более простых соединений: аланина, гексоз [177]. Кроме того, при сильном обезвоживании должна усиливаться гидrolитическая направленность протеаз (усиление распада уже существующих белков).

Но в рассматриваемом случае нельзя разграничивать влияния ослабления взаимодействия воды с белками и вероятного увеличения проницаемости мембран, так как разделение фракций воды основывается на извлечении части ее из клеток, а на этот процесс влияют оба упомянутые факторы. Для исключения влияния проницаемости мембран нужно определить изменение состояния воды непосредственно в клетках без извлечения ее. Такие данные приведены в табл. 78.

Изменения количества незамерзающей воды (определяемого в клетках без извлечения ее) аналогичны изменению количества оставшейся воды: при умеренной засухе (первая фаза ответной реакции растения) увеличение, при сильной засухе (вторая фаза ответной реакции) уменьшение. Увеличение количества оставшейся и незамерзающей воды при умеренной засухе было одинаковым (14 и 12 % от контроля), а уменьшение при сильной засухе различалось (52 и 25 %). Более сильное уменьшение количества отнятой воды могло быть связано с изменением проницаемости мембран.

Влияние разных степеней засухи на количество, остающейся после воздействия 30 % раствора сахарозы и незамерзающей при -6 °С воды в листьях яровой пшеницы [55]

Варианты	Количество оставшейся воды		Количество незамерзающей воды	
	% от общего	г/г сухого в-ва	% от общего	г/г сухого в-ва
Контроль	47	1,26	34	1,14
Умеренная засуха (дефицит 13–15 %)	57	1,44	46	1,28
Контроль	62	1,66	42	1,12
Сильная засуха (дефицит 25–30 %)	82	0,80	71	0,84

Кроме соотношения различных фракций белков, на взаимодействие их с водой влияют конформационные изменения их макромолекул, о чем уже говорилось выше (табл. 52–54). В этих таблицах было показано, что увеличение асимметрии макромолекул белков сопровождается усилением их гидратации (т. е. взаимодействия с водой). В таблице 52 показано, что при умеренной засухе (первая фаза ответной реакции) в листьях яровой пшеницы увеличивается асимметрия макромолекул α – хромопротеидов и β – нуклеопротеидов, что ведет к усилению их гидратации. Это согласуется с данными таблиц 77 и 78. Асимметрия и гидратация молекул β – хромопротеидов изменялись в обратном направлении, но, по-видимому, однонаправленные изменения двух первых фракций оказали преобладающее влияние, так как водоудерживающая способность листьев увеличилась (табл. 79).

Количество воды, остающееся после воздействия всех растворов, больше в листьях растений, подвергшихся умеренной засухе, т. е. их водоудерживающая способность выше, чем у контрольных. Причиной повышения водоудерживающей способности может быть как снижение активности воды в клетках, так и снижение проницаемости мембран. Но увеличение количества незамерзающей воды свидетельствует о действии первого из этих факторов.

**Водоудерживающая способность листьев пшеницы
и содержание незамерзающей воды в них при засухе [55]**

Варианты	Количество воды (г/г сухого в-ва), остающееся после воздействия растворов сахарозы с осмотическим давлением			Количество незамерзающей при -6° воды, г/г сухого в-ва
	1,9 МПа	3,4 МПа	9,3 МПа	
Контроль	2,19	1,43	0,76	1,20
Умеренная засуха	2,25	1,78	1,06	1,50
Контроль	–	1,66	0,91	1,12
Сильная засуха	–	0,80	0,60	0,84

Показано, что под влиянием магния асимметрии и гидратация макромолекул β – хромопротеидов при умеренной засухе меняются в том же направлении, как и двух остальных фракций. Это сопровождается повышением засухоустойчивости растений (меньшим снижением урожая при засухе) [цит. по 137].

Таким образом, в основе первой (приспособительной) фазы ответной реакции растения на действие засухи лежит усиление взаимодействия воды и белков, повышающее стабильность цитоплазмы, как целостной системы.

При действии сильной засухи происходили изменения белков, характерные для начала денатурации (резкое усиление комплексообразования и реакционной способности, уменьшение числа дисульфидных связей, указывающее на снижение прочности макромолекул). Сильно возрастает гидролитическая направленность протеаз [цит. по 137]. В результате должны уменьшаться гидратация (табл. 79) и иммобилизация воды. Начавшееся под влиянием сильного обезвоживания нарушение клеточных структур должно вызвать увеличение проницаемости мембран для воды. Все эти изменения обусловили снижение водоудерживающей способности листьев (табл. 79). Непродолжительная сильная засуха не вела к гибели растений, но вызывала сильное снижение их урожая. При большей длительности засухи наступала гибель растений. Это соответствует представлению Селье о фазе истощения.

Переход от первой фазы ответной реакции ко второй у различных растений происходит при разных степенях обезвоживания [цит. по 137]. Этот переход определяется адаптационными возможностями растения. В.В. [цит. по 137]

оценивает эту возможность на основании физико-химических свойств биополимеров, обуславливающих гибкость и подвижность всей системы биополимеров и способность их связывать воду. Граница адаптационных возможностей растений, по ее мнению, можно оценивать по диапазону авторегуляции водного режима, выражающейся в сопротивлении его тканей обезвоживанию (т. е. по водоудерживающей способности). Н.А. Сатарова [цит. по 137] связывает адаптационные возможности со способностью растения к синтезу белка. Поэтому в механизме адаптационных процессов растения она придает особое значение нуклеиновым кислотам, благодаря их роли в регуляции синтеза белка. Значение состояния белкосинтезирующей системы для засухоустойчивости растений подчеркивает также П.А. Генкель [49]. В процессе адаптации важное значение имеет уровень энергетических процессов растения, так как структуры живых систем в термодинамическом отношении неравновесны и поэтому для их сохранения необходима постоянная затрата энергии [214]. Это приобретает особое значение при действии экстремальных факторов, ведущих к нарушению структур и увеличению энтропии. Стабилизация энергетического потенциала клеток должна способствовать лучшему противодействию влиянию повреждающего фактора и более успешному ходу репарационных процессов [цит. по 137].

Указания на связь засухоустойчивости растений с увеличением количества связанной воды, гидрофильности биополимеров, повышением водоудерживающей способности есть в работах многих авторов [49; 104; 159].

Засуха вызывает не только обезвоживание, но и перегрев растений, потому что: во-первых, она часто сопровождается высокой температурой воздуха (особенно при суховее), во-вторых, сильно возрастает транспирация (вследствие снижения относительной влажности воздуха) и корневая система не успевает доставлять необходимое для охлаждения листьев количество воды даже при достаточном содержании ее в почве (в случае атмосферной засухи). При недостатке в почве доступной для растений воды (т.е. при почвенной засухе) разрыв между количеством испаряемой и поступающей из почвы воды резко возрастает и перегрев листьев становится еще сильнее. Поэтому П.А. Генкель [49] считает необходимым рассматривать отдельно реакцию растения на перегрев (жаростойкость) и обезвоживание (засухоустойчивость в узком смысле слова). В связи с этим последняя монография П.А. Генкеля называется «Физиология жаро- и засухоустойчивости растений» [49]. Исследованиями П.А. Генкеля и его сотрудников показано, что в основе устойчивости к обезвоживанию лежит способность протоплазмы противостоять механическому повреждению (отрыву протопласта от оболочки клетки, поврежденной сжимаю-

щейся оболочкой). При этом большое значение имеет эластичность протоплазмы, устойчивее оказывается более эластичная протоплазма.

В основе жаростойкости лежит вязкость протоплазмы. Наиболее устойчивой оказывается протоплазма в состоянии геля. В ней вся вода находится в связанном состоянии, свободная вода отсутствует. Оба эти свойства протоплазмы – эластичность и вязкость – зависят от свойства основных ингредиентов – ее белков и воды, и их взаимодействия.

Ответная реакция растения на действие высокой температуры (в определенных пределах) близка к описанной уже первой фазе ответной реакции на обезвоживание. Так, К.А. Баданова [цит. по 137] отметила повышение гидрофильности и вязкости протоплазмы, а также увеличение содержания связанной воды в ней при сушове.

В.Ф. Альтергот и С.С. Мордкович [цит. по 137] полагают, что вред от перегрева больше, чем от обезвоживания, так как повреждения растений высокой температурой глубоко затрагивают весь обмен веществ, они так характеризуют повреждения под влиянием перегрева: «Общая тенденция – снижение свободной энергии системы, распад сложных биоконплексов, освобождение различных физиологически активных соединений, подавление синтеза, усиление распада НК, белков, хлорофилла, деполимеризации важнейших соединений, увеличение экзосмоса электролитов и неэлектролитов выявляют нарушение структуры и функции мембран». Здесь речь идет о повреждениях, вызванных сильным перегревом, (т. е. о фазе истощения по Селье).

Перегрев вызывает и более сильные нарушения состояния воды в листьях (табл. 80). Под влиянием засухи при температуре контроля вдвое возросло отношение связанной воды к свободной (главным образом, за счет уменьшения количества свободной воды). Под влиянием такой же засухи, но при повышенной температуре отношение связанной воды к свободной, наоборот, уменьшилось по сравнению с контролем и стало почти втрое ниже, чем во время засухи при неизменной температуре. В этом случае изменение определялось, прежде всего, снижением количества связанной воды. Одной из причин изменений содержания связанной воды были нарушения фосфорного обмена, сравнительно небольшие при обычной засухе и очень сильные во время засухи при повышенной температуре (отношение органического фосфора к неорганическому уменьшалось вдвое по сравнению с контролем). Корреляция между количеством связанной воды и отношением органического фосфора к неорганическому положительная ($r = +0,94$).

Состояние воды в листьях пшеницы [цит. по 71]

Варианты	Содержание воды, г/г сухого в-ва		Отношение связанной воды к свободной	Отношение органического фосфора к неорганиче- скому
	замерзающей при -6 °С (свободной)	незамерзаю- щей (свя- занной)		
Контроль (23–27 °С)	2,3	1,6	0,70	1,86
Засуха при нормальной температуре (23–27 °С)	1,2	1,8	1,50	1,77
Засуха при повышенной температуре (34–35 °С)	1,8	1,0	0,56	0,98

В таблице 81 показано влияние обезвоживания (засухи при контрольной температуре) и перегрева по отдельности.

Влияние засухи и высокой температуры на состояние воды
в листьях пшеницы [55]

Варианты	Отношение связанной воды к свободной	Отношение орга- нического фос- фора к неоргани- ческому	Отношение белкового азота к небелковому
Контроль (полив до 70 % полн. влаг., темпе- ратура 27–30 °С)	0,55	1,20	1,57
Засуха (о.в.д. 15 %, температура 27–30 °С)	1,14	1,22	3,43
Повышения температу- ры (полив до 70 % п.вл.п., температура 36–38 °С)	0,36	0,85	1,47

Под влиянием умеренной засухи отношение связанной воды к свободной увеличилось вдвое по сравнению с контролем, а под влиянием повышенной температуре уменьшалось на 35 %. Причиной повышения его при засухе было сильное увеличение количества белкового азота, а причиной снижения при высокой температуре прежде всего уменьшение количества органического фосфора.

Таким образом, данные, приведенные в двух последних таблицах, повреждают мнение В.Ф. Альтергота и С.С. Мордкович [цит. по 137] о более сильных нарушениях, вызываемых перегревом (по сравнению с действием обезвоживания) и о распаде сложных биоконплексов под его влиянием.

Растения неодинаково реагируют на недостаток воды в разные периоды своего развития. Еще в начале XX века агрометеоролог и климатолог П.И. Броунов [цит. по 137], а позднее другие авторы, сопоставив урожаи различных культур растений с количеством выпавших осадков, пришли к заключению, что у каждого растения во время вегетации есть период, когда оно особенно чувствительно к недостатку влаги в окружающей среде. Эти периоды вегетации Броунов назвал «критическими периодами». Недостаток воды во время критического периода особенно сильно отражается на урожае растений. Учение о критических периодах в отношении воды в физиологическом аспекте разработано Ф.Д. Сказкиным [цит. по 137]. Им составлена сводка о критических периодах у разных растений:

Культура	Критический период
Озимая пшеница и рожь	трубкование – колошение
Яровая пшеница, ячмень, овес	трубкование – колошение
Кукуруза	цветение – молочная спелость
Сорго, просо	выметывание метелки
Бобовые, гречиха, горчица	цветение
Подсолнечник	образование корзинки – цветение
Хлопчатник	цветение – заложение коробочки
Бахчевые	цветение – созревание
Свекла на семена	стрелкование – цветение
Картофель	цветение – формирование клубня
Томаты	цветение – формирование плодов

Ф.Д. Сказкин [цит. по 137] различает два типа растений: с коротким и длинным критическими периодами. Представителем первого типа может быть ячмень, второго – овес (рис. 45).

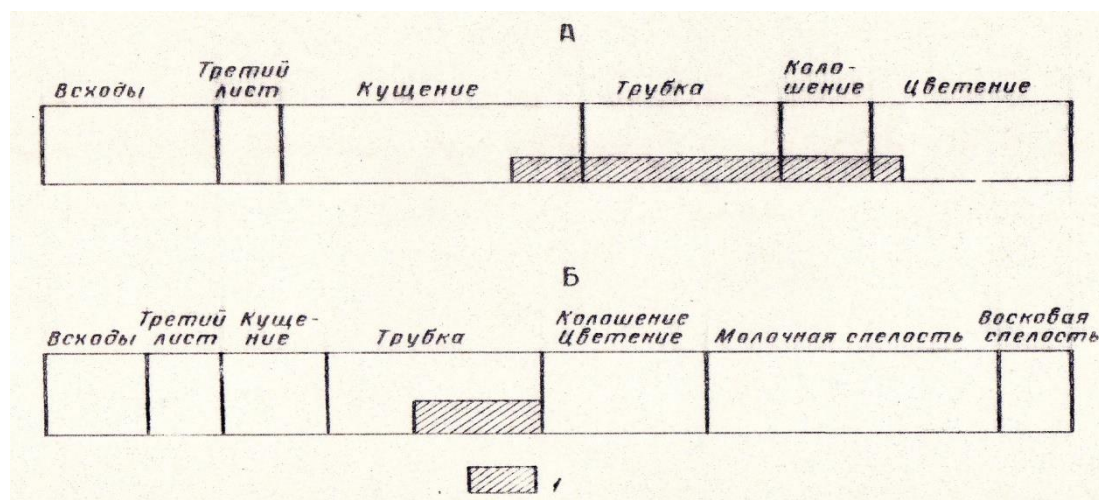


Рис. 45. Растения с коротким и длинным критическим периодом [цит. по 137]: А – ячмень, Б – овес

Поскольку физиологические изменения не всегда совпадают с фазами развития растений (т. е. появлением всходов, кущением, трубкованием и т. д.) начали появляться работы, где авторы пытаются установить более объективные показатели онтогенеза с целью лучшей характеристики физиологического состояния растений на данном этапе его онтогенеза. В качестве таких показателей были использованы этапы развития вегетативных и репродуктивных органов ([цит. по 137]).

Рассмотрение этого вопроса не входит в наши задачи. Он детально рассмотрен в монографии Ф.Д. Сказкина «Критические периоды у растений по отношению к недостатку воды в почве» [цит. по 137].

Продуктивность растений

Физиология растений представляет собой теоретическую основу растениеводства. Потому в конечном итоге ее цель рекомендации мероприятий, направленных на получение высоких и устойчивых урожаев сельскохозяйственных культур. Но урожай зависит от хода физиологических процессов: интенсивности фотосинтеза и размера поверхности листьев, определяющих синтез органических соединений поступления из почвы необходимых питательных веществ, прежде всего азота и фосфора, без которых невозможен синтез белковых соединений, активности ферментов, определяющих ход процессов обмена веществ и т. д.

Выше было показано, что все эти процессы связаны с количеством и состоянием воды в растении. Отсюда следует и зависимость продуктивности растений от состояния их водного режима.

Ране уже упоминалось, что долгое время интенсивность физиологических процессов ставили в зависимость только от содержания свободной воды в клетках растения. Из предшествующего материала становится ясным, что такое представление слишком упрощено. Наибольшую интенсивность физиологических процессов следует связывать с оптимальным сочетанием параметров водообмена и состояния воды растений. Это относится и к продуктивности растений, что показывает данные табл. 82.

При решении вопроса, какой из показателей водного режима листьев наиболее коррелировал с урожаем зерна, необходимо оперировать так называемыми хронологическими средними величинами отдельных показателей, вычисленными за весь вегетационный период (или хотя бы за значительную часть его), так как только деятельность листьев за весь период вегетации может определить величину урожая.

Судя по величине урожая, наиболее благоприятный водный режим листьев имели растения второго варианта, эти растения имели максимальное количество свободной и связанной воды и минимальную сосущую силу клеток. Растения этого варианта опыта дали и наиболее высокий урожай.

Таблица 82

Сопоставление хронологических средних величин показателей водного режима листьев яровой пшеницы (вычисленных за период времени от фазы кущения до фазы молочной спелости) с урожаем зерна [цит. по 137]

Варианты	Количество воды, г/г сухого в-ва			Сосущая сила клеток, МПа	Урожай зерна, ц/га
	общее	свобод- ной ^x	связан- ной ^x		
Без полива	2,13	1,31	0,82	1,22	13
3 полива до 60 % полной влагоемкости почвы	4,56	1,78	2,78	0,78	23
4 полива до 40 % полной влагоемкости почвы	2,57	1,21	1,36	0,93	19
x – за свободную принята вода, отнимаемая 30 % раствором сахарозы (3,4 МПа) за связанную – оставшаяся					

Для выявления степени сопряженности хронологических средних величин показателей водного режима листьев с урожаем зерна были вычислены соответствующие коэффициенты корреляции, которые приведены в табл. 83. При этом была принята следующая нумерация корреляционных величин: 1 – урожай зерна, 2 – общая оводненность листьев, 3 – количество свободной воды, 4 – количество связанной воды, 5 – сосущая сила.

Таблица 83

Характер и степень сопряженности урожая зерна яровой пшеницы с отдельными показателями водного режима растений [цит. по 137]

$r_{1,2}$	+0,89
$r_{1,3}$	+0,69
$r_{1,4}$	+0,93
$r_{1,5}$	-0,99
$r_{1,4(5)}$	+0,96
$r_{1,5(4)}$	-0,98

Наиболее тесная положительная корреляция наблюдается между величиной урожая и хронологической средней количества связанной воды ($r_{1,4} = +0,93$), а наиболее тесная отрицательная корреляция между урожаем и средней хронологической величиной сосущей силы ($r_{1,5} = -0,99$)

Корреляция между урожаем и количеством свободной воды положительная, но не очень тесная ($r_{1,3} = +0,69$).

Таким образом, урожай наиболее тесно связан с количеством связанной воды и с активностью воды листьев (так как сосущая сила, с которой урожай отрицательно коррелирует, является обратным показателем активности воды). Аналогичная зависимость от состояния воды листьев была установлена для фотосинтеза. Эта зависимость иллюстрирует прямую и косвенную роль воды в фотосинтезе. Характер зависимости урожая от этих параметров водного режима листьев сохраняется и при исключении влияния одного из них, что видно из приведенных в табл. 83 частных коэффициентов корреляции.

Положительная корреляция урожая с общей оводненностью листьев вполне понятна, поскольку общее количество воды влияет и на активность ее, и на содержание связанной воды.

Положительная связь урожая с общей оводненностью листьев отмечается многими исследованиями. Примером могут служить и данные табл. 84. Один

полив в фазе трубкования (критический в отношении воды период пшеницы) повысил оводненность листьев на 0,14–0,39 г/г сухого вещества и урожай зерна на 6–7 ц/га.

Таблица 84

**Содержание воды в листьях (в 13 ч)
и урожай различных сортов яровой пшеницы [139]**

Сорта и варианты опыта	Содержание воды, г/г сухого в-ва				Урожай зерна	
	9/VI	17/VI	24/VI	среднее	ц/га	%
Лютосценс 62						
без полива	3,57	3,04	1,94	2,85	17,6	100,0
полив в трубковании (350 м ³ /га)	3,93	2,11	1,89	2,99	24,9	141,5
Общественная						
без полива	3,45	2,64	1,71	2,60	16,8	100,0
полив в трубковании (350 м ³ /га)	3,72	3,16	2,10	2,99	22,8	135,7
Гордеиформе						
без полива	4,04	2,96	1,94	2,98	18,6	100,0
полив в трубковании (350 м ³ /га)	4,17	3,27	3,43	3,29	22,6	121,5

К сожалению, исследований, позволяющих проследить связь урожая с параметрами состояния воды, очень мало.

Некоторые данные из этой области приведены в табл. 85, в которой показана отрицательная зависимость урожая зерна от сосущей силы листьев. Коэффициент корреляции между этими величинами равен 0,95. Следовательно, он подтверждает данные таблиц 80 и 81 о положительной зависимости урожая от активности воды листьев.

В таблице 86 показана зависимость между урожаем зерна кукурузы и содержанием в ее листьях воды, не отнимаемой 30 % раствором сахарозы (3,4 МПа).

**Влияние влагозарядных и вегетационных поливов
на величину сосущей силы листьев (МПа)
и урожай зерна яровой пшеницы [139]**

Варианты	Дата взятия проб					Урожай зерна	
	18/ VI	26/ VI	30/ VI	5/ VII	12/ VII	ц/га	%
1. Без орошения	1,27	1,96	2,55	2,15	1,96	8,7	100,0
2. Осенняя влагозарядка	0,96	1,60	1,43	1,78	1,78	14,7	170,0
3. Осенняя влагозарядка +2 вегетационных полива	0,81	1,27	1,11	1,43	1,43	24,5	281,6
4. 2 вегетационных полива	0,81	1,60	1,11	1,60	1,43	25,1	288,5

К сожалению, в этом опыте количество неотнимаемой («связанной») воды определялось только дважды, что не позволяет рассчитать хронологических величин. Однако в обоих случаях наблюдается положительная корреляция между связанной водой и урожаем: в фазе 11–12 листьев $r = +0,78$, в фазе образования метелки $r = +0,99$. Следовательно, эти результаты согласуются с данными таблиц 80 и 81.

Содержание неотнятой воды и урожай зерна кукурузы [цит. по 137]

Варианты	Количество неотнятой воды, г/г сухой массы		Урожай зерна, г/сосуд
	фаза 11–12 листа	образование метелки	
Без калия	2,25	2,79	73
K_1^x	2,67	3,01	151
K_2^x	2,43	3,03	157

x – индексы означают количество K_2O в граммах на вегетационный сосуд

Как показывает большинство приведенных экспериментальных данных, наиболее употребительным и радикальным способом воздействия на водный режим растений с целью повышения их продуктивности является орошение. Но не следует думать, что вопрос об орошении сельскохозяйственных культур решается просто: чем больше поливать, тем лучше. Избыточное увлажнение

растений может причинить им такой же вред, как недостаточное. Ф.Д. Сказкин [цит. по 137] показал, что при избыточном увлажнении, как и при недостаточном, особенно в критический период можно наблюдать снижение количества воды как в листьях, так и в колосьях. Это объясняется резким снижением аэрации почвы, что нарушает метаболизм корней. Выше было показано, что в нагнетании воды корнем важную роль играет активный транспорт ее, зависящий от метаболической энергии и выключающийся при разобщении окисления и фосфорилирования. Аналогичное значение имеет снижение окисления в условиях избыточной влажности почвы. В таблице 87 показано понижение дыхания корней кукурузы в результате их затопления.

Таблица 87

Влияние затопления на дыхание корней кукурузы [155]

Варианты	Поглощение O ₂	Выделение CO ₂	Дыхательный коэффициент (CO ₂ /O ₂)
	вмкл/г сырого в-ва за 1 час		
Контроль – нормальная аэрация	243,5	213,9	0,88
Затопление корней в течение 3 суток	200,8	158,8	0,79
Затопление корней в течение 5 суток	164,0	169,0	1,03

Затопление сильно снижает поглощение O₂ корнями, при чем это снижение прогрессирует по мере увеличения срока затопления. Выделение CO₂ сначала тоже снижается, но при увеличении срока затопления несколько возрастает, что позволяет предполагать усиление гликолитических процессов в корнях (происходящих без участия экзогенного кислорода). Ф.Д. Самуиловым [155] показано, что под влиянием затопления в корнях кукурузы уменьшается общая оводненность, водоудерживающая способность и увеличивается коэффициент самодиффузии воды. Снижение оводненности является, очевидно, следствием нарушения активного транспорта воды; уменьшение водоудерживающей способности и увеличение коэффициента самодиффузии может быть результатом повышения проницаемости клеточных мембран вследствие нарушения энергетического обмена в тканях при затоплении корней.

На рисунке 46 показано снижение поглощения воды корнями в анаэробных условиях (избыток воды): в корнях кукурузы поглощение воды уменьшалось больше, чем вдвое, в корнях подсолнечника почти в 4 раза.

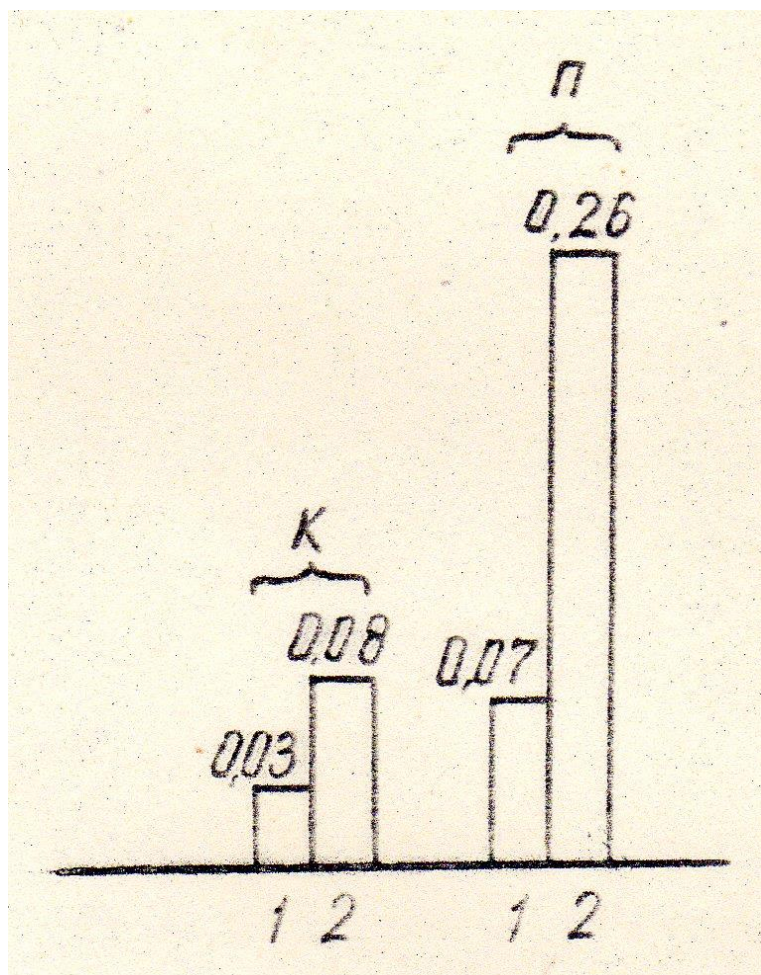


Рис. 46. Поглощение воды (мл/час на 1 см) корнями растений в анаэробных и аэробных условиях [цит. по 137]: К – кукуруза, П – подсолнечник, 1 – анаэробные условия, 2 – аэробные условия

Рисунок 47 показывает изменения состояния воды в листьях яровой пшеницы при разных условиях водоснабжения: полив до 70 % полной влагоемкости почвы (контроль), полив до 40 % полной влагоемкости (избыточное водоснабжение) и полив до 100 % полной влагоемкости (избыточное водоснабжение). Как при недостаточном, так и при избыточном водоснабжении в листьях несколько снижается общая оводненность, но уменьшается количество воды, отнимаемой минимальными силами (до 1,3 МПа), и также сильно увеличивается количество наиболее прочно удерживаемой (силами более 15,5 МПа) воды. Это подтверждает мнение Ф.Д. Сказкина [цит. по 137] о сходстве изменений параметров водного режима растений при недостаточном и избыточном водоснабжении.

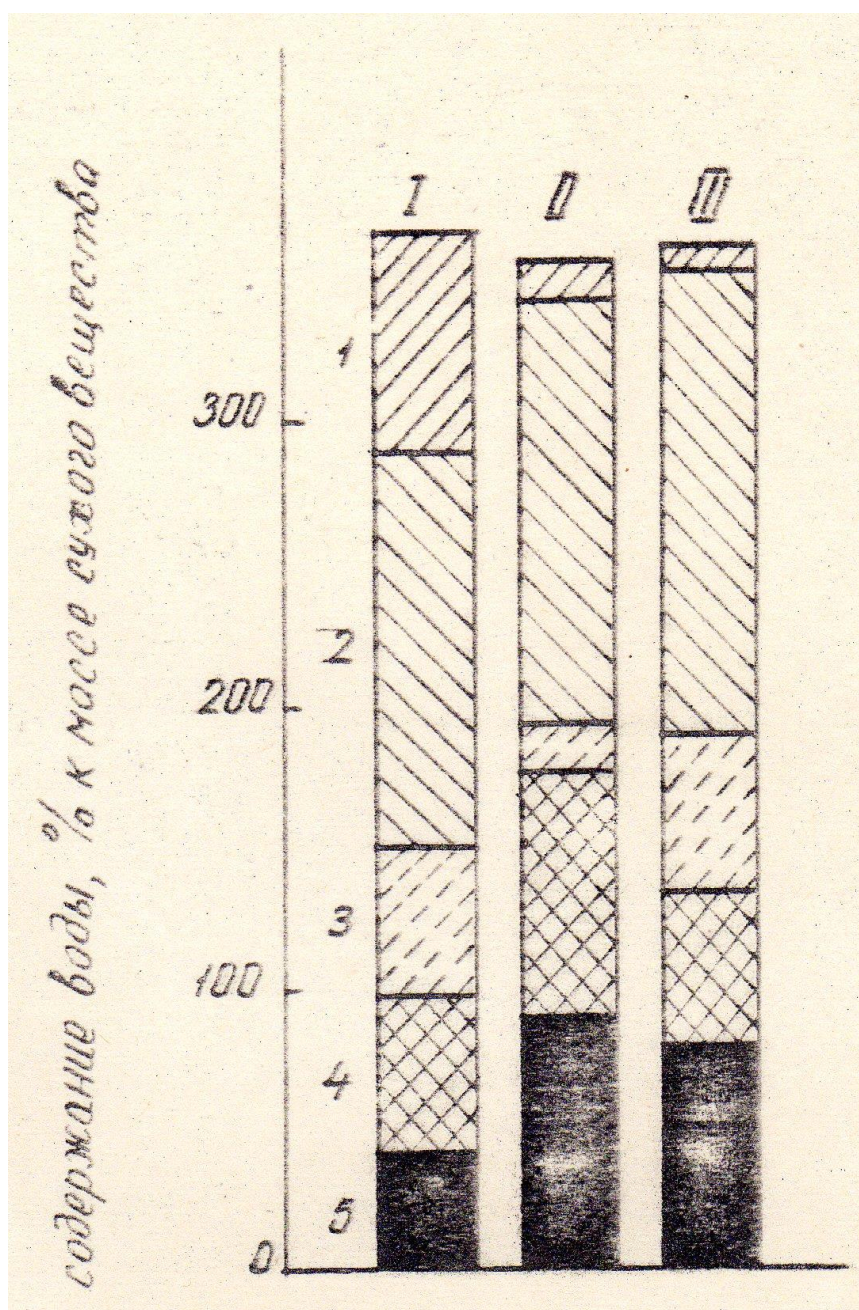


Рис. 47. Изменения состояния воды в листьях пшеницы при разных условиях водоснабжения [цит. по 137]: I – контроль, II – недостаточное водоснабжение, III – избыточное водоснабжение: 1 – вода, отнимаемая силами до 1,3 МПа, 2 – от 1,3 до 3:4 МПа, 3 – от 3,4 до 4,5 МПа, 4 – от 5,6 до 15,5 МПа, 5 – более 15,5 МПа

Ф.Д. Сказкин [цит. по 137] отмечает, что избыточная влажность почвы задерживает развитие растений (созревание ячменя задерживается на 7–10 дней по сравнению с контрольными растениями) и ведет к снижению урожая, главной причиной которого является нарушение деятельности корневой системы. Снижение урожая ячменя при затоплении почвы (120 % от полной влагоемкости) показывают данные табл. 88.

Влияние затопления на урожай ячменя [цит. по 137]

Варианты	Количество зерен		Вес 1000 зерен, г		Общий урожай зерна с 10 растений	
	в главном колосе	в боковых колосках	главного колоса	боковых колосков	г	% от контроля
Оптимальное увлажнение весь период вегетации (контроль)	16,2	10,7	49,4	42,7	19,24	100
Затопление на световой стадии	8,4	7,7	35,7	36,6	6,79	35,3
Затопление на III стадии	0,2	8,2	0,0	32,7	4,34	22,6
Затопление на IV стадии	12,2	6,1	36,5	28,9	5,50	28,6

Стадии развития растений определялись по дифференциации конусов нарастания: начало световой стадии и появление колосковых бугорков, начало третьей стадии – появление тычиночных бугорков, конец ее – завершение процесса оплодотворения.

Затопление корней во всех стадиях развития отрицательно сказалось на урожае: снизилось количество зерен (особенно в главном колосе) вес 1000 зерен (также особенно в главном колосе) и общий урожай зерна, который снизился на 65–78 % от контроля. Особенно сильное действие оказало затопление на III стадии, когда в главных колосьях почти не образовалось зерен, и урожай (минимальный в этом случае) получался лишь на счет боковых колосков.

Избыточное орошение не только вредно для растений, но ухудшает и свойства почвы, способствуя их засолению. Кроме того, ненужного расхода поливной воды особо следует опасаться в условиях нарастающего на Земле дефицита пресной воды.

Чаще всего нормы орошения рассчитываются таким образом, чтобы поддерживать влажность почвы на уровне 70 % полной влагоемкости (и не ниже 60 %). Однако значительно лучший результат дает орошение по действи-

тельным физиологическим потребностям сельскохозяйственных культур, с учетом того, что эти потребности меняются в течение вегетационного периода (особенно во время критического по отношению к воде периода). Н.С. Петин [140] пишет: «Наиболее правильным и объективным является физиологический метод (определение по сосущей силе и концентрации клеточного сока листьев), который позволяет с большей точностью регулировать водный режим почвы в соответствии с потребностью самих растений. Для многих культур установлены предельные величины физиологических показателей по фазам развития, при которых своевременно требуется проводить очередной полив».

Примером большей эффективности поливов по физиологическим признакам могут служить данные табл. 89.

Таблица 89

Урожай сахарной свеклы при разных способах полива [140]

Показатели урожая	Полив по влажности почвы (до 80 % полной влагоемкости)	Полив по концентрации клеточного сока листьев
Урожай корнеплодов, ц/га	744	764
Сахаристость, %	16,5	17,0
Сбор сахара, ц/га	122,6	129,9
Оросительная норма, м ³ /га	3296	2982

Как видно из представленных в этой таблице результатов, при поливе по физиологическим признакам (по концентрации клеточного сока по сравнению с поливом по влажности почвы получен более высокий урожай корнеплодов (на 20 ц/га) и общий сбор сахара (на 7,3 ц/га при меньшей (на 314 м³/га) оросительной норме.

Но даже при правильно организованном поливе не всегда можно гарантировать получение устойчивых урожаев с/х культур, так как остается вредное действие атмосферной засухи. Под атмосферной засухой понимают очень низкую относительную влажность воздуха, обычно сопровождающуюся высокой температурой. Таблица 90 показывает, какой ущерб может принести атмосферная засуха на фоне полива. При одинаковых нормах орошения и сроках сева атмосферная засуха 1972 г. снизила урожай зерна проса при ранних сроках сева на 2–3 ц/га, при поздних – на 10 ц/га (в среднем на 6–7 ц/га).

Урожай зерна проса (ц/га) полученный на Кинельской селекционной станции при орошении и разных сроках сева [цит. по 137]

Сроки сева	Атмосферная засуха		
	1972 г.	1973 г.	1974 г.
5 – 10/V	44,8	47,7	47,5
15 – 20/V	46,7	48,2	51,3
25 – 31/V	42,5	52,5	53,6
5 – 10/VI	33,4	43,5	43,2
Среднее	41,9	48,0	48,9

Двухлетние исследования озимой пшеницы в условиях орошения [цит. по 137] показали, что сосущая сила клеток ее листьев при атмосферной засухе уже на четвертый день после полива указывает на нарушение водообмена растений несмотря на то, что влагоемкость почвы еще существенно не снизилась по сравнению с нормой (70% полной влагоемкости). Сосущая сила клеток листьев поливных растений в это время уже сравнялась с сосущей силой богарных (неполивных) растений (соответственно 1,59 и 1,62 МПа), что свидетельствует о значительном снижении активности внутриклеточной воды. Следовательно, растения не обладали достаточной устойчивостью против атмосферной засухи.

Таким образом, обычные способы орошения не исключают необходимости повышения засухоустойчивости растений. При этом особенно следует подчеркнуть значение жаростойкости их. Как уже говорилось, высокая температура вызывает более сильные нарушения водообмена растений, чем обезвоживание (табл. 78 и 79). П.А. Генкель [цит. по 137] пишет: «Повышение жароустойчивости растений может принести немалую пользу в орошаемых условиях, где снижение жароустойчивости играет большую роль в снижении урожая». Выше уже приводились мнения В.Ф. Альтергота и С.С. Мордковича [10, 11], согласно которому повреждения растений высокой температурой при оптимальной влажности почвы глубже затрагивают весь обмен веществ и чаще ведут к гибели растений, чем повреждения, вызванные обезвоживанием. Еще одним доказательством вредного влияния повышенной температуры на водообмен растений могут служить данные табл. 91.

**Водоудерживающая способность листьев пшеницы в фазе кушения
при прогреве (% потери воды к исходному ее содержанию) [34]**

Сорт	Варианты	Экспозиция прогрева, час					
		2	4	2	4	2	4
		потеря воды за					
		20 мин		40 мин		60 мин	
Саратовская 29	Контроль	19,5	23,0	24,2	33,4	30,0	42,7
	Прогрев	50,9	65,5	62,2	66,6	68,6	73,1
	% к контролю	261,1	245,6	257,0	199,4	228,7	171,2
Ленинградка	Контроль	17,2	19,5	24,0	26,9	30,8	77,8
	Прогрев	57,5	62,6	73,1	72,2	79,3	77,8
	% к контролю	334,3	321,0	304,6	268,4	257,5	224,8

Прогрев растений осуществляется в климатической камере при температуре 42 °С и относительной влажности воздуха 38–40 %. У обоих сортов пшеницы под влиянием прогрева сильно снижается водоудерживающая способность листьев, что видно по увеличению потери воды. У более засухоустойчивого сорта Саратовская 29 водоотдача увеличивается больше, чем вдвое, а у менее устойчивого сорта Ленинградская в три раза. Снижение водоудерживающей способности листьев во время засухи усиливает обезвоживание растений, т. е. усугубляет действие засухи. Следовательно, и в условиях орошения более устойчивые сорта будут меньше страдать от атмосферной засухи и дадут более высокий урожай.

Существует один способ орошения, позволяющий в значительной степени ослабить действие атмосферной засухи – это полив дождеванием (при помощи специальных дождевальных установок). Особенно эффективным следует признать ежедневное, прерывистое (импульсное дождевание, позволяющее создавать в течение всей вегетации оптимальную влажность почвы и благоприятный микроклимат), а также предотвращать вторичное засоление почвы [140]. Такой способ орошения способствует улучшению водообмена растений и повышению их урожая.

Оросительная норма при импульсном дождевании была меньше по сравнению с ежедневным на 1244 м³/га (или на 40 %), а урожай корнеплодов повысился на 150 ц/га (т. е. почти на 40 %). При этом улучшилось и качество уро-

жая: содержание сахара при импульсном дождевании составляло 18 %, при ежедневном -16,7 %.

Аналогичные данные получены и с другими с/х культурами. Следовательно, можно говорить о более продуктивном использовании поливной воды при импульсном дождевании.

1.1.7. РАСХОДОВАНИЕ ВОДЫ РАСТЕНИЕМ

Вода, поступающая из почвы через корневую систему в растение, в конце концов отдается в атмосферу, и лишь очень малая часть (до 0,2 %) используется растением в процессе метаболизма. Основную массу воды растение теряет в виде пара в результате транспирации через устьица и кутикулы листьев. Однако установлено [94], что в виде пара отдают воду в значительном количестве и другие органы: почки, цветы и плоды. Небольшая доля жидкой воды расходуется в процессе гуттации через гидатоды и трихомы.

Скорость потери воды растениями зависит от времени года, от вида и возраста, места обитания, от степени развития корневой системы от испаряющего органа.

Келли [цит. по 137] провел сравнение интенсивности транспирации у 21 вида растений и установил, что одни виды испаряли в пять раз больше воды, чем другие. По данным Паркера [цит. по 137], интенсивность транспирации у дуба и сосны сильно различалась на теневой и освещенной сторонах. Причем автор отмечено, что в пасмурные дни листья этих растений транспирировали с одинаковой интенсивностью.

Опытами ряда авторов было установлено, что по мере усиления засухи расходование воды снижалось.

Количество воды, испаряемое растениями, достаточно велико и нередко превышает количество выпавших осадков за вегетационный период. Это превышение компенсируется осенне-зимними осадками. Так, например, одно растение подсолнечника или кукурузы расходует за лето 200–250 л воды. Растения пшеницы на площади 1 га испаряют за лето около 2 млн л. воды, кукуруза – более 3 млн л, а капуста – до 8 млн л.

В процессе образования одного килограмма растительной массы хлопчатника расходуется 300 л воды.

Поразительно быстро испаряют воду леса. На юге США леса теряют ежедневно 86913 л воды на 1 га, а европейские леса в несколько раз больше.

Каммингс [цит. по 137] вычислил, что одно дерево серебристого клена, имеющего высоту 14,3 м, теряло воду со скоростью 255 в час. По данным Си-линой [цит. по 137], лесные деревья в летние месяцы расходуют на транспирацию такие количества воды, что не только используют все летние осадки, но истощают осенне-зимние запасы. Расход воды растениями меняется в зависимости от места их произрастания. Так, Козловским [94] было установлено, что интенсивность транспирации световых растений была выше, чем у теневых. Автор объясняет это наличием большей испаряющей поверхности листьев и более сильным развитием корневой системы.

Многие следователи сообщают о сезонной изменчивости транспирации. Наибольшие потери воды наблюдаются в середине лета, когда у растений бывает сильно развита листовая поверхность. Для всех растений отмечена периодичность суточного расходования воды, хотя этот показатель сильно варьирует у различных видов и в различных погодных и почвенных условиях. Общая закономерность суточных колебаний транспирации может быть выражена одновершинной кривой с максимумом вскоре после полудня и понижается концу дня (рис. 48).

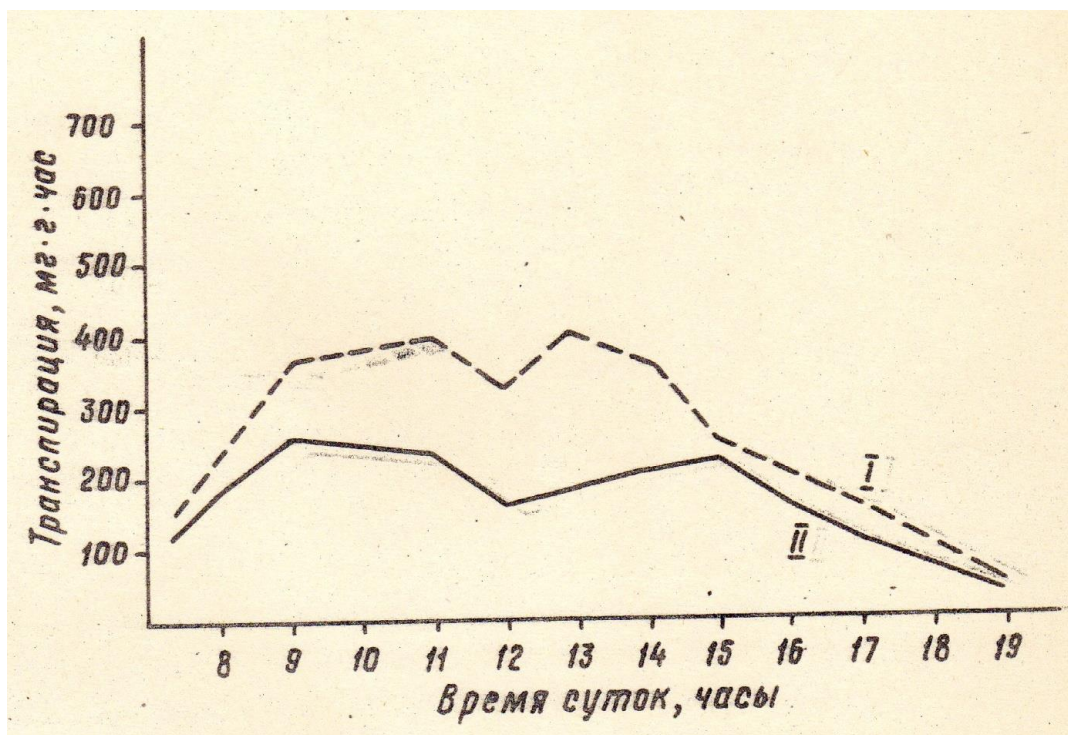


Рис. 48. Суточные колебания транспирации.
I – клен серебристый, II – дуб

В полдень устьица обычно закрываются, и транспирация ослабевает. В условиях засухи расход воды снижается вследствие закрывания устьиц, и ослабление транспирации начинается уже в ранние утренние часы.

Изучение расхода воды растениями важно с точки зрения вопросов орошительного земледелия. Орошение многогранно воздействует на изменение условий роста и развития растений, улучшая в конечном итоге питательный и тепловой режим почвы. В различных зонах нашей страны потребность растений в воде удовлетворяется не одинаково. По закону минимума для повышения урожайности растений нужно улучшить их водообеспечение, так как вода в засушливых районах находится в первом минимуме. Поэтому в задачу орошения входит учет потребления и расхода воды разными культурами с целью создания оптимальных условий для рационального использования поливной воды, т. е. регулирования водоснабжения растений.

Как отмечалось во введении, проблема рационального использования воды приобретает особое значение в связи с возникновением на Земле дефицита пресной воды.

Поиск путей оптимизации водного режима растений в богарных условиях и на поливе и борьбы с засухой связан с изучением транспирации, физиологии и экологии транспорта воды по растению и отдачи ее в атмосферу. К.А. Тимирязев придавал огромное значение изучению этого процесса, предвидя возможность обретения человеком власти над засухой. Основной движущей силой перемещения воды по растению является, как уже отмечалось раньше, градиент химического потенциала (водного потенциала или активности воды) в системе растение – воздух (рис. 49).

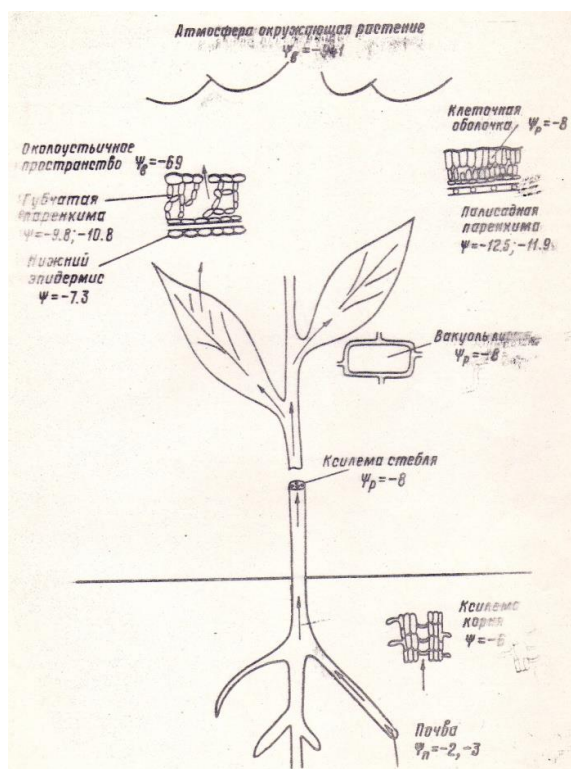


Рис. 49. Усредненные значения водного потенциала (ψ) в системе почва – растение – атмосфера

На рисунке 49 приведены величины значений водных потенциалов различных частей системы почва – растение – атмосфера. Указанные значения являются усредненными и применены не ко всем растениям. Их назначение состоит в том, чтобы проанализировать градиенты водных потенциалов между компонентами в исследуемой системе и установить закономерности поступления и перемещения по растению. По данным Нобела [123], ксилемный сок, представляющий водный раствор минеральных веществ, поглощенных из почвы, имеет водный потенциал не более 2–3 бар. Для него доступно все поперечное сечение стебля, т. е. некоторое перемещение воды происходит и вне сосудистой системы ксилемы. Передвижение воды по растению, как уже отмечалось, происходит за счет действия двух концевых двигателей – нижнего – корневого давления и верхнего – транспирации, а также активной деятельности живых клеток корня и стебля. Работа нижнего концевого двигателя и активного транспорта воды рассмотрена выше. Здесь рассмотрим верхний концевой двигатель – транспирацию растений, которая представляет физиологический процесс испарения воды с поверхности органов растений. Вода испаряется с наружной и внутренней поверхностей, соприкасающихся с воздухом. Внутри органов растения вода испаряется с поверхности клеток, граничащих с межклетниками. Вода из жидкой фазы переходит в парообразную, а затем через устьице в атмосферу (устьичная транспирация). Испарение воды через кутикулизованные наружные стенки эпидермиса клеток получило название кутикулярной транспирации, а через опробковевшие поверхности – перидермальной транспирации.

Губер и Гефлер [цит. по 137], изучавшие потоки воды в ксилеме и вне ее, установили, что у сосудистой ткани проницаемость на три порядка выше, чем у тканей, по которым вода движется вне ксилемы. Если соотношение площадей поперечного сечения элементов ксилемы и продольных клеточных стенок колеблется от 0,1–0,01, то для потока, идущего не по элементам ксилемы, будет составлять соответственно от 1 до 10 % общего потока. Таким образом, величина потока воды через клеточные стенки незначительна [123]. Проводящая система растений исследовалась с применением меченой воды, добавленной в среду, где находились корни. Было установлено, что вода ксилемы быстро замещается меченой водой. Одновременно наблюдалась последовательное замещение воды в основательных тканях внешней части стебля. Следовательно, процесс транспорта воды по сосудам ксилемы напоминает ее движение через трубку с пористыми стенками, в которой происходит обмен молекул между потоком и клеточными оболочками. Поток воды через сосудистую систему обу-

словлен различиями гидростатического давления, которое определяется градиентом химического потенциала в направлении от корней к листьям. Если в процессе транспирации снижается содержание воды в листьях и падает значение химического потенциала или активности воды, в ксилеме листьев возникает отрицательное давление, которое через молекулы воды и непрерывную жидкую фазу передается в корень. При интенсивной транспирации в ксилемном соке растений может развиваться гидростатическое давление до 100 бар. В условиях высокой относительной влажности воздуха, гидростатическое давление остановится положительным. Это приводит к выделению ксилемного сока через гидатоды. Изменения гидростатического давления в ксилеме могут быть причиной суточных колебаний в диаметре стеблей. При интенсивной транспирации и наличии отрицательного давления в сосудах ксилемы они сокращаются, и диаметр ствола деревьев уменьшается ночью, при сокращении транспирации давление становится положительным и диаметр ствола увеличивается. Таким образом, падение химического потенциала на границе лист – воздух признан могущественной силой, определяющей движение воды по растению. Однако следует принимать во внимание и другие факторы, которые регулируют процесс транспирации: например, скорость ветра, относительная влажность воздуха, степень открытости устьиц и сопротивление движению пара внутри листа, свет, количество воды в почве.

Под интенсивностью транспирации понимается количество испаряющейся воды за единицу времени с единицы листовой поверхности. Обычно этот показатель имеет размерность $\text{мг/дм}^2 \text{ час}$. В отличие от испарения воды со свободной поверхности транспирация регулируется структурными образованиями листьев (кутикулой, устьицами), состоянием воды в протоплазме клеток и обменными процессами растений. Вследствие потери большого количества воды растение развивает огромную листовую поверхность. Устьичная транспирация осуществляется через специализированные образования устьица. Установлено, что у ксерофитов на единицу поверхности приходится меньше устьиц, чем у мезофитов. У большей части растений устьица расположены на обеих сторонах листа – верхней и нижней. Однако встречаются виды, у которых устьица расположены только на нижней стороне листьев. На поверхности 1 см^2 листа огурца, по данным Гэлстона и др. [60], имеется до 60000 устьиц, тогда как у злаков число их не достигает 8000. У тенелюбивых растений устьиц меньше, чем у светолюбивых. По оценкам разных авторов, площадь открытых устьичных щелей составляет 1–3 % всей площади листа. Однако диффузия водяного пара из листьев происходит с той же скоростью, как со свободной поверхности.

Физиологическое значение транспирации проявляется, во-первых, в том, что она является концевым двигателем, обеспечивающим поступление воды и элементов минерального питания в корне. Установлено наличие положительной корреляции между интенсивностью транспирации и поступлением воды через корни. Если с растения удалить листья, то поглощение воды корнями прекращается. Во-вторых, транспирация, предотвращает возникновение избыточного тургорного давления, что могло бы привести к гибели клеток растений. В-третьих, процесс транспирации находится в тесной связи с воздушным питанием растений, что было отмечено работами К.А. Тимирязева. Усвоение CO_2 листьями растений происходит через устьица, и оно зависит от степени насыщенности листевой ткани водой. Можно сказать, что процесс усвоения воды и CO_2 представляет собой единое целое. И наконец, физиологическое значение транспирации, как было принято долгое время считать, состоит в регуляции внутренней температуры листа. Это объяснялось тем, что транспирации поглощается большое количество тепла. Энергия, необходимая для перевода молекулы из жидкой фазы в газообразное состояние без изменения температуры, называется теплотой испарения. Для воды этот показатель при $100\text{ }^\circ\text{C}$ составляет $9,7\text{ к кал/моль}$, и он является самым высоким для всех известных жидкостей. Это свидетельствует о наличии в воде большого количества водородных связей, на разрыв которых требуется значительная энергия. Поэтому считали, что затрата тепла на испарение воды регулирует температуру листьев и предупреждает растений от перегрева. Однако было установлено, что растения очень быстро рассеивают тепло и не перегреваются во влажных теплицах при незначительной транспирации.

В опытах Ткачук [186] было показано, что интенсивность транспирации не оказывает существенного влияния на температуру листьев. В эксперименте были использованы растения кукурузы, проса, гречихи, пшеницы. Вычисленные коэффициенты корреляции между транспирацией и температурой листьев свидетельствовали об отрицательной зависимости между ними ($r = -0,63-0,85$) при относительной влажности воздуха в дополуденное время и солнечную погоду в $95,5\%$. Но определение коэффициента корреляции во второй половине дня при высокой инсоляции показало наличие между ними положительной зависимости. Неравнозначность изменчивости этих показателей позволила автору сделать вывод об отсутствии существенной положительной сопряженности между транспирацией и температурой листьев.

Передвижение воды по сосудам. Теория сцепления.

Передвижение воды в вертикальном направлении осуществляется по неживым проводящим элементам ксилемы. Некоторые исследователи (Бозе, Диксон, Джоли, Овертон и др.) придерживаются взгляда, что живые клетки ксилемы способствуют водному потоку по проводящим элементам. Бозе [цит. по 137] удалось обнаружить пульсацию протоплазмы живых клеток. Им было высказано предположение о возможности выделения живыми клетками особой жидкости, создающей положительное давление в проводящих элементах ксилемы. Подъем воды по сосудам ксилемы становится возможным в связи с высоким поверхностным натяжением и силой сцепления между молекулами. Величина поверхностного натяжения на границе раздела воздух-вода при температуре 20 °С равна 72,8 дин/см. На молекулы воды, находящейся в жидкой фазе, действуют межмолекулярные водородные связи по всем направлениям одинаково (рис. 50).

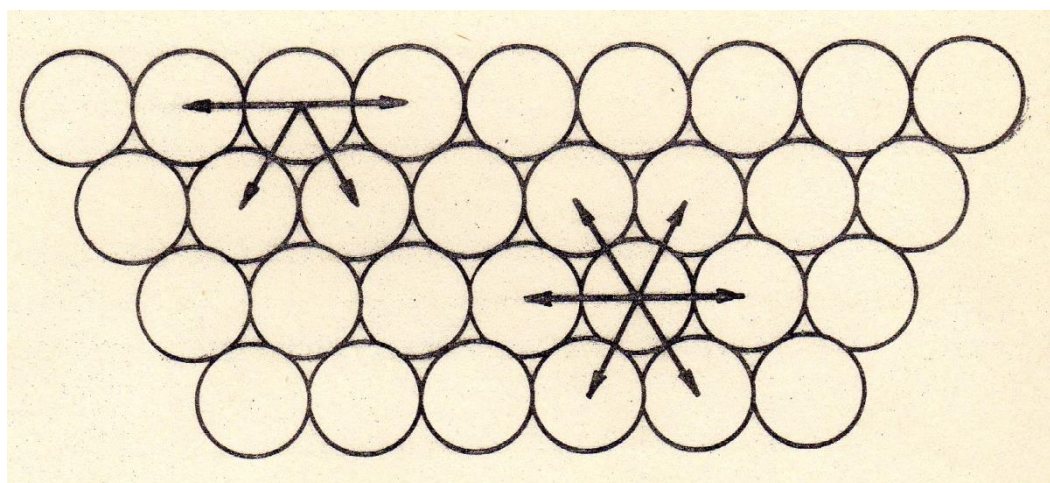


Рис. 50. Схема взаимодействия молекул воды, расположенных на поверхности и внутри жидкости, с соседними молекулами

Молекула воды, расположенная на границе раздела, воздух-вода, испытывает действие сил притяжения со стороны молекул воды, находящихся по одну сторону от поверхности. Равнодействующая этих сил направлена в сторону жидкости, и ее не в состоянии скомпенсировать силы притяжения молекул воздуха. Молекула воды, расположенная на границе раздела вода – твердая фаза (стенки сосудов) испытывает, с одной стороны, силу притяжения воды (когезия), а с другой – твердой фазы (адгезия). Если силы когезии превышают силы адгезии, то поверхность твердой фазы не смачивается водой. Преобладание сил

адгезии приводит к смачиванию твердой поверхности. В сосудах ксилемы притяжение между стенками и молекулами воды велико, так что вода смачивает поверхность и поднимается. Высота подъема (h) воды в капиллярах зависит от угла смачивания (α), т.е. угла, образуемого жидкостью со стенкой капилляра. Величина его определяется соотношением сил адгезии (F_a) и когезии (F_k).

Если: 1. $F_a \geq F_k$, то $\alpha < 90^\circ$, $h > 0$.

2. $F_a = 1/2 F_k$, то $\alpha = 90^\circ$, $h = 0$.

3. $F_a < 1/2 F_k$, то $\alpha > 90^\circ$, $h < 0$.

При этом в первом случае наблюдается капиллярное поднятие, во втором – сохранение уровня жидкости на одном уровне, в третьем – опускание.

При радиусе капилляра 10^{-5} см высота капиллярного поднятия составляет 149 метров. В сосуде ксилемы с радиусом $2 \cdot 10^{-3}$ см вода способна подниматься на высоту 75 см, т. е. величину, соизмеримую с размерами низкорослых деревьев, но очевидно, недостаточную для обеспечения подъема воды в высоких деревьях. Этот вопрос долгое время оставался загадкой для физиологов, поскольку было известно, что под действием атмосферного давления вода в стволах может подниматься не выше 10 м, а высота деревьев иногда превышает 100 м [60]. Следовательно, здесь должна действовать сила, превышающая силу атмосферного давления примерно в 10 раз. Согласно современным представлениям наряду с градиентом химического потенциала и капиллярным поднятием воды в сосудах ксилемы, немаловажное значение приобретают силы когезии между молекулами воды, создающие непрерывность водных нитей. В сосудах ксилемы прочность их на разрыв, по данным Нобела [123], может составлять 300 атм.

Благодаря силам сцепления между молекулами воды отрицательное давление или натяжение, возникающее в сосудах ксилемы, вследствие транспирации, передается через непрерывную жидкую фазу в корень, где оно влияет на поток жидкости через кору корня, воздействуя на водный потенциал и осмотическое давление. Теория сцепления для объяснения движения воды через стебли была впервые выдвинута много лет назад. В соответствии с этой теорией, ток воды по сосудам возможен при условии сохранения целостности водных нитей (рис. 51).

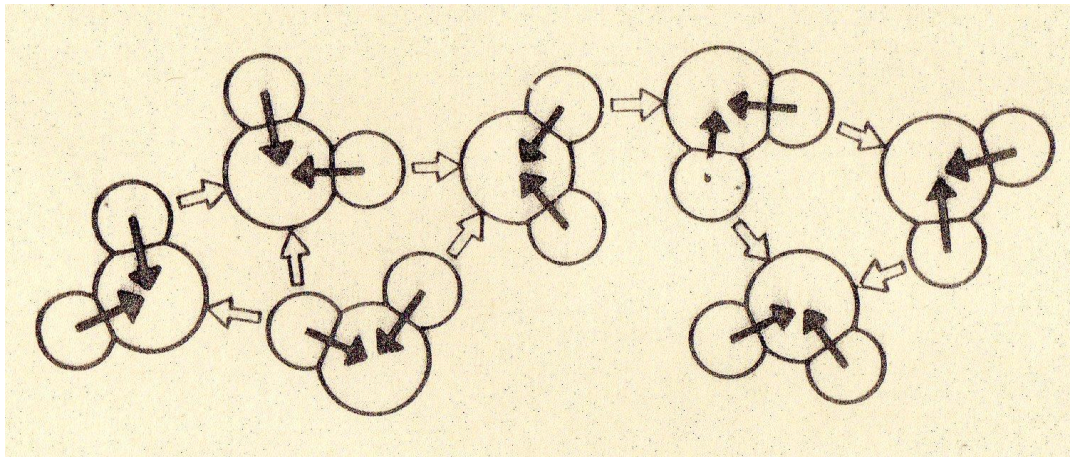


Рис. 51. Схема, показывающая действие сил сцепления между молекулами воды

Последние как бы подвешены в растении, соединяясь нижним концом с водой почвы, а верхним с испаряющимися клетками мезофилла. Воздушные пузырьки, которые нарушают целостность водных нитей (кавитация) должна прекратить подачу воды. Однако, этого не наблюдается. И теория сцепления была подвергнута критике вследствие того, что движение воды продолжается даже тогда, когда значительная часть крупных сосудов содержит воздух и, кроме того, если на стебле сделать перекрывающиеся надрезы, поток воды не останавливается, хотя и уменьшается. Многие исследователи считают, что для обеспечения транспирации используется лишь часть сосудов, поэтому при перекрещивающихся боковых надрезах водный поток обходит их сбоку, в результате чего непрерывность жидкой фазы сохраняется. Поскольку поперечные перегородки и окаймленные поры плохо пропускают воздух, очевидно, пузырьки, попавшие в сосуды, не распространяются дальше, но остается до сего времени не решенным вопросом, каким образом после разрыва водяного тяжа (кавитации) сосуды могут заполняться снова.

У травянистых растений, по мнению Слейчера [162], заполнение сосудов обеспечивается восстановлением тургора клеток в ночное время, что вызывает гуттацию. Кроме того, положительное корневое давление (1–2 бар) является движущей силой, обеспечивающей поднятие воды на высоту 10–20 м. Наличие гуттации является показателем наполненности сосудов водой. У высоких деревьев корневое давление не в состоянии обеспечить подъем воды на высоту более 20 м. Поэтому, очевидно, их сосуды не восстанавливают целостность водных нитей и не заполняются вновь. Возможно, в результате роста камбиальной ткани у деревьев в каждый вегетационный период образуются новые заполненные водой сосуды. Они служат до тех пор, пока в них не нарушится целостность водных нитей.

Сколандер, Лав, Кэнвишер [цит. по 137] провели оригинальный опыт и выдвинули новое предположение, объясняющее восстановление водной фазы. Они повреждали виноградную лозу таким образом, что воздух попадал во все ксилемы. При помещении ее в воду наблюдалось возобновление поглощения воды с прежней интенсивностью, что свидетельствовало о полном восстановлении водных тяжей. Авторы приходят к выводу, о том, что пузырьки газа способны растворяться в воде и тем самым восстанавливать водяные тяжи в растениях. Таким образом, механизмами, обеспечивающими восстановление целостности водных нитей в сосудах, являются корневое давление, образование новых сосудов и растворение газа в воде. А причинами, обеспечивающими транспирационный ток, можно считать градиент химического потенциала на границе лист-воздух, когезионные силы, обеспечивающие капиллярное поднятие воды, силы сцепления (адгезии), возникающие за счет водородных связей и корневое давление.

В присасывающем действии транспирации в сочетании с силами сцепления легко убедиться с помощью следующего опыта (рис. 52).

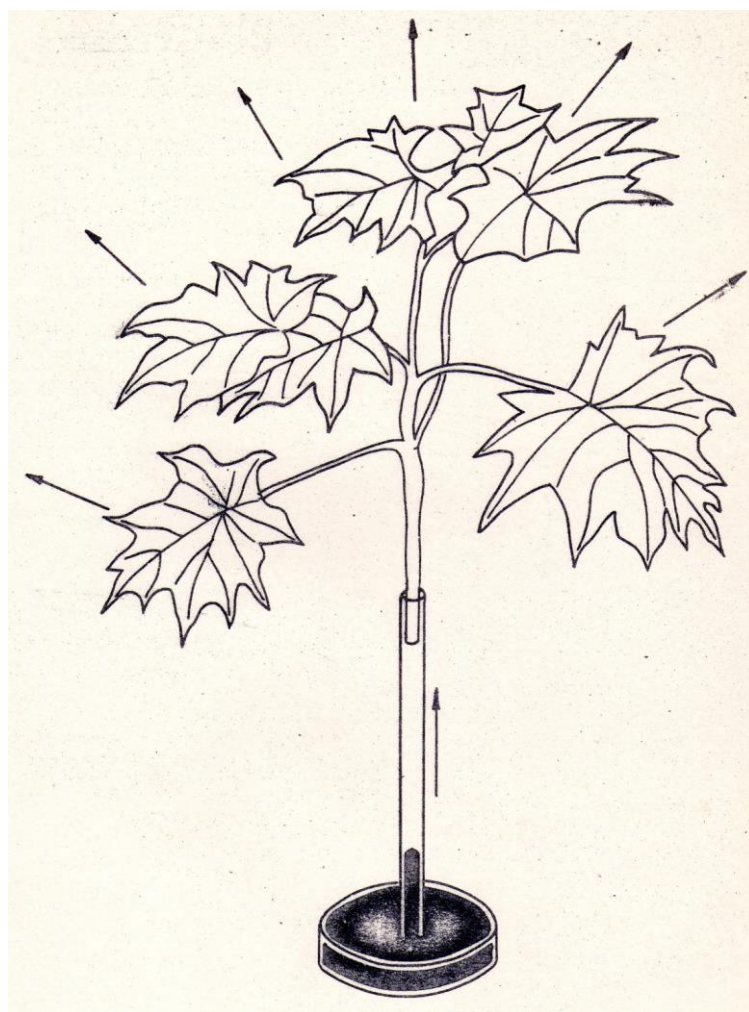


Рис. 52. Опыт, демонстрирующий при сосасывающую силу транспирации [цит. по 137]

Срезанную ветку закрепляют в верхней части стеклянной трубки, заполненной водой, нижний конец которой помещают в чашечку со ртутью. В результате испарения воды и в силу возникшего натяжения вода в трубке будет подниматься, увлекая за собой ртуть. Этот опыт подтверждает наши представления о том, что транспирация, когезия и силы сцепления обуславливают подъем воды в растениях.

Физическая природа процесса транспирации

Транспирация растений зависит от поступающей энергии, обеспечивающей необходимое для испарения тепло, от градиента химического потенциала воды на границе лист-воздух и от сопротивления диффузии, которое встречается на пути перемещения молекул воды. Испарение воды с поверхности листа или какого-либо другого органа растения происходит по тем же физическим законам, что и с поверхности неживых тел. Пар диффундирует в воздух с весьма ограниченной площади устьичных щелей (речь идет об устьичной транспирации) в подвижную атмосферу. В этом случае скорость испарения (V) будет пропорциональна градиенту дефицита насыщения водяного пара и может быть выражена следующей зависимостью:

$$V = A \cdot (F-f)/l, \text{ где}$$

A – постоянная величина;

$(F-f)/l$ – градиент дефицита насыщения;

F – упругость водяного пара, насыщающего пространство при температуре испаряющей поверхности (мм. рт. ст.);

f – наблюдаемая упругость водяного пара при данной температуре;

l – расстояние от испаряющей поверхности, где упругость пара равна f .

Зависимость скорости испарения воды от градиента дефицита насыщения позволяет вести оценку транспирации в условиях, когда испарение осуществляется с весьма малых площадей. На рисунке 53 изображена схема распределения градиента дефицита насыщения над разными частями ограниченной испаряющей поверхности.

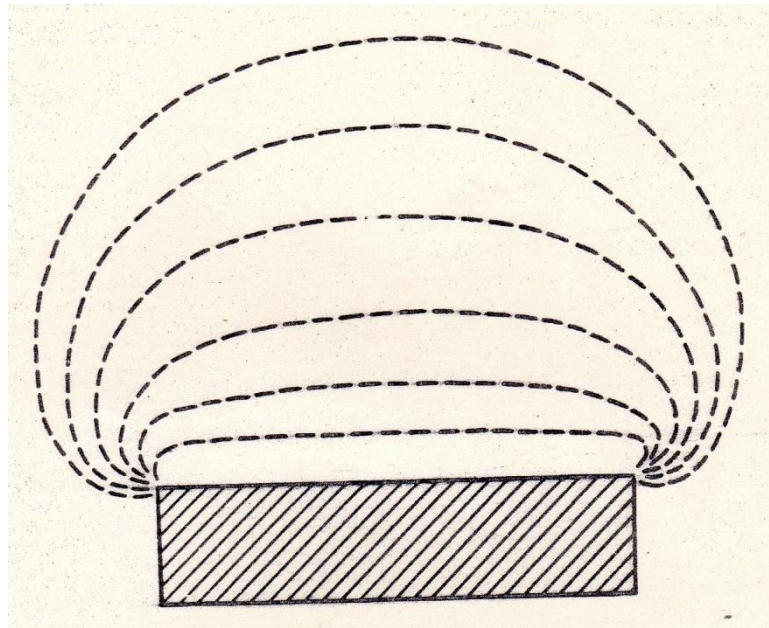


Рис. 53. Схема расположения градиента дефицита насыщения над разными частями ограниченной испаряющей поверхности [156]

Как видно из рисунка, у краев эквипотенциальные линии расположены чаще, следовательно, тем будет больше градиент дефицита насыщения и скорость испарения. При испарении с очень малых поверхностей, когда краевые эффекты начинают преобладать, скорость испарения становится пропорциональной радиусу степени n , т. е.

$$V = k \cdot R^n, \text{ где}$$

k – постоянная;

R – радиус круга, с которого идет испарение;

n – величина, имеющая значение между 1 и 2.

При величинах, соизмеримых с открытыми устьицами, $n = 1$. По мере закрывания устьиц n может увеличиваться.

В таблице 92 приведены данные, иллюстрирующие зависимость скорости испарения воды от величины испаряющей поверхности.

Эти данные свидетельствуют о том, что при малых круглых поверхностях скорость испарения с единицами площади прямо пропорциональна величине отношения длины окружности к величине испаряющей площади.

**Зависимость скорости испарения воды
от величины испаряющей поверхности [156]**

Радиус испаряющей поверхности, см	Относительная величина испаряющей поверхности	Испарение воды	Испарение воды на единицу поверхности
0,55	1,00	3,6	3,6
2,33	17,7	24,0	1,4
4,00	52,0	42,0	0,8

В этом случае скорость испарения становится пропорциональной радиусу малых круглых отверстий, и она может быть определена количественно по формуле Стефана:

$$Y = 4r \cdot K \cdot (p_1 - p_0) / p, \text{ где}$$

r – радиус испаряющей поверхности (см);

K – коэффициент диффузии (см²/сек);

p_1 – упругость пара, насыщающего воздух при температуре испаряющей поверхности;

p_0 – фактическая упругость пара в воздухе;

p – атмосферное давление.

Поскольку водяной пар выходит из листьев преимущественно через устьица, то формула Стефана может быть применимой к процессу испарения воды листьями.

Слейчер [162], Лархер [107] придают большое значение показателю диффузионного сопротивления – пару. У листьев этот показатель складывается из сопротивления пограничного с листом слоя воздуха (неперемешиваемый слой), кутикулярного и устьичного сопротивлений. Поэтому интенсивность транспирации может быть выражена следующей формулой:

$$T_p = \Delta C \cdot A / \Sigma_r$$

Интенсивность транспирации прямо пропорциональна разности между концентрацией водяного пара у испаряющих поверхностей и содержанием водяного пара в атмосфере (ΔC), площади испаряющей поверхности (A) и обратно пропорциональна сумме диффузионных сопротивлений (Σ_r). Сопротивление пограничного слоя для транспорта водяного пара сильно зависит от размеров, формы и свойств поверхности листьев, а также от силы ветра.

По данным Лархера [107], у крупных плоских листьев сопротивление пограничного слоя может составлять при отсутствии ветра 3 с/см более. С увеличением силы ветра сопротивление пограничного слоя воздуха сильно снижается.

Таким образом, транспирация зависит от ряда факторов, но определяющим остается градиент химического потенциала воды на границе лист-воздух.

Строение листа и пути воды в нем

Лист так же, как стебель и корень, состоит из основной, проводящей и покровной тканей (рис. 54).

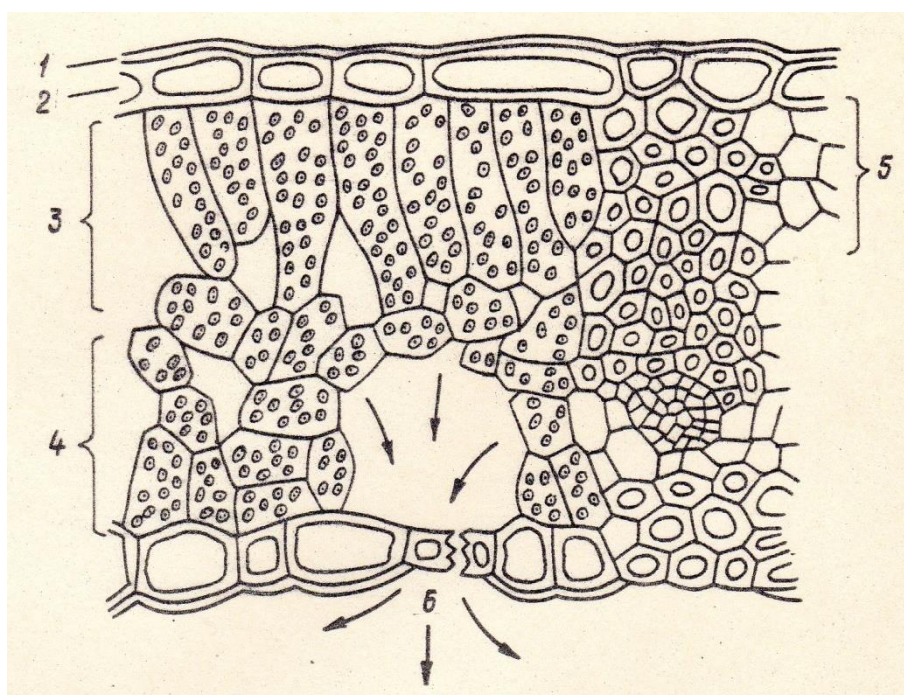


Рис. 54. Поперечный срез части типичного листа с мезофиллом и устьицами на нижней стороне [цит. по 137]: 1 – кутикула, 2 – эпидермис, 3 – палисадная паренхима, 4 – губчатая паренхима, 5 – проводящая ткань, 6 – устьица

Большая часть основной ткани представлена мезофиллом, клетки которого содержат большое количество хлоропластов. Мезофилл может быть дифференцированным на палисадную и губчатую паренхиму. Палисадная паренхима состоит из клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности пластинки и обращенных к межклетникам. В листьях растений имеется один или несколько слоев палисадной паренхимы. Губчатая паренхима состоит из клеток разнообразной формы, часто геометрически неправильных, имеющих боковые выросты, посредством которых они соединяются между собой. Наличие таких соединений придает рыхлое строение паренхиме подобно сети с ячейками.

Рыхлая структура мезофилла создает большую поверхность, во много раз превышающую поверхность эпидермы, которая находится на поверхности листьев. Мезофилл злаков, как правило, не дифференцирован на палисадную и губчатую паренхиму. Листовая пластинка пронизана проводящей системой, связанной с мезофиллом. Проводящие пучки в листе часто называют жилками, а систему ветвления их – жилкованием. По характеру расположения жилок различают жилкование сетчатое и параллельное. Проводящие пучки, локализованные в мезофилле, окружены одним или несколькими слоями клеток, образующих обкладку пучка, которая у многих двудольных растений соединена с эпидермой. Покровная ткань листьев получила название эпидермы. Она выполняет защитную функцию и проводящую в связи с наличием кутикулы на поверхности ее и устьиц.

Кутикулой называют тонкую непрерывную пленку, покрывающую лист, в состав которой входят жироподобные вещества (кутин, суберин, воска). Под этой пленкой расположен кутинизированный слой, который образуется вследствие проникновения кутина в наружную часть клеточной оболочки. Однако принято называть кутикулой, как поверхностный слой клеток, так и кутинизированную часть оболочки. Кутикула, покрывающая различные части растений, не одинаково по своей толщине. Относительно тонким слоем кутикулы покрыты стенки замыкающих клеток устьиц, а также клетки мезофилла, ограничивающие около устьичную полость. Эпидермальные клетки, расположенные над жилками листа, покрыты более тонким слоем кутикулы по сравнению с клетками эпидермиса, расположенными над мезофиллом [192].

В большинстве случаев поверхностный эпидермис листа покрыт более толстым слоем кутикулы, чем нижний. Однако некоторые растения не подчиняются этой закономерности: так, у груши кутикула нижней стороны листа значительно толще верхней. На развитие кутикулярного покрова оказывают влияние внешние условия: интенсивный свет, низкая влажность воздуха, повышенная температура способствуют формированию плотного воскового слоя. Поэтому растения аридных мест обитания имеют более мощную кутикулу. При затенении, низкой температуре и высокой относительной влажности воздуха кутикула развивается слабее. Но у растений влажных мест обитания, имеющих многолетние листья, образуется мощный кутикулярный слой. В этом случае толщина кутикулярного слоя определяется не условиями существования растений, а продолжительностью жизни листа. Поэтому она не может служить признаком ксероморфизма.

Считается, что кутикула надежно защищает лист от высыхания. Однако процесс отдачи воды происходит не только через устьице, но и через кутикулу. Поэтому он получил название кутикулярной транспирации.

В процессе переноса воды важную роль играет химический состав и структурные особенности кутикулы.

Строение кутикулы

На внешней поверхности эпидермальных клеток, непосредственно соприкасающихся с воздухом, откладываются линофильные адкрузирующие вещества, ограничивающие транспирацию (рис. 55).

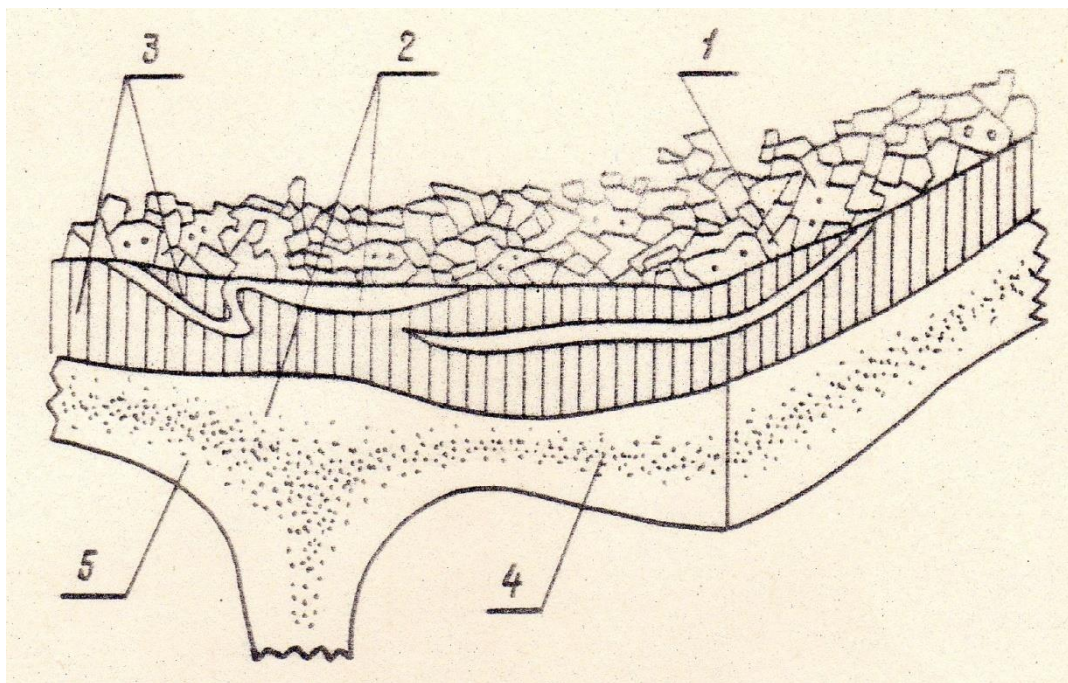


Рис. 55. Схематическое изображение наружных стенок эпидермиса [цит. по 137]: 1 – аморфный воск, находящийся на поверхности кутикулы, 2 – кристаллической воск, находящийся в толще кутикулы, 3 – кутин, 4 – пектин, 5 – целлюлоза

Воска – это сложные эфиры или смеси алифатических спиртов $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_n\text{CH}_2\text{OH}$ с жирными кислотами (n в молекуле спирта колеблется в пределах 22-32). Различают два вида воска: «мягкий воск» – растворяющийся в петролейном эфире и «твердый воск» – не растворимый в нем. Восковой налет листьев является первым барьером, изолирующим растение от внешней среды. Существует шесть видов восковых отложений: восковые зернышки, палочки и нити, пластинки и чешуйки, восковые слои, восковые покрытия, отли-

чающиеся высокой плотностью, тонкие пластинки. Форма кристаллов воска может меняться в онтогенезе. Так, у молодых проростков пшеницы образуются восковые пластинки, а у старых листьев восковой покров представлен пластинками и стерженьками. Восковые отложения, имеющие вытянутую форму и расположенные под углом к поверхности эпидермиса, придают растению сизоватый оттенок. Причем, чем больше восковой налет, тем сильнее он выражен. Если восковой налет отлагается в форме пластинок, т. е. параллельно поверхности эпидермиса, этот оттенок отсутствует, поскольку они слабо рассеивают свет.

Распределение восковых отложений на поверхности листа различно. У пырея ползучего наружная поверхность влагалища листа имеет обильный и плотный налет, а внутренняя – тонкий. Различия в плотности воскового налета обнаруживаются и в пределах отдельных органов. У клеток эпидермиса пырея, расположенных над мезофиллом, восковой покров очень плотный, а по краям листовой пластинки и над жилками воска мало.

По мнению Джеффри [цит. по 137] такие восковые пробки легко пропускают CO_2 и очень сильно снижают транспирацию. Следует отметить, что восковой налет встречается не у всех растений, и его формирование находится в зависимости от внешних условий. Так, у листьев табака при повышении температуры толщина кутикулы увеличивалось за счет отложения воска. При снижении влажности наблюдается увеличение воскового налета.

Сильное влияние на развитие воскового покрова листьев оказывает свет. Установлено, что клевер, выращенный в темном помещении, не образует восковых отложений, а при переносе его на свет на поверхности кутикулы образуются кристаллы воска. При увеличении интенсивности света слой воска увеличивается. На поверхность кутикулы воск выделяется дифференцированными клетками эпидермиса через толщину кутикулы. По мнению Холла [цит. по 137], выделение его осуществляется через субмикроскопические каналы (поры), имеющиеся в клеточных стенках. Расположенный под основной кутикулой кутинизированный слой отличается сильно выраженным двойным лучепреломлением.

Кутины – это макромолекулярные сложные эфиры оксикарбоновых кислот (например, флойонолевой кислоты $\text{OHC}_{17}\text{H}_{32}(\text{OH})_2\text{COOH}$). Эти соединения трудно поддаются омылению и характеризуются полной нерастворимостью. В торфяных залежах в течение сотен лет они предохраняют споры и пыльцевые зерна от разложения. Кутин листьев также очень длительное время противостоит их распаду при гниении. Транспортные пути кутина изучены недостаточно, и в настоящее время нет единого мнения о месте его образования. Предполагается, что кутикула образуется из прокутина, который выделяется на поверхность

клеток, полимеризуется и затвердевает. У однолетних растений синтез кутина происходит до тех пор, пока наблюдается рост листовой пластинки. У вечнозеленых растений выделение прокутина наблюдается в течение нескольких лет. Так, у листьев плюща толщина кутикулы в первый год жизни составляет $0,193 \text{ мг/см}^2$, во второй – $0,241 \text{ мг/см}^2$, а в третий – $0,274 \text{ мг/см}^2$.

У некоторых видов ксерофитов в кутикуле обнаружен пигмент, препятствующий прохождению ультрафиолетовых лучей. Кутикула же высокогорных растений пропускает до 70 % этих лучей. При подогреве препарата двойное лучепреломление исчезает, а при охлаждении вновь возникает. Это свидетельствует о наличии в нем кристаллических веществ, которые, судя по точке плавления ($50\text{--}70 \text{ }^\circ\text{C}$), являются восками. Молекулы воска расположены перпендикулярно к поверхности клетки.

В состав кутинизированного слоя входят целлюлоза и пектины. Пектин является производным уроновых кислот. Мономером пектиновой кислоты является α – галактуроновая кислота, представляющая собой продукт окисления α – галактозы.

Включение в состав пектиновых веществ уроновых кислот с концевыми COOH - группами определяет собой сильную гидратацию этих соединений. По мнению Гровди и Тантона [цит. по 137], в этом участке оболочки локализовано свободное пространство клеток, по которому осуществляется основной путь движения воды и растворенных в ней веществ. На внутренней стороне оболочек клеток откладывается слой каллозы – полисахарида, при гидролизе которого образуется глюкоза. В каллозе молекулы глюкозы соединены β -1,3 гликозидными связями. Этот слой подвержен инкрустации такими веществами, как окись кремния, соли кальция и др.

Таким образом, согласно распространенной точке зрения, кутикула (включая все слои) представляет собой барьер, предохраняющий растение от потери воды. Обладая водоотталкивающими свойствами, кутикула плохо смачивается, и попавшие на нее капли воды легко скатываются. Однако нельзя недооценивать роль кутикулярной транспирации. В это понятие входит потеря воды непосредственно через кутикулу листьев. Величина кутикулярной транспирации находится в прямой зависимости от проницаемости кутикулы для воды.

Изучение локализации наиболее проницаемых мест кутикулы показало, что они сосредоточены над антиклинальными стенками эпидермиса, т. е. на радиальной границе соприкосновения клеток.

Кроме того, повышенная кутикулярная транспирация наблюдается у замыкающих клеток устьиц, трихом (волосков) и эпидермальных клеток, распо-

ложенных над проводящими пучками. Эти участки листьев имеют слабый восковой покров. Высокая проницаемость в этих участках может быть объяснена разной структурой воскового покрова. Восковой налет листьев может находиться в аморфном и кристаллическом состояниях. Воск, покрывающий наиболее проницаемые места, находится в аморфном состоянии, а менее проницаемые – в кристаллическом. Прямой зависимости между кутикулярной транспирацией и величиной воскового налета не обнаружено. Так, в опытах Кампа [цит. по 137] была обнаружена отрицательная корреляция между кутикулярной транспирацией и толщиной кутикулы: у листьев растений с тонкой кутикулой обнаруживалась низкая кутикулярная транспирация. Установлена определенная зависимость между кутикулярной транспирацией, химическим составом и формой восковых отложений. Так, при удалении «мягкого воска» (растворимого в петролейном эфире) с плодов винограда кутикулярная транспирация резко возрастала, тогда как удаление «твердого воска» (нерастворимого в петролейном эфире) не вызвало дальнейшего повышения транспирации. На основании этого Радлер [цит. по 137] считает мягкий воск основным барьером, определяющим интенсивность кутикулярной транспирации. Опыты, проведенные на искусственных пленках, покрытых этими фракциями воска, подтвердили это предположение.

По имеющимся данным, физические свойства кутикулы меняются на протяжении суток, что обнаруживается по изменению величины краевого угла, образуемого поверхностью капли воды с поверхностью листа.

Фогг установил, что существует суточный ход изменений смачиваемости кутикулы листа, что обуславливает собой суточный ритм величины кутикулярной транспирации. Установлено, что кутикулярная транспирация старых листьев значительно больше транспирации молодых листьев вследствие изменения химического состава кутикулы и разрушения ее. Так, при водном дефиците и патологических состояниях в кутикуле образуются трещинки, которые значительно повышают интенсивность кутикулярной транспирации. Так, у абрикоса кутикулярная транспирация старых листьев составляет 22,2 % общей транспирации, а у молодых 73,4 %. Изменчивость кутикулярной транспирации у различных видов значительно выше изменчивости устьичной транспирации.

У суккулентных растений пустынь кутикулярная транспирация сведена до минимума. В полузасушливых районах она составляет 5–30 % от общей транспирации и по мере обезвоживания листьев снижается. У растений влажных мест обитания кутикулярная транспирация нередко превосходит устьичную транспирацию. У теневых растений она составляет до 50 % от устьичной транспирации.

Кутикулярная транспирация зависит от целого ряда факторов внешней среды (относительной влажности воздуха, силы ветра, температуры). Выше было отмечено, что эта транспирация находится в зависимости от проницаемости кутикулы, которая, в свою очередь, определяется изменением химического состава воскового покрова и его структуры. По-видимому, последнее обстоятельство лежит в основе объяснения поступления воды через кутикулу из внешней среды. Проникновение воды в листья определяется смачиваемостью поверхности растения.

При низкой смачиваемости кутикулы капли воды, находящейся на эпидермисе, имеют форму шара и легко скатываются с его поверхности. О степени смачиваемости судят по величине угла, образованного плоскостью листа (кутикулы) и касательной, проведенной к капле (рис. 56).

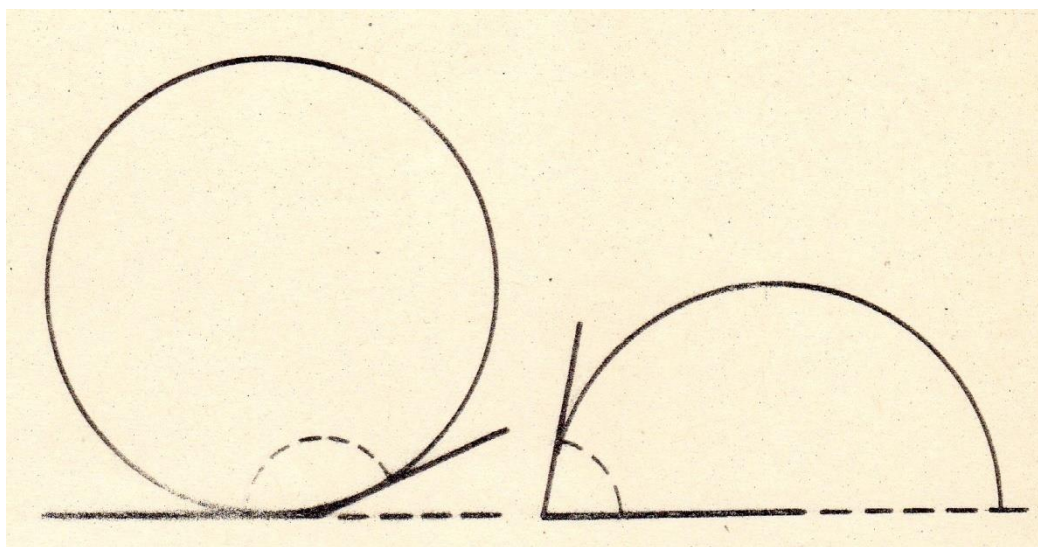


Рис. 56. Угол соприкосновения при различной смачиваемости

Если смачиваемость слабая, краевой угол (contactangle) будет большим. Если смачиваемость высокая, капля принимает эллипсоидальную форму и краевой угол уменьшается. Для определения степени смачиваемости используется микропроектор, с помощью которого нанесенная на лист капля проектируется на экран и определяется краевой угол (угол соприкосновения). Величина этого угла у разных видов растений сильно варьирует и находится в зависимости от воскового налета. Если восковой налет плотный, то капля жидкости, нанесенная на лист, почти не соприкасается с кутикулой (краевой угол находится в пределах 145°). При слабом восковом налете краевой угол уменьшается (до 110°), и капли жидкости контактирует с поверхностью. А у растений, лишенных воскового налета, величина краевого угла равняется $50-60^\circ$. Степень смачиваемости зависит не только от плотности и величины воскового покрова,

но и от формы восковых отложений. Установлено, что поверхность листьев, покрытая кристаллами воска, смачивается меньше поверхности, покрытой аморфным воском. Если восковые стерженьки и нити расположены под некоторым углом к поверхности эпидермиса, то краевой угол смачиваемости увеличивается и поверхность обладает более высокими водоотталкивающими свойствами по сравнению с восковым покровом из пластинок, расположенных вдоль поверхности листа.

Ровная поверхность смачивается сильнее, чем бугристая. Поверхность различных органов растений смачивается неодинаково. Так, высокой смачиваемостью отличаются семядоли, жилки листьев, черешки и плоды. Участки листа между жилками смачиваются в меньшей степени.

В процессе онтогенеза краевой угол меняется. У стареющих листьев наблюдается уменьшение восковых отложений и появлений трещинок, что увеличивает смачиваемость и проницаемость кутикулы для воды. Краевой угол смачиваемости имеет суточную зависимость: у листьев горчицы максимальная величина краевого угла наблюдается после полудня, в вечерние часы смачиваемость увеличивается и достигает максимума перед восходом солнца.

Фогг [цит. по 137] установил, что величина краевого угла зависит от соущей силы клеток. При помещении завядших листьев в воду величина смачиваемости увеличивалась и краевой угол уменьшался. Различная способность кутикулы смачиваться водой и водными растворами легла в основу применения гербицидов. При опрыскивании посевов пшеницы, засоренных дикой редькой, последняя погибает вследствие быстрого проникновения раствора гербицида, так, как листья редьки обладают высокой смачиваемостью. Листья пшеницы не повреждаются, так как капли раствора стекают с них вследствие меньшей смачиваемости. В практике сельского хозяйства для увеличения смачиваемости листьев при опрыскивании различными растворами (подкормками) добавляют вещества, увеличивающие смачиваемость и повышающие проницаемость. Кутикула является барьером, препятствующим проникновению в листья грибов грибов, что повышает сопротивляемость к грибным заболеваниям.

В процессе переноса воды важную роль играют структурные особенности кутикулы. Она пронизана электроноплотными прожилками, называемыми дендритами. Они состоят из пектина, обладающего сродством к воде, и ориентированы в кутинизированном слое в радиальном направлении. По мнению ботаников, исследовавших их, они являются путями передвижения воды.

Таким образом, функциональное значение кутикулы многообразно, и ее роль в регуляции водообмена растений очевидна.

Регуляция кутикулярной транспирации

По мнению ряда исследователей, кутикулярная транспирация колеблется в очень большом интервале и составляет, по данным Лархера [107], от 10–30 % от общей транспирации.

Исследованию водной проводимости эпидермы была посвящена работа Зялалова [74]. По мнению автора, перенос воды непосредственно через эпидермис в атмосферу осуществляется по дендритам и лабильным структурным образованиям – эктодермам, которые возникают и исчезают при изменении относительной влажности воздуха (рис. 57).

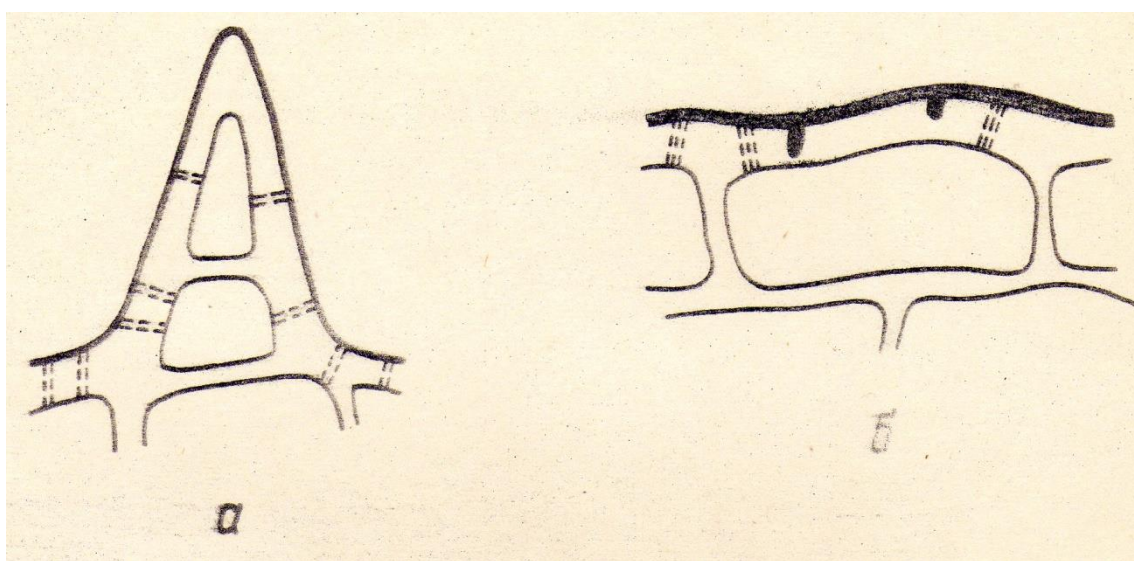


Рис. 57. Общий вид эктодесм: а – у волоска, б – у основной эпидермальной клетки [120]

По данным Schumacher [цит. по 137], с наступлением дождливой погоды число эктодесм резко возрастает, а ночью их бывает значительно больше, чем днем. Факторами, определяющими суточные колебания количества эктодесм, являются свет и температура. С увеличением интенсивности света и повышением температуры число их уменьшается. Не удается их обнаружить в отмерших листьях при воздействии ядов, наркотических средств и поражении растений некоторыми грибами.

Определенного мнения о механизме появления эктодесм нет. Возникают они вначале под кутикулой, вытягиваются и соединяются с цитоплазмой прилегающих клеток, а отрываются сначала от клетки и исчезают под кутикулой [120]. Обнаружить эктодесмы с помощью электронной микроскопии не удается. Этот факт, по-видимому, свидетельствует о том, что эктодесм как протоплазматических образований не существует. По мнению Franke [цит. по 137],

эктодесмы представляют собой пространство между микрофибриллами, по которому путем свободной диффузии происходит перемещение воды и других веществ, секретлируемых клеткой. Подобного мнения придерживаются и другие авторы [цит. по 137]. На основании этих данных было сделано заключение о том, что эктодесмы не представляют собой структур клеточной оболочки, это наиболее проницаемые участки кутикулы. В основном они расположены у основания волосков и над устьичными клетками. С позиции этих представлений объяснимы и суточные колебания числа эктодесм. Известно, что физические свойства кутикулы изменяются в течение суток. Ночью поверхность листа смачивается сильнее, чем днем. Поэтому проницаемость кутикулы в ночное время выше, что и приводит к увеличению количества эктодесм. Поэтому кутикулярную транспирацию и выделение капельной жидкости можно объяснить в первом приближении проявлением деятельности эктодесм.

Поскольку установлено, что движение воды осуществляется по клеточным стенкам, то, очевидно, и механизм этого процесса следует искать в оболочке. С целью изучения этого вопроса были поставлены опыты, позволяющие определить динамику потери воды эпидермисом чешуйки лука и изменение его площади при обезвоживании [78]. Как видно из рисунка 58, в зависимости от влажности межклетников значительно изменяются линейные размеры эпидермиса вследствие адсорбции или десорбции воды оболочками клеток.

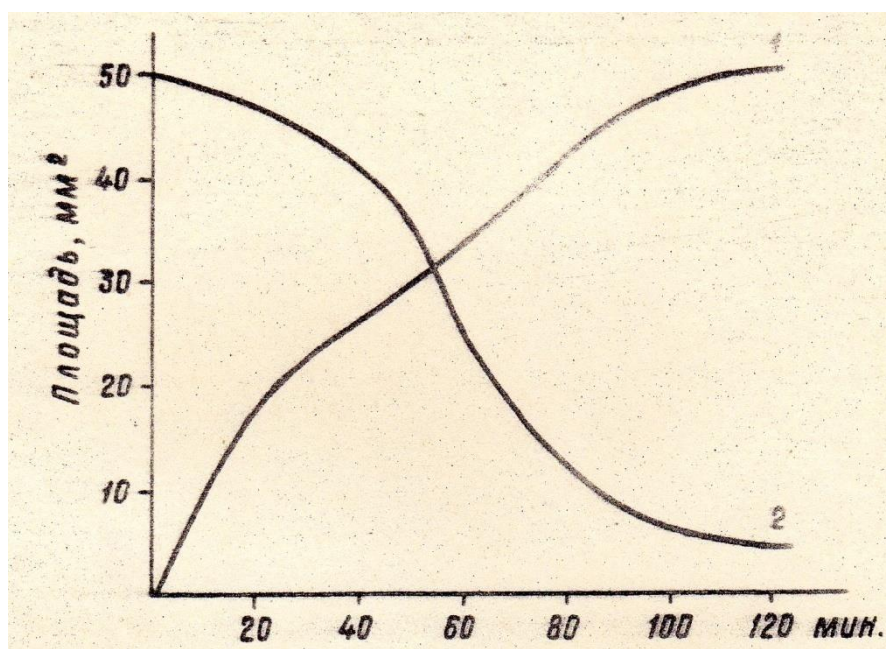


Рис. 58. Динамика изменения площади эпидермиса [78]
 1 – увеличение площади над водой, 2 – сокращение площади над CaCl_2

Автор считает, что при понижении влажности радиуса дендритов уменьшаются и исчезают эктодесмы. Это связано с удалением воды из оболочки. Чем больше обезвожена клеточная оболочка, тем темнее смыкаются фибриллы за счет образовавшихся водородных связей.

Благодаря этому механизму клеточные оболочки могут менять свою проводимость и тем самым осуществлять непосредственную регуляцию кутикулярной транспирации. А.А. Зялалов, считает, что такой механизм работает без затраты метаболической энергии. Источником же его является относительная влажность воздуха – градиент химического потенциала воды. Следовательно, обнаруженный эффект изменений проводимости клеточных стенок эпидермиса связан с уменьшением или увеличением межфибриллярных просветов и образованием или исчезновением эктодесм.

Устьичная транспирация

Устьицы представляют собой отверстия (устьичные щели или апертуры) в эпидерме, ограниченные двумя специализированными клетками, которые называются замыкающими. У многих растений к замыкающим клеткам примыкают так называемые побочные клетки, отличающиеся по форме и структуре.

При транспирации движение воды к испаряющим клеткам мезофилла происходит преимущественно по клеточным стенкам. Рассел и Вулли [цит. по 137] определили, что отношение потока воды по апопласту по отношению к движению через симпласт равно примерно 50:1. Преобладающую роль клеточных стенок в передвижении воды по листьям показали Штруггер и Певелинг [цит. по 137]. Вода движется по градиенту водного потенциала. Внутри листа испарение происходит в стенках мезофилла, выходящих в межклеточные пространства, заполненные воздухом, и в стенках клеток эпидермиса. В первом случае вода через устьица, во втором – через кутикулу. Внутреннее сопротивление листа (r_a) для водяного пара равно:

$$1/r = 1/r_k + 1/r_y; r_l = (r_k \cdot r_y) / (r_k + r_y), \text{ где}$$

r_k – сопротивление кутикулярного пути пара;

r_y – сопротивление устьичного пути.

Но величины r_y и r_k складывается из следующих параметров:

$$r_y = r_{kc} + r_{мп} + r_{ущ}, \text{ где}$$

r_{kc} – сопротивление клеточных стенок;

$r_{мп}$ – сопротивление межклеточного пространство;

$r_{ущ}$ – сопротивление устьичной щели или кутикулы.

При устьичной транспирации окончания водных путей находятся на клетках мезофилла, граничащих с воздухом межклеточного пространства. При недостаточной оводненности почвы окончания водных нитей могут снижаться вследствие изменения гидростатического давления. Тогда путь водяного пара удлиняется и интенсивность транспирации уменьшается, хотя устьица могут быть открыты. Это явление называется начинающимся подсыханием. Следовательно, для устьичного пути пара испарения происходит на границе клеточных стенок мезофилла и воздуха межклетников. В случае кутикулярной транспирации граница раздела вода-воздух не определена.

Устьичная транспирация регулируется степенью открытости устьиц. Строение и распределение их зависит от экологических особенностей растений. Частота устьиц (число их на единицу площади) увеличивается при переходе от основания листа к его верхушке и от нижней части растения к верхней. У растений засушливых мест обитания их больше, но по размеру они меньше.

У листьев с параллельным жилкованием (хвойные, злаки) они расположены параллельными рядами, а у листьев с сетчатым жилкованием – беспорядочно. На ткани проводящего пучка устьиц нет, и расположены они лишь над паренхимными клетками. Частота расположения их на листовой пластинке разная: в верхней части листа их больше, чем у основания и у краев листовой пластинки.

У большинства мезофитных растений они расположены на одном уровне с эпидермальными клетками, а у ксерофитных форм устьица расположены ниже уровня эпидермиса и называются погруженными. У гигрофитов иногда замыкающие клетки расположены выше эпидермиса, такие устьица называются приподнятыми.

Тот или иной тип строения устьиц характерен для определенных групп растений, хотя в пределах одного семейства могут иногда встречаться различные типы устьиц. Несмотря на незначительную площадь, занятую устьицами, диффузия водяного пара через них составляет до 50-60% испарения со свободной поверхности. Как уже отмечалось, скорость диффузии через мелкие отверстия пропорциональна их периметру, а не площади. Поэтому частичное смыкание замыкающих клеток мало влияет на их периметр, и уровень диффузии водяного пара через устьица не очень резко падает. На рисунке 59 представлен устьичный аппарат однодольных растений.

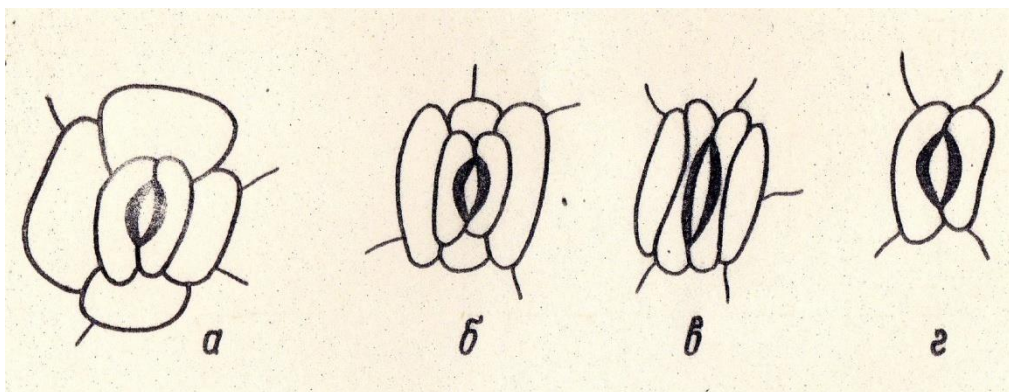


Рис. 59. Типы устьиц однодольных растений [цит. по 137]

Устьичная щель, окаймлена двумя замыкающими клетками, толщина стенок которых различна. Внутренние стенки их толще, чем внешние, поэтому при поступлении в них воды они изгибаются наружу.

У однодольных различают следующие типы устьичных комплексов: а) замыкающие клетки окружены четырьмя или шестью побочными клетками, образующими кольцо; б) две побочные клетки меньше других и расположены у концов замыкающих клеток; в) побочных клеток только 2, и они расположены параллельно длиной оси устьичной щели. Устьица такого типа встречаются у злаков; г) побочные клетки отсутствуют.

Замыкающие клетки устьиц отличаются от эпидермальных не только по форме, но и по внутренней морфологии. Характерной чертой внутренней организации этих клеток является большое число митохондрий, с сильно развитой мембранной системой [120].

В зависимости от функционального состояния форма крист и плотность матрикса митохондрий меняются. У открытых устьиц митохондрии приобретают форму эллипса, срезы крист имеют серповидную форму, матрикс электронноплотный. У закрытых устьиц крист мало и расположены они по периферии митохондрий. Матрикс их просветлен и разбухание не наблюдается.

Хлоропласты замыкающих клеток у различных растений отличаются по своему строению. У лука они не обнаруживают ярко выраженной зеленой окраски, но они все-таки содержат хлорофилл. В отличие от других растений в них не накапливается крахмал.

В строме хлоропластов замыкающих клеток бобов и бриофиллюма при микроскопировании видны крупные осмиофильные включения и крахмальные зерна, а под оболочкой скапливаются кристаллы, по-видимому, белкового происхождения. У хлоропластов замыкающих клеток под оболочкой обнаружены трубки, соединяющиеся с ламеллами. Около хлоропласта в местах их скопле-

ния обнаруживается большое количество митохондрий. По-видимому, это связано с локальной повышенной активностью хлоропласта. Существенных изменений в хлоропластах открытых и закрытых устьиц не обнаруживается.

Ядро в замыкающих клетках лучше просматривается, когда устьица открыты. Хроматин в этом состоянии распределен в ядре неравномерно, обнаруживая скопления в различных участках. Ядро имеет округлую форму. У закрытых устьиц он расположен диффузно, а ядро приобретает эллипсоидальную форму [цит. по 137].

Вакуоли замыкающих клеток устьиц у многих растений имеют своеобразные включения, на поверхности которых располагаются пузырьки различных размеров. Вакуолярный аппарат клеток устьиц претерпевает существенные изменения при открывании устьичной щели. В этом состоянии появляются крупные вакуоли, занимающие центральное положение в клетке. У закрытых устьиц они диффузно разбросаны по всей толще протоплазмы.

Столфельт [цит. по 137] обнаружил щелочную реакцию клеточного сока у открытых устьиц, тогда как у эпидермальных клеток, примыкающих к устьицам, изменений в значениях рН не наблюдалось.

Величина осмотического давления в замыкающих клетках устьиц во время их открывания сильно возрастает по сравнению с эпидермальными клетками. Существенные изменения в замыкающих клетках при их движении наблюдаются в структуре гиалоплазмы, о чем свидетельствует различная форма плазмолиза. Так, в замыкающих клетках *Vicia faba* в закрытом состоянии наблюдается выпуклый плазмолиз, а у открытых – судорожный.

В замыкающих клетках открытых устьиц гиалоплазма располагается в виде пристенного слоя и имеет большое количество рибосом. В замыкающих клетках закрытых устьиц она занимает большую площадь, вследствие увеличения объема за счет воды, поступившей из вакуоли. Рибосом в ней меньше.

Вебер [цит. по 137] наблюдал снижение вязкости цитоплазмы и уменьшение скорости ее движения у открытых устьиц, тогда как у закрытых устьичных клеток наблюдалось интенсивное движение цитоплазмы. Снижение скорости движения цитоплазмы и уменьшение ее вязкости автор объясняет обезвоживанием ее вследствие формирования большой центральной вакуоли. Увеличение тургорного давления клеток вследствие поступления воды также снижает скорость движения цитоплазмы.

Эндоплазматический ретикулум замыкающих клеток представлен цистернами с узкими полостями. На мембранах расположены рибосомы. У некоторых видов растений *Bryophyllum diagremontianum* эндоплазматический ретикулум представлен не только цистернами, но и трубчатыми образованиями.

В замыкающих клетках устьиц, как правило, хорошо развит аппарат Гольджи, который участвует в образовании устьичной щели. После деления материнской клетки на две замыкающие клетки формируется устьичная щель, образование которой связано с активным состоянием аппарата Гольджи. В результате его деятельности на месте будущей щели образуется линзообразное утолщение, состоящее из пектина. В дальнейшем, по мнению Ландре [цит. по 137], пектин на этом участке распадается и образуется устьичная щель, после чего замыкающие клетки увеличиваются в размере, и дифференциация устьица заканчивается.

Формирование устьичных щелей у растений происходит по-разному. Так, у листьев с параллельным жилкованием, в основном у однодольных растений, они образуются по мере роста листа сначала в верхней его части, а затем у основания (базипетальный способ заложения). У листьев с сетчатым жилкованием устьица закладываются в самых различных участках листовой пластинки, поэтому наряду с дифференцированными устьицами встречаются только что формирующиеся. Такой тип заложения встречается наиболее часто у двудольных растений.

По мнению Бюнинга [цит. по 137], материнские клетки, из которых образуются замыкающие, выделяют ингибиторы, препятствующие заложению устьиц близлежащими клетками. Поскольку они способны распространяться на небольшие расстояния, этим обуславливается строгая упорядоченность в распределении устьиц на листовой пластинке. Однако это точка зрения разделяется не всеми исследователями.

Регуляция движений замыкающих клеток

Долгое время степень открытости устьиц связывали с изменением тургорного давления только в замыкающих клетках. Столфельт [цит. по 137] выдвинул новое представление, согласно которому движение замыкающих клеток стали рассматривать в связи с изменением физиологического состояния прилегающих клеток эпидермиса и подстилающих тканей листа. Согласно его представлениям, замыкающие клетки устьиц должны испытывать на себе давление со стороны окружающих клеток эпидермиса вследствие изменения тургорного давления в них. Нарушение прилегающих эпидермальных клеток вызвало в опыте Столфельта изменение степени открытости устьиц. На основании этого автор различает два вида движений устьичных клеток: активное движение, зависящее от изменения осмотического давления в замыкающих клетках, и пассивное движение, обусловленное изменением хода физиологических процессов в паренхимных и прилегающих клетках эпидермиса.

Движение замыкающих клеток вызывается действием двух факторов: света и воды. Установлено, что свет при достаточной интенсивности и длительности действия вызывает фотоактивную реакцию открывания устьичной щели.

На движение устьиц большее влияние оказывают коротковолновые (синие) лучи, чем длинноволновые. По вопросу о механизме регуляции тургорного давления устьичных клеток существуют различные мнения.

Согласно классической теории, которая имеет сторонников и в наше время, регуляция тургора замыкающих клеток происходит вследствие обратимого превращения крахмала в сахар, в результате чего повышается осмотическое давление, наблюдается поступление воды в клетки. Это вызывает увеличение тургорного давления, и устьичная щель открывается. Следовательно, открывание устьичной щели должно было бы сопровождаться уменьшением содержания крахмала. Однако Хит [цит. по 137] не обнаружил разницы в содержании крахмала в замыкающих клетках при освещении и открывании устьиц. Более того, у освещенных устьиц в дневные часы наблюдалось увеличение количества крахмала при открытой щели, а вечером наблюдалось уменьшение его при закрытых устьицах. Было также установлено, что высокая относительная влажность воздуха вызывала уменьшение содержания крахмала в замыкающих устьичных клетках, тогда как при низкой влажности открытые устьица содержали больше крахмала.

В механизме устьичных движений большую роль приписывали ферменту фосфорилаза, принимающему участие в гидролизе крахмала. Данные, полученные Pallas [цит. по 137], не подтвердили этого предположения, так как этот фермент обнаружен в замыкающих клетках не у всех растений. Согласно Вильямсу [цит. по 137], понижение осмотического давления в клетках устьиц происходит вследствие выделения вакуолярного сока за счет сокращения вакуолей. Этот процесс сопряжен с затратой энергии дыхания. Когда этот механизм отключается, наблюдается поступление воды по осмотическому градиенту, увеличение тургорного давления и открывание устьичной щели. Однако работами Хита и Орхарда [цит. по 137] было установлено закрывание устьиц в отсутствие кислорода, который всегда необходим для их открывания.

В связи с применением электронной микроскопии было установлено наличие в замыкающих клетках устьиц большого количества митохондрий с развитой системой крист. Это обстоятельство является свидетельством высокой метаболической активности клеток. В то же время митохондрии клеток мезофилла и эпидермиса листьев имеют менее развитую систему крист по срав-

нению с митохондриями замыкающих клеток. Установлено, что в открытых устьицах митохондрии имеют высокоэлектронноплотный матрикс, который при закрывании устьиц просветляется [цит. по 137].

По мнению Машанского [цит. по 137], перестройка в структуре митохондрий связана с транспортом натрия. Но с точки зрения других авторов [цит. по 137], изменение субмикроскопической организации митохондрий обусловлено осмотическими явлениями в клетках. Несмотря на некоторые противоречивые данные, большое количество митохондрий в замыкающих клетках устьиц и обязательное присутствие кислорода свидетельствуют о том, что регуляция открывания устьиц связана с затратой энергии.

Есть основание предполагать, что энергия используется для обеспечения транспорта ионов в замыкающие клетки. В последнее время появились работы, в которых установлена роль одновалентных катионов в регуляции осмотического давления клеток устьиц. При увеличении содержания ионов в замыкающих клетках они открываются. Поступление их связано с затратой энергии.

Фишер [цит. по 137] установил, что кроме калия, открывание устьиц вызывается и другими катионами, но наибольший эффект дает калий.

Гэлстон, Девис, Сэттер [60] указывают на то, что в ночное время концентрация растворенных в вакуолях замыкающих клеток падает, в связи с этим возрастает химический потенциал воды. На свету процесс поступления ионов калия, сопровождающийся распадом крахмала и накоплением яблочной кислоты, усиливается в результате чего химический потенциал снижается и начинается поглощение воды замыкающими клетками устьиц. По мнению этих авторов, побочные клетки служат резервуарами накопления K^+ .

Для сохранения внутриклеточного рН происходит два противоположных потока ионов: при перемещении K^+ в клетку должны выходить ионы H^+ , и другие или одновременно с K^+ должны поступать ионы Cl^- . В настоящее время установлено, что у кукурузы около 40 % ионов K^+ поступает в клетки в сопровождении ионов Cl^- . Очевидно, такую роль посредников могут выполнять и другие ионы. Интенсивное перемещение ионов H^+ через мембраны замыкающих клеток установлено для всех растений. Их источником может быть яблочная кислота, а также другие органические кислоты. Другим эффективным механизмом подавления транспирации является увеличение абсцизовой кислоты (АБК) в замыкающих клетках в условиях водного дефицита, которое усиливает выход K^+ из них. Опыты, демонстрирующие этот эффект, были проведены на мутантах томата, полученных в эксперименте с рентгеновским облучением. Этот мутант отличался тем, что имел всегда открытые устьица, и быстро под-

выдал в отсутствие воды. Оказалось, что содержание АБК в устьичных клетках этих растений было резко понижено (в 10 раз по сравнению с родительскими формами). Поэтому при обработке их АБК наблюдалось закрывание устьиц и восстановление тургора. Обработка малыми дозами АБК вызывает закрывание устьиц и у других растений. Поэтому считается, что одной из функций этого гормона является регуляция транспирации растений посредством уменьшения устьичных щелей.

По мнению Целича [цит. по 137], калий может поступать в вакуоли замыкающих клеток из хлоропластов, вследствие чего наблюдается изменение объема гиалоплазмы, обусловленное ее гидратацией и понижение ее электронной плотности. Аккумуляция ионов калия наблюдается и у митохондрий. Вполне возможно, что эти органеллы принимают участие в гомеостатической регуляции ионного состава цитоплазмы. Как уже отмечалось выше, в регуляции транспорта K^+ участвует АБК.

Обобщая регуляторные механизмы, выявленные для кутикулярной и устьичной транспирации, А.А. Зялалов [77] предлагает следующее обоснование регуляции этого процесса. Понижение влажности воздуха приводит к увеличению градиента химического потенциала на границе лист-воздух. При этом клеточные стенки теряют воду, фибриллы смыкаются, исчезают эктодесмы и уменьшается площадь эпидермиса. Это является причиной сокращения устьичных щелей и водной проводимости клеточных стенок и уменьшение как устьичной, так и кутикулярной транспирации.

Пониженный химический потенциал воды индуцируемый синтез АБК, который вызывает отток K^+ из замыкающих клеток и закрывание устьиц.

Внеустьичная регуляция транспирации

Состояние внутриклеточной воды также является одним из механизмов способных регулировать транспирацию растений. Однако экспериментальный материал, освещающий роль протоплазмы в регуляции транспирации, крайне ограничен.

Ильин [цит. по 137] определял отдачу воды листьями только – что отделенными от растения и фиксированными парами толуола. Последний прием вызывал резкое повышение количества, испаряющейся воды. Этот опыт позволил установить роль протоплазмы как фактора регуляции транспирации. Очевидно, снижение активности воды в протоплазме уменьшит градиент в системе протоплазма – сосуды или протоплазма – свободное пространство клеток. При

этом диффузионный поток воды уменьшится и снизится интенсивность транспирации. Чем больше подвижность воды в протоплазме, тем больший перепад активности ее в системе протоплазма – сосуды – воздух и тем выше интенсивность транспирации и наоборот.

К числу факторов внеустьичной регуляции транспирации относится осмотическое давление клеточного сока, которое снижает активность воды в протоплазме, уменьшая скорость ее перемещения в оболочку клеток или сосуды. Сопротивление отдаче воды, обусловленное снижением ее химического потенциала в клетке, называется водоудерживающей силой клеток, и этот фактор оказывает также влияние на интенсивность транспирации.

Таблица 93

**Соотношение устьичной и кутикулярной транспирации
листьев растений (мгН₂О / дм²•час) [107]**

Растения	Транспирация при открытых устьицах	Кутикулярная транспирация при закрытых устьицах	Кутикулярная транспирация, % от общей транспирации
Водные растения	1800–4000	–	60–70
Травянистые растения	1700–2500	200–300	10–20
Злаки	1500–3000	250–300	15–25
Кустарники	600–700	50–60	5–10
Древесные растения	800–1200	90–110	10–20
Плодовые деревья	400–600	80–90	17–24

Как видно из таблицы 93 кутикулярная транспирация составляет от 10 до 20 % от устьичной и менее 10 % от свободного испарения. Поэтому кутикулярная защита от транспирации весьма эффективна.

Потеря воды водными растениями

У растений, находящихся под водой, передвижение воды не может происходить за счет присасывающего действия транспирации, хотя выделение ее было доказано еще в 1862 г. Унгером, а позднее Диксоном и Саксом [цит. по 137]. В опытах этих исследователей использовались целые растения и побеги. Авто-

ры помещали корни растений или стебель в один сосуд, а листья – в другой (рис. 60).

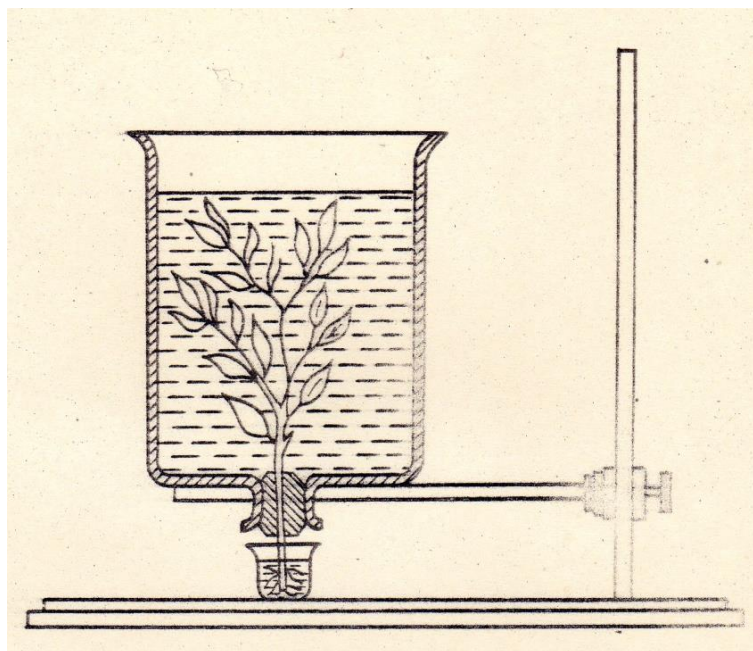


Рис. 60. Прибор, позволяющий обнаружить потерю воды у погруженного в воду растения [цит. по 137]

Через несколько дней количество воды в сосуде, где находились листья, увеличивалось. В опытах Сакса наблюдалось быстрое поднятие краски эозина по стеблю водного растения. Под действием света и кислорода передвижение краски усиливалось. Причем удаление кончика ветки замедляло передвижение эозина, а удаление листьев полностью останавливало этот процесс. На основании этих опытов был сделан вывод о том, что листья обуславливают передвижение краски и воды.

Позднее работами Крафтса [95] было подтверждено ранее установленное влияние света на потерю воды водными растениями. По мнению автора, на свету в листьях образуются ассимиляты, используемые в метаболических процессах, что обуславливает передвижение питательных веществ по флоэме вследствие возникающего осмотического градиента. Передвижение веществ происходит вместе с током воды. Диксон [цит. по 137] допускает возможность существования процесса секреции воды по ксилеме. Однако экспериментальное решение этого вопроса не производилось.

Роль трихом в регуляции транспирации

Функции, выполняемые трихомами, весьма разнообразны. В связи с рассмотрением водного режима растений следует остановиться на роли специализированных трихом – гидатод, функция которых связана с секрецией воды и солей.

Трихомы (волоски) различаются не только по строению и функциям, но и по продолжительности существования (опадающие и неоппадающие). Они используются в качестве одного из систематических признаков растений (рис. 61).

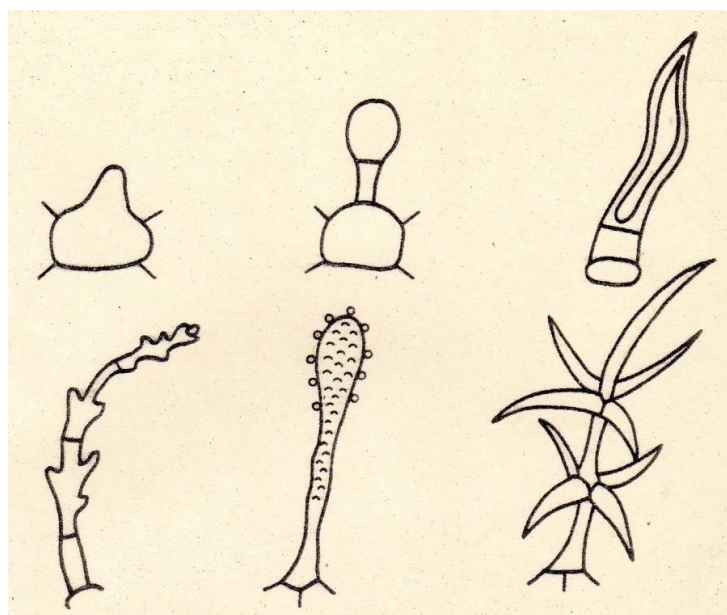


Рис. 61. Трихомы растений [цит. по 137]

По наблюдениям Александрова и Савченко [цит. по 137], трихомы могут, как выделять, так и поглощать воду из атмосферы. Особенно интенсивно секретуют воду с растворенными в ней веществами трихомы – гидатоды фасоли, которые выделяют до 6 капель в минуту. Выделение капельной воды осуществляется апикальными клетками головки и происходит в строго локализованных местах. Вакуолярный аппарат клеток головки трихом представлен вакуолями разного размера. Пластиды клеток головки трихом представлены немногочисленными лейкопластами, ламеллярная система которых развита слабо.

Митохондрии имеют хорошо развитую систему крист и плотный матрикс. Рибосом в клетках головки гидатод мало, и обнаружены они не только на мембранах эндоплазматического ретикулума, но и в гиалоплазме в свободном состоянии. Своеобразной чертой в строении эндоплазматического ретикулума этих клеток является наличие в нем большого количества трубчатых элементов, диаметр которых находится в пределах 190–320 °А.

Клеточные оболочки трихом образуют выросты-протуберанцы. Вода и секретируемые соединения (калий, кремний, сахара) сначала выделяются в пространство между клеточной оболочкой и кутикулой, а затем выводятся наружу через апикальные клетки головки и кутикулу, в которой имеются субмикроскопические поры.

Трихомы отличаются от эпидермальных клеток плотностью воскового покрытия. Кроющие волоски злаков почти лишены восковых отложений. Опытами, проведенными Лепешкиным [цит. по 137], было установлено, что выделение воды трихомами не зависит от давления в сосудистой системе. Если лист фасоли положить на смоченную водой фильтровальную бумагу и покрыть стеклянным колпаком, то на нижней стороне листа появляются капли воды, даже в случае перерезания сосудистых пучков. Выделенная трихомами вода является эндогенной, а не конденсационной, на что указывает щелочная реакция.

Лепешкиным было установлено, что концентрация клеточного сока (определение проводилось плазмолитическим методом с использованием селитры) в клетках, выделяющих воду, значительно выше концентрации сока нижних клеток трихомы и паренхимы листа.

Активное выделение воды волосками автор наблюдал у табака, душистого горошка, у растений семейства мальвовых. За сутки объем выделенной воды нередко превышает объем самого волоска. У молодых растений камелии и фуксии выделение воды может происходить при посредстве бесцветных выростов (эмергенцев), расположенных на кончиках листьев над окончаниями сосудистых пучков и небольшими углублениями, образующимися на кутикуле. У других растений имеются так называемые водные устья (гидатоды). Как правило, они расположены над окончаниями сосудистых пучков (рис. 62).

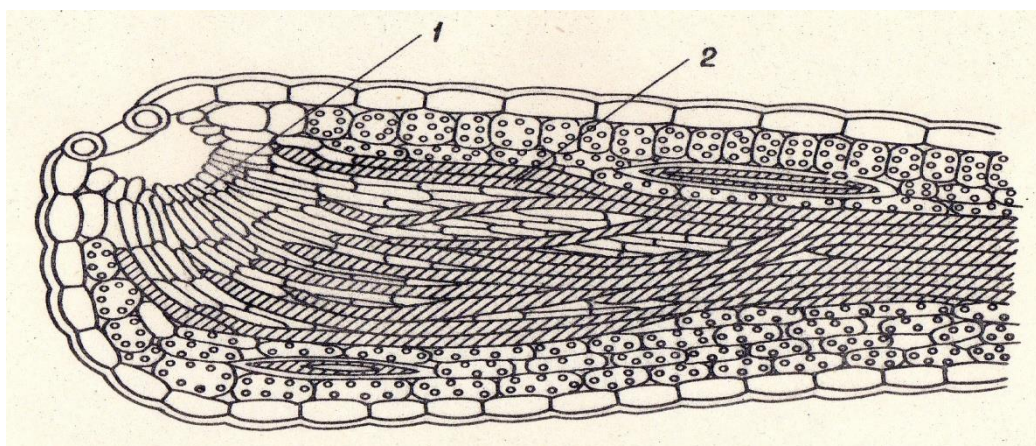
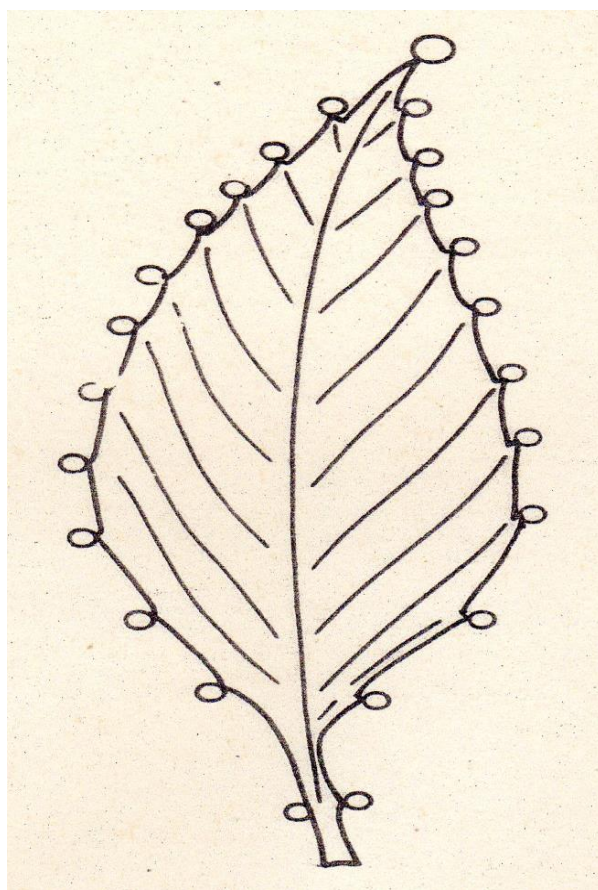


Рис. 62. Гидатода в листе *Fuchsia hybrida*. Сосудистый пучок подходит к эпитеме и врастает в нее [цит. по 137]. Э – эпитема, Т – трахеиды

Последние окружены мелкоклеточной тканью – эпитемой, выстилающей воздушную полость устьица – гидатоды. Межклетники эпитемы гораздо шире, чем у клеток, окружающих сосудистые пучки, поэтому циркуляция воздуха и прохождение через них воды происходит легче. Даже при самом незначительном повышении давления в сосудах вода сначала выделяется в межклетники, поступает по ним в воздухоносную полость устьица и каплями выделяется наружу. Этот процесс называется гуттацией.

Водные устьица (гидатоды) располагаются на зубчиках листьев (рис. 63).



*Рис. 63. Выделение воды из водных устьиц листа бальзамина.
Капли сидят на зубчиках, где расположены водные устьица*

Поэтому после помещения во влажную камеру края листьев покрываются каплями воды. Помимо воды и солей трихомы могут выделять эфирные масла, смолы, слизи.

По мнению Мирославова [120] кутикулярная транспирация трихомами значительно выше, чем клетками эпидермиса. Это было показано и в опытах Штруггера [цит. по 137] с применением флюорохрома (краски). Если срезанный в водном растворе краски побег оставить на некоторое время в нем, то краситель вместе с транспирационным током воды распространится по тканям

побега и сосредоточится в тех местах, где испарение будет наибольшим. Штруггером было отмечено, что накопление краски связано с транспирационным током. На основании этих опытов Штруггер выдвинул гипотезу о существовании в кутикуле волосков субмикроскопических пор, через которые выделяется вода.

По данным Мирославова [120], кутикулярная транспирация трихом значительно выше, чем основных клеток эпидермиса. В процессе онтогенеза роль кроющих трихом в регуляции водного режима может меняться: на ранних этапах развития органа кроющие волоски повышают интенсивность транспирации, т. к. они начинают функционировать как образования, обеспечивающие транспорт воды в период эмбрионального роста. В сформировавшихся органах волоски отмирают, снижая интенсивность транспирации, в связи с ростом органа, дифференциацией его тканей, формированием устьиц. Их роль в транспорте воды при этом снижается. Помимо воды трихомы могут выделять и другие вещества: эфирные масла, слизи, смолы. Однако эта функция трихом остается неясной.

Понятия, характеризующие транспирацию

Транспирация – это физиологический процесс, тесно связанный с другими метаболическими функциями внутренними и внешними факторами. Поэтому используется разные понятия для характеристики такой взаимосвязи.

Относительная транспирация – это отношение интенсивности транспирации растения к интенсивности одновременно происходящего испарения с влажной поверхности. Для расчета этого показателя используют формулу, предложенную Б. Левинчстоном:

Тр. относит. = ИТ/Исп. вл. пов., где

ИТ – интенсивность транспирации в мг, г., час,

Исп. вл. пов. – испарение с поверхности фильтровальной бумаги или керамического полого тела.

Относительная транспирация повышается при открывании устьиц.

Продуктивность транспирации – количество накопленного сухого вещества при расходе одного литра испаренной воды.

Транспирационный коэффициент – количество воды, израсходованное растением или растительным сообществом в течение вегетационного периода на единицу веса сухого вещества. Потребность в воде на образование единицы

сухого вещества у растений зависит от условий местообитания, густоты посева и др. условий (табл. 94).

Таблица 94

**Транспирационный коэффициент растений
(г Н₂О на 1 г образованного сухого вещества)**

1	2
С₃ – растения	
Рожь	630
Пшеница	540
Люцерна	840
Подсолнечник	600
Картофель	640
Деревья	
Дуб	340
Бук	170
Сосна	300
С₄ – растения	
Кукуруза	370
Амарант	300

Понятие водного баланса растений

Водный баланс растения определяется разностью между поступлением воды и ее расходом.

Водный баланс = поглощение воды – транспирация.

Транспирация выражает статью расхода. Водный баланс считается уравновешенным в том случае, если расходование воды растением уравновешивается поглощением. Он становится отрицательным, как только поглощение воды из почвы не успевает за расходом ее на транспирацию.

Различают кратковременные и длительные нарушения водного баланса. Днем в естественных условиях водный баланс бывает чаще отрицательным и вновь выравнивается вечером или ночью, если запас воды в почве достаточен для этого. Однако в процессе вегетации соотношение между приходом и расходом воды не бывает, компенсированным и в результате этого в тканях растения возникает водный дефицит, выражением которого является подвядание тканей.

Из-за методических трудностей учет прихода и расхода воды не всегда возможен. Поэтому чаще проводят определение общего содержания воды в растении, которое является выражением водного баланса и зависит от его характера. Если, например, определяется содержание воды в листьях в утренние часы (M_1) и содержание ее в полуденные часы (M_2), то убыль ее в дневные часы ($M_1 - M_2$) укажет на наличие отрицательного водного баланса. Он проявляется в уменьшении оводненности тканей и химического потенциала воды в них.

Различают два типа водного баланса: гидростабильный и гидролабильный. Гидростабильные виды растений (деревья, злаки, суккуленты) сохраняют водный баланс выравненным в течение дня. Этому способствуют быстрая реакция устьиц на водный дефицит, резервы воды в корнях и древесине. Гидролабильные виды (водные растения, мхи, травянистые растения солнечных мест обитания) способны к быстрому высыханию без ущерба для дальнейшего существования. Они восстанавливают водный баланс при повышении влажности среды обитания.

Интересны данные, приводимые Лархером [107]. Был сделан расчет водного баланса земли. Он показал, что в мировом масштабе прибавка влаги от морей и океанов, которая используется суши, составляет 40 % массы осадков. Все остальное покрывается испарением с поверхности суши, т. е. эвакотранспирацией. Испарение с поверхности почвы составляет 5–20 %, все остальное покрывается транспирацией растительного покрова Земли. Круговорот воды самый значительный по масштабам на земном шаре. Время пребывания водяного пара в атмосфере составляет около 10 дней. С водным балансом Земли связан и энергетический обмен, т. к. большая часть энергии солнечной радиации расходуется на испарение воды. При этом вода переходит в термодинамически более высокое энергетическое состояние. Ее обратное перемещение для восстановления водного баланса происходит под действием силы тяжести. Заканчивая этот раздел можно отметить, что содержание воды в почве (приходная статья водного баланса) является определяющим фактором транспирации. Расходная статья определяется внутренними факторами – химическим потенциалом воды и проводимостью тканей.

1.1.8. ЭВОЛЮЦИЯ ВОДОБМЕНА РАСТЕНИЙ

В области физиологии растений одним из первых в мировой науке, кто заострил внимание на изучении физиологических закономерностей эволюционного процесса, был К.А. Тимирязев. Вслед за Дарвиным им были заложены основы

эволюционной физиологии. К.А. Тимирязев «перебросил мост между двумя крупнейшими направлениями естествознания XIX в., между дарвинизмом и законом сохранения энергии, между биологией и физикой...» [цит. по 137].

К.А. Тимирязев первым подошел с дарвинских позиций к объяснению биологического значения транспирации. Он останавливает внимание на многочисленных приспособлениях растений, способствующих уменьшению потери воды, и объясняет функциональное назначение кутикулы, устьиц, от кроющих волосков, сокращения испаряющей поверхности листьев, свертывания матовой пластинки. Новый подход обнаруживает К.А. Тимирязев относительно эволюционного значения присасывающего действия транспирации. Это приспособление растений он относит к числу самых совершенных. С его появлением растений получило новые возможности использования среды обитания, и это открыло пути дальнейшей эволюции.

Большую роль в развитии этого направления сыграли работы отечественных ученых Н.А. Максимова, А.Н. Северцева, С.П. Костычева, Л.А. Орбели, А.А. Тахтаджяна, А.Л. Курсанова, П.А. Генкеля, Н.И. Антипова.

Начиная с 30-х годов текущего столетия, почти все разделы физиологии растений в той или иной степени соприкоснулись с эволюционной теорией [116]. Положение о взаимосвязи функций и структур в основе воззрений А.Л. Курсанова на эволюцию транспортной системы растений: «Различные группы растений находятся по признаку организации их проводящей системы на разных ступенях эволюционного процесса, причем эти различия, вероятно, следует рассматривать...как отдельные ветви эволюционного древа» [103].

А.Л. Курсанов отмечает, что каждый тип транспортной системы отвечает потребностям растений в соответствии с их видовой специфичностью и условиями окружающей среды. Потеря такого соответствия становится фактором естественного отбора.

В исследовании закономерностей эволюции водного режима растений большое значение имеют достижения в области экологической физиологии, позволяющей вскрыть адаптивное явление функциональных перестроек в зависимости от меняющихся факторов среды. По мнению Вульфа [36], ни один из внешних факторов не определяет существование растений в такой мере, как вода. Поэтому можно предположить, что эволюция водообмена растений шла по пути совершенствования в первую очередь органов, обеспечивающих стабилизацию внутриклеточного обмена с целью сохранения гомеостаза – постоянства внутренней среды клетки.

По отношению к воде растения подразделяются на 3 экологические группы [107; 144]:

1. Гидатофиты – водные растения. В эволюционном отношении они являются более древними. Эти растения не регулируют водообмен, в связи с чем у них отсутствуют специализированные органы.

2. Пойкилогидровые растения, характеризуются непостоянным содержанием воды в тканях (бактерии, сине-зеленые водоросли, зеленые водоросли, грибы, лишайники, некоторые представители папоротникообразных и цветковых). Большинство из этих растений не имеют специальных органов для поглощения воды и специальных покровных тканей, предохраняющих их от испарения. Поглощение воды у них происходит всей поверхностью.

3. Гомеогидровые – высшие растения (цветковые, голосеменные, папоротникообразные). Для регуляции водообмена они имеют специальные ткани и органы: корневые волоски, осуществляющие поглощение воды, покровную ткань – эпидермис, предохраняющую растения от испарения воды, и устьичный аппарат, регулирующий ее отдачу.

По мнению Лархера [107], эволюция органов водообмена способствовала обеспечению продуктивности растений и их массовому развитию на суше.

Соответственно этим группам растений Антипов [17] выделяет 3 вида водообмена: гидатофитный, пойкилогидровый и гомеогидровый.

Гидатофитные растения отличаются развитием большой поверхности листьев по отношению к общей массе их тела за счет образования воздухоносных полостей, обеспечивающих газообмен. У погруженных в воду растений отсутствуют устьица – главные органы, регулирующие водообмен растений с внешней средой. У наземных видов отсутствует вакуоль. Поэтому абсорбция газов, питательных элементов и поступление воды у этих растений осуществляется всей поверхностью листовой пластинки.

У некоторых видов растений этой группы в эпидермисе листьев имеются специализированные клетки – гидропоты, обладающие повышенной проницаемостью для воды. Вследствие этого водные растения отличаются слабым развитием проводящих пучков и большой длиной жилок на единицу площади.

Очевидно, это связано с необходимостью проведения воды в большом количестве и на большие расстояния. Эпидермис гидатофитных растений отличается слабой кутинизацией, обладая большой смачиваемостью. Корневая система у этих растений развивается в зависимости от использования ее для прикрепления их к грунту.

Так, у *Caltha*, *Nuphar* имеется мощная корневая система, служащая для прикрепления их ко дну, а у *Eloдея* корни развиты слабо, они не имеют корневых волосков, рост их быстро прекращается.

У полупогруженных гидатофитных растений на верхней стороне листьев имеется в среднем на один квадратный миллиметр 400–600 устьиц, которые предназначены для осуществления газообмена.

Иногда устьица водных растений выполняют роль гидатод – водных пор, через которые выделяется вода в капельножидком состоянии. Этот механизм, очевидно, регулирует равновесие между поступлением и отдачей воды. Причиной выделения капельножидкой воды может быть корневое давление.

По данным Поплавской [144], осмотическое давление у гидатофитов может развиваться до 10–15 атм., а у *Phragmites* до 25 атм. В течение вегетации оно не меняется, увеличиваясь по мере старения растений.

Наблюдаемое завядание у растений, окруженных водой, может быть объяснено слабым развитием сосудов проводящих систем, и потеря воды у них транспирирующими листьями восстанавливается слабо. Таким образом, эта группа растений, эволюционно более древняя, характеризуется отсутствием специализированных органов, регулирующих водообмен, и при обезвоживании они погибают.

Пойкилогидровые растения способны переносить низкую влажность воздуха. Они могут полностью высыхать и впадать в состояние анабиоза, приостанавливая основные метаболические процессы [17]. В филогенетическом отношении водообмен пойкилогидровых растений менее древний и возник у них в процессе длительной эволюции, в результате перемещения гидатофитов на сушу.

Изменение оводненности этих растений происходит адекватно количеству воды в окружающей среде [107]. По данным Антипова, водообмен пойкилогидровых растений в процессе онтогенеза изменяется несложно и однообразно. Эти растения имеют ряд особенностей, присущих гидатофитам: они поглощают воду всей поверхностью, не имеют органов, регулирующих водообмен, для них характерно низкое содержание «связанной» воды в состоянии полного водонасыщения, что является причиной слабой водоудерживающей способности листьев. Интенсивность транспирации этих растений очень высокая, но их обезвоживание не сопровождается завяданием, а проявляется в уменьшении их объема, и при потере воды они впадают в состояние анабиоза [107]. В основе их водообмена с окружающей средой лежат различные физические процессы: испарение, набухание, гигроскопичность, капиллярность, и поэтому их метаболизм способен восстанавливаться при насыщении водой.

И хотя пойкилогидровые растения сохранили некоторые черты водообмена гидатофитов, им присущи новые приспособительные признаки, позволяющие восстанавливать жизненные процессы после увеличения оводненности.

По мнению Генкеля и Прониной [48], эти растения не противостоят обезвоживанию, и поэтому процесс отдачи воды не приводит к патологии. При этом наблюдается уплотнение протоплазмы и ее гелефикация без нарушения структуры.

Минимальная влажность, при которой возможна активная жизнедеятельность, у разных растений различна: она имеет решающее значение для распространения того или иного вида [17].

Гомеогидровые растения имеют более совершенный водообмен, хотя он ограничивает их возможности переносить крайние пределы обезвоживания. Они менее засухоустойчивы, чем пойкилогидровые растения, хотя отличительной особенностью их является способность к регуляции водообмена и тем самым сохранение постоянства (в определенных пределах) внутренней среды клеток, обеспечивающей все метаболические процессы. Гомеогидровые растения регулируют водообмен благодаря наличию у них специализированных органов и тканей. Этот вид водообмена появился в процессе эволюции в результате приспособления пойкилогидровых растений к наземным условиям жизни.

К числу приспособлений, появившихся у этих растений для регуляции их водообмена, относится в первую очередь образовавшийся защитный слой – эпидерма, предохраняющая их от высыхания, от резких температурных колебаний, от проникновения внутрь микроорганизмов. Эпидерма возникла в результате видоизменения и специализации клеток покровной ткани [90; 144]. Чем совершеннее этот защитный аппарат, тем полнее приспособлено растение к наземным условиям. Поверхность эпидермы покрыта кутикулой, обладающей водонепроницаемостью и предохраняющей растения от потери воды.

Таким образом, выход растений на сушу сопровождался формированием покровных тканей, проводящих воду путей и устьичного аппарата. По-видимому, эволюция формы и строения растения в целом и отдельных его органов лежала в основе изменения его водообмена.

Эволюция проводящей системы растений

Водный режим растений складывается из трех основных этапов: а) поглощения воды корневой системой с последующим поступлением ее в сосуды ксилемы, б) передвижения ее по сосудам, в) отдачи воды в процессе транспирации.

Структуры, обеспечивающие транспорт воды, имели свою эволюционную историю [216]. У водных растений функцию корня как органа прикрепления к почве выполняли ризоиды. Известно, что у предков ныне существующих высших растений не было разделения на корень и стебель, и структура подземного органа (осевого) была аналогична структуре надземной части. Такие корнеобразные структуры – ризоиды – сохранились у наиболее примитивного из ныне живущих высших растений – псилоита. С выходом растений на сушу корень адаптировался к выполнению еще двух функций – всасывающей и проводящей.

В системе корня, как известно, вода проходит по апопласту через целлюлозные оболочки до эндодермы, а затем через пропускные клетки к центральному цилиндру.

В оболочке клеток эндодермы расположены пояски Каспари, состоящие из суберина и жирных кислот, которые резко обрывают путь воды по апопласту. Дальнейший транспорт воды осуществляется по симпласту, т. е. через плазмалемму и протопласт.

Поясок Каспари отсутствует у водорослей, и контроль за поступлением воды у них, очевидно, осуществляется только плазмалеммой. По-видимому, появление эндодермы сопутствовало первым этапам эволюции наземных растений. Отмечено, что пояски Каспари более широки у примитивных и более узки у современных форм. Очевидно, в процессе эволюции возникла необходимость в более строгом контроле за поступлением воды и элементов минерального питания. Проводящие ткани корня сконцентрированы в центральном цилиндре, наружной обкладкой которого является перицикл. Это образовательная ткань и еще один физиологический барьер на пути радиального транспорта воды из коры в стелу [62]. В процессе эволюции происходило уменьшение многослойности перицикла – его редукция. И у современных злаковых растений первичные ткани подходят непосредственно к пропускным клеткам эндодермы, что облегчает процесс поступления воды в проводящие сосуды.

Таким образом, в результате длительного пути эволюции сложился структурный комплекс водопоглощения – корневой волосок – первичная кора – контрольная система эндодермы – протоксилемные элементы, осуществляющие симпластический транспорт воды.

Передвижение воды по ксилеме

Появление сосудов рассматривается как одно из важнейших явлений в эволюции высших растений. Совершенствование водопроводящей системы,

которое обеспечивается наличием вертикальных рядов перфорированных клеток, позволило высшим растениям стать «победителями» в борьбе за существование.

Примитивным типом системы является та, в которой проводящая ткань образует сплошную массу и центральное ядро ксилемы окружено слоем флоэмы. Этот вид более древний, и от него в процессе эволюции произошли все другие типы [182]. В современной флоре подобное строение встречается у плаунов, папоротников и в корнях почти всех растений. Для обеспечения водой органов растений требуется достаточно большая поверхность соприкосновения между элементами ксилемы и паренхимными клетками. Поэтому эволюция проводящей системы, согласно представлениям Bower [цит. по 137], проходила по линии увеличения контакта между ксилемой и паренхимой. У растений более архаичных этот контакт выражен слабо, а у современных он достиг максимума.

Эволюция ксилемы проходила также по линии видоизменения трахеид, которые приспособлены к выполнению 2-х функций – механическому укреплению осевых органов и проведению воды. Установлено, что длина механических элементов в процессе эволюции сокращается, а трахеиды заменяются сосудами, у которых в перфорационной пластинке образуется одно крупное округлое отверстие.

Переход к простой перфорации был вызван необходимостью уменьшения сопротивления потоку воды [181]. Следовательно, специализация сосудов у высших гомеогидровых растений в процессе эволюции проходила в направлении образования структур, максимально приспособленных для транспорта воды, что проявилось в расширении полости сосудов и укрупнении отверстий, по которым поток воды мог бы проходить с наименьшим сопротивлением.

Таким образом, гомеогидровый водообмен филогенетически более поздний и появился (в процессе эволюции) в результате приспособления пойкилогидровых растений к наземным условиям жизни.

Отдача воды растением

Процесс испарения воды растением осуществляется с помощью устьичного аппарата, который претерпевал в процессе эволюции довольно сложные изменения. Замыкающие клетки устьиц отличаются значительным разнообразием, но большую значимость ботаники придают расположению и форме окружающих устьица клеток, из которых они образуются (рис. 64).

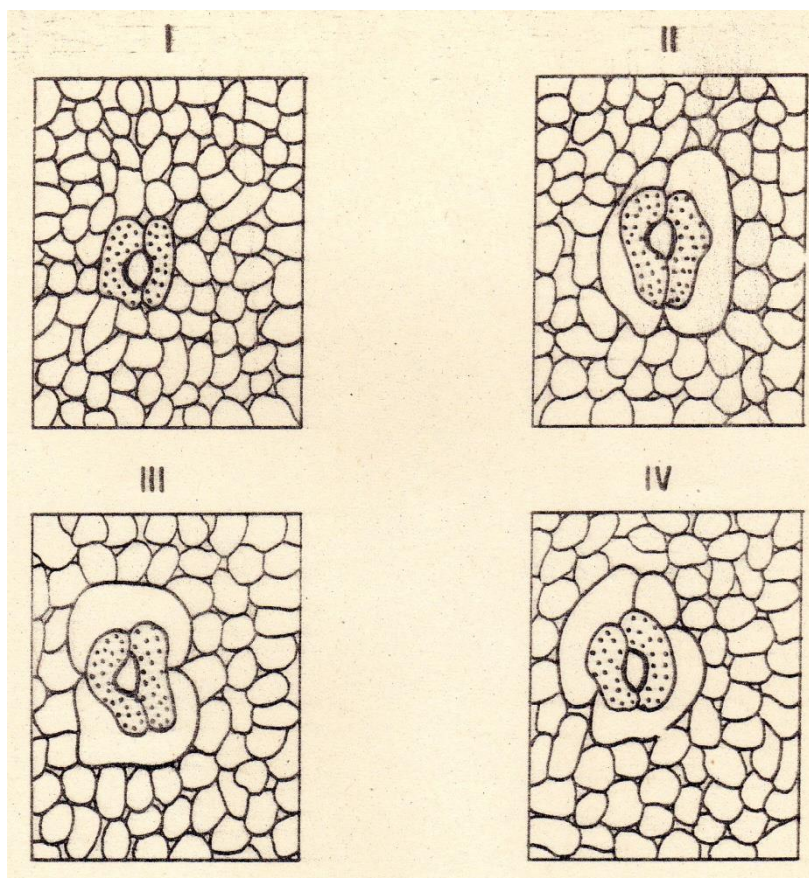


Рис. 64. основные типы организации устьичного аппарата у двудольных [216]

- I. Беспорядочноклетный тип (все клетки, окружающие устьища, не отличаются от других клеток эпидермы). II. Перекрестноклетный тип (устьище окружено двумя побочными клетками, смежные стенки которых расположены прямым углом к щели устьища). III. Параллельноклетный тип (устьище окружено двумя побочными клетками с длинной осью, параллельной оси устьичной клетки). IV. Неравномерноклетный тип (устьище окружено тремя клетками, из которых одна меньше других)*

Наиболее сложно процесс образования устьиц идет у примитивных форм. Тогда как у большинства покрытосеменных, особенно у двудольных, наблюдается самый простой и самый экономный путь возникновения устьица – делением одной материнской клетки, из которой образуются две замыкающие. Этот тип устьичного аппарата является наиболее совершенным.

Известно, что регуляция степени открытости устьиц осуществляется за счет изменения тургесцентности замыкающих клеток. Последние транспирируют сильнее, чем клетки эпидермиса. Поэтому понижение влажности воздуха в зоне устьичного аппарата вызывает реакцию закрывания устьиц еще при достаточной оводненности клеток. Это своего рода защитная реакция, направленная на сохранение запаса воды уже при небольшом водном дефиците. Запасен-

ная в органах растений вода представляет собой резерв в случае недостатка ее в почве и в воздухе.

По мнению Walter, Stocker, Библь [цит. по 137], существуют два пути приспособления растений к обезвоживающему влиянию внешней среды.

Пассивный путь, присущ пойкилогидровым растениям, у которых отсутствуют органы, регулирующие водообмен.

Активный путь, наблюдается у гомеогидровых растений, которые противостоят иссушающему влиянию внешних условий, благодаря выработанному в процессе эволюции комплексу приспособлений, регулирующих водообмен (корневая система, водопроводящие ткани, устьичный аппарат, кутикула, вододерживающая способность клеток).

Ю.С. Григорьев [53] отмечает, что возникновение гомеогидрового водообмена растений следует рассматривать как крупнейший этап на пути эволюции функций. Антипов [17] считает, что у гомеогидровых растений в процессе онтогенеза проявляются разные типы водного режима, которые сменяют друг друга.

Семя развивается при высоком содержании воды в цветке. Оно не способно к транспирации и при обезвоживании погибает, не обладая автономностью водообмена. Состояние среды для развития его создается материнским организмом. Этот этап характерен для гидатофитного водообмена. При дальнейшем развитии семя приобретает пойкилогидровый водообмен, который характеризуется потерей воды.

Переход семян от гидатофитного водообмена к пойкилогидровому сопровождается переходом их от активного состояния к анабиозу, когда семена способны переносить сухость воздуха, высокую и низкую температуру. При прорастании семян на смену пойкилогидровому водообмену приходит гомеогидровый, сохраняющийся до конца жизни вегетирующего растения. Этот переход сопровождается повышением вододерживающей способности клеток и устойчивостью растений к сухости воздуха, что обеспечивается появлением специализированных органов – кутикулы, устьиц, корневой системы.

Таким образом, смена разных типов водообмена в процессе онтогенеза является кратким повторением смены этих типов в процессе филогенеза. В этом Н.И. Антипов находит проявление основного биогенетического закона. Согласно представлениям Северцова [158], эволюционный процесс осуществляется по четырем основным направлениям:

ароморфоз – это повышение уровня анатомической организации органов и совершенствование физиологических процессов;

идиоадаптация – частные приспособления растений в связи с условиями местообитания;

ценогенез – эмбриональные приспособления, исчезающие с возрастом;

дегенерация – упрощение структурной организации растений вследствие редукции части органов или их исчезновения.

Для эволюции водного режима растений, очевидно, имеют значение все вышеперечисленные изменения, наблюдающиеся в ходе адаптации. Это разнообразные приспособления, содействующие функционированию, выживанию и воспроизведению растений в постоянно меняющейся жизненной обстановке. Очевидно, можно сказать, что адаптивность эволюции водного режима растений является следствием приспособленности растений к существованию в новых условиях местообитания. Дарвинский принцип адаптивности эволюции теснейшим образом связан с принципом естественного отбора.

Но для вскрытия смысла эволюционно-функциональных изменений растительных форм необходимо обосновать «критерий их совершенствования». Эволюция, или прогресс, часто определяют как развитие от простого к сложному, эти понятия не определены конкретно, так как в эволюционном учении долгое время отсутствовал критерий прогрессивности.

Прогрессивная эволюция в самом общем понимании сводится к усложнению организации.

Физический подход к объяснению прогрессивной эволюции

К настоящему времени все большее число физиков начинает интересоваться проблемами термодинамики биологических процессов, хотя теория открытых систем все еще остается недостаточно разработанной. Основной целью данного подхода является рассмотрение с единой точки зрения таких биологических явлений, как рост и развитие, старение организмов, реакция растений на внешние условия, изменения организмов в процессе болезней и их эволюция.

Биоэнергетическая направленность эволюционного прогресса живых организмов рассматривается Зотиным [75]. Суть ее состоит в следующем. С точки зрения термодинамики, наиболее вероятным состоянием системы является состояние равновесия. Если система уклоняется от равновесия, то вероятность ее состояния уменьшается и увеличивается степень упорядоченности. Чем дальше от равновесия находится термодинамическая система, тем более упорядоченной она должна быть в стационарном состоянии.

Жизнь на Земле возникла из первичного бульона, находящегося в состоянии, близком к равновесию [128]. В процессе эволюции наблюдалось все большее удаление «живых систем от равновесного состояния, появление, в связи с этим высокой степени упорядоченности процессов, протекающих в организмах, и освобождение зависимости организмов от окружающей среды» [76]. Последнее осуществлялось, очевидно, за счет стабилизации структуры воды и совершенствования неводных структур. Об этом свидетельствуют данные Антипова [17], подтверждающие снижение водоудерживающей способности гидатофитных растений по отношению к гомеогидровым и повышение сосущей силы и осмотического давления у последних [107]. Шмальгаузен [209] отмечает, что в результате ароморфоза общая энергия жизнедеятельности организмов увеличивается вследствие упорядоченности живой системы, что дает возможность расширить использование внешней среды и увеличить арсенал распространения вида. Поэтому можно предположить, что эволюция водообмена растений была направлена на снижение энтропии внутриклеточной воды и увеличение свободной энергии клетки. Это способствовало стабилизации основных физиологических процессов в изменившихся условиях внешней среды и удалению растительной клетки от состояния равновесия, к которому она была приближена, находясь в водной среде.

Снижение энтропии внутриклеточной воды может быть обусловлено несколькими причинами: во-первых, на этот показатель оказывает влияние эффект гидратации. Установлена определенная закономерность в увеличении азотистых веществ в процессе эволюции растений: более архаичные виды характеризуются наименьшим количеством общего азота и сырого белка, чем виды, стоящие в филогенетическом отношении выше. Доказана закономерность увеличения размеров молекул белков при филогенетическом старении [206]. Следовательно, можно предположить, что повышение водоудерживающей способности растений было обусловлено в процессе эволюции изменением качественного состава высокополимерных структур клетки. Во-вторых, энтропия внутриклеточной воды может быть изменена за счет ионного состава водной среды клеток.

По данным Анисимова [14], в эволюционном ряду наземных растений содержание фосфора, серы и магния возрастает. При этом кальций в составе золы всех растений тоже увеличивается. В процессе эволюции наблюдалось повышение в содержании металлов, участвующих в окислительно-восстановительных реакциях. Очевидно, многие элементы могли выполнять роль первичных катализаторов уже на стадии добиологической (химической)

эволюции. Результатом этого явилось усложнение структуры за счет образования комплексов с органическими соединениями, в которых тоже участвовала вода. Это дало начало сложным ферментным системам. Таким образом, взаимодействие воды с ионной атмосферой клетки – средство снижения энтропии внутриклеточной воды. И, наконец, немаловажное значение для изменения термодинамического состояния воды в процессе эволюции имело усложнение мембранной организации клеток.

Липидный состав плазматических мембран эукариотов отличается от бактериальных клеток наличием в них фосфатидилхолина и стерина. Очевидно, в процессе эволюции способность фосфатидилхолина образовывать бимолекулярные слои была использована клеткой для обеспечения транспортной функции мембраны. Разная проницаемость плазмалеммы в 2-х направлениях – для входа и выхода – используется клетками для удержания части воды и повышения их водоудерживающей способности. Таким образом, усложнение мембранных структур могло привести к регуляции проницаемости клеток для воды, созданию внутриклеточного гомеостаза.

Высказанное выше предположение о физическом смысле биоэнергетической направленности эволюционного процесса – непрерывное удаление живой клетки от состояния равновесия – получает некоторое обоснование с точки зрения участия воды в накоплении и отборе ценных признаков.

В первичной клетке эукариот, очевидно, существовала система осморегуляции, необходимая для поддержания объема клеток и стабилизации кислотно-основного равновесия. Их обмен со средой обитания осуществлялся всей поверхностью клетки. При выходе растений на сушу, где еще сохранялась высокая увлажненность почвы и воздуха, образуются либо ризоиды, либо корни, осуществляющие поглощение воды. На этом этапе эволюции в клетке появляется вакуоль, возникновение которой связано с мембранной оболочкой (тонопластом), способствовавшей отделению ее от внутреннего содержимого клетки. Следующим важным шагом в прогрессивном развитии водного режима явилось образование сосудов, осуществляющих транспорт воды к органам, удаленным от корневой системы.

Таким образом, выход растений на сушу был связан с изменением структуры и разделением функций клеток. Но пойкилогидровый обмен оставался малорегулируемым, поэтому клетки как термодинамические открытые системы были, очевидно, близки к состоянию равновесия.

На следующем этапе эволюционного прогресса проблема водного режима встала во всем ее многообразии. Первостепенной задачей было создание доста-

точно эффективной покровной ткани, предохраняющей растение от высыхания в условиях воздушной среды и вместе с тем допускающей контролируемое от-
дачу воды и в процессе транспирации.

Главными органами, осуществляющими регуляцию отдачи воды, были устьица. Они претерпели в процессе эволюции довольно сложные изменения, так же, как и проводящая система растений.

Следовательно, структурные изменения, которые наблюдались в вегетативных органах, были направлены на повышение водоудерживающей способности клеток гомеогидровых растений. Этому же способствовали и внутриклеточные изменения качественного состава высокополимеров, ионной атмосферы и совершенствование мембранных структур. Такие преобразования в клетках, осуществляемые за счет кооперативных взаимодействий, приводят к появлению пространственных и временных водных структур. По мере протекания метаболических процессов новая водная структура становится нестабильной и заменяется другой.

В плане биоэнергетической направленности эволюционного прогресса непрерывное удаление организмов от состояния равновесия может быть обусловлено понижением энтропии внутриклеточной воды. Физиологическое значение этого приспособления состоит в обеспечении стабильности водного режима клеток, обеспечивающего эффективность всех физиологических процессов. «Повышение степени гомеостатирования служит одним из важнейших принципов прогрессивной эволюции системы водно-солевого равновесия» [122].

1.2. СОВРЕМЕННЫЕ АСПЕКТЫ В ИЗУЧЕНИИ ВОДНОГО СТАТУСА РАСТЕНИЙ

1.2.1. АКВАПОРИНЫ, ВАКУОЛЯРНЫЙ СИМПЛАСТ, ЦИТОСКЕЛЕТ, ВТОРИЧНЫЕ МЕССЕНДЖЕРЫ, РЕЦИРКУЛЯЦИЯ КАЛИЯ: ВЗАИМОСВЯЗЬ С ВОДНЫМ ОБМЕНОМ

Молекулы воды могут преодолевать биологические мембраны двумя путями: через липидный бислой и через поры (водные каналы), образуемые специфическими белками – аквапоринами. Хотя молекула воды является диполем, она электронейтральна и вследствие этого может в отличие от ионов диффундировать через липидную фазу мембраны. Водные каналы отвечают за основной поток воды через мембраны.

В растительных клетках аквапорины обнаружены в плазматической мембране и тонопласте. Аквапорины ПМ входят в семейство интегральных белков РІР (plasma membrane intrinsic protein), аквапорины тонопласта – в семейство интегральных белков ТІР (tonoplast intrinsic protein). Молекулярная масса аквапоринов варьирует от 23 до 31 кД [189].

Растения содержат большое количество изоформ этих белков, отличающихся клеточной и тканевой специфичностью. Некоторые из них экспрессируются постоянно, тогда как другие лишь – в ответ на факторы внешней среды: засуху, засоление и др. Содержание белков РІР и ТІР-семейств в мембранах растительных клеток сильно варьирует. Оно зависит от вида растения, типа ткани, условий водного режима [204].

Через водные каналы осуществляется двунаправленный транспорт воды, который определяется физическими условиями среды. Аквапорины РІР-типа выявлены как в плазмалемме, так и во внутриклеточных мембранах. Им свойственна достаточно высокая селективность. Транспорт воды, как правило, не сопровождается переносом растворенных веществ, ионов и, в том числе протонов. Некоторые аквапорины проницаемы для формальдегида, мочевины, спиртов и перекиси водорода [79].

Аквапорины отвечают за быстрый транспорт воды через мембраны и дают организму возможность регулировать водные потоки между клетками и внутри клеток. Эта регуляция осуществляется путем изменения числа водных каналов в мембране и их активности. Регуляция активности уже сформированных водных каналов осуществляется путем фосфорилирования. Водная проводимость мембран меняется в онтогенезе. Установлено, что при росте растяжением клеток активность генов ТІР-семейства возрастает, что необходимо для усиления притока воды в вакуоли и поддержания тургорного состояния клеток.

На активность аквапоринов важное влияние могут оказывать белок-белковые взаимодействия с различными клеточными компонентами, в том числе и с цитоскелетом, кальмодулином и другими белками.

Обсуждается вопрос о включении цитоскелетных структур – микрофиламентов (МФ) и микротрубочек (МТ) в везикулярный транспорт, процессы экзо- и эндоцитоза различных веществ, в том числе и воды.

Микротрубочки представляют собой удлиненные (от нескольких до десятков микрометров), как правило, почти прямые полые неразветвленные цилиндры. Наружный диаметр цилиндров около 25 нм, а внутренний – 15 нм. Стенка микротрубочек образована протофиламентами, состоящими из одного ряда глобулярных гетеродимеров белка тубулина. Микрофиламенты тонкие нити диаметром 5–7 нм. Они состоят из белка актина в единственной изоформе.

В растительных клетках внутриклеточные движения чаще всего зависят от актиновых микрофиламентов и происходят с помощью миозинов (8 и 11 классов) – молекулярных моторов, обеспечивающих многие виды движения вдоль актиновых МФ. Имеются данные относительно участия актиновых компонентов в транспорте везикул из аппарата Гольджи в растительных клетках. МФ в большинстве случаев служат рельсами для движения везикул аппарата Гольджи к быстрорастущим зонам при апикальном росте, а также участвуют в интернализации переносчиков ауксина, регулирующей полярный транспорт гормона и эндоцитоз. Плотные субпопуляции актина могут препятствовать движению секреторных пузырьков к плазматической мембране растущих клеток, обеспечивая неравномерность роста и создание специфических форм клеток.

Известно, что водообмен в растительных тканях может осуществляться тремя путями:

- 1) по апопласту – свободному пространству клеточных стенок и межклетникам;
- 2) по симпласту, включающему протопласты соседних клеток, объединённых межклеточными каналами – плазмодесмами в единую систему;
- 3) по трансмембранному пути – из клетки в клетку с выходом через вакуоли и плазматическую мембрану в межклеточное пространство.

Второй и третий путь относятся к межклеточному транспорту воды.

Плазмодесмы, выстланные плазматической мембраной, содержат центральный элемент – десмотрубочку, образованную мембраной эндоплазматического ретикулума, способную переходить в другие эндомембраны, что обеспечивает единое мембранное пространство растительной ткани. В работах О.В. Волобуевой с сотр. и Г.А. Великанова с сотр. с использованием импульсного метода ЯМР представлены косвенные доказательства существования двух транспортных каналов в плазмодесмах. Таким образом, есть все основания считать, что в растительной ткани имеется не только цитоплазматический, но и вакуолярный симпласты, соединяющие в единые надклеточные континуумы цитоплазматические и вакуолярные (эндоплазматические) компартменты соседних клеток соответственно.

По современным представлениям, плазмодесмы содержат внутри цитоплазматического кольцевого сечения АТФ-зависимые актомиозиновые сфинктеры, контролирующие диаметр вакуолярной десмотрубочки, соединяющей вакуоли соседних клеток.

Великановым с соавт. [цит. по 204] выдвинуто представление о регуляции межклеточного транспорта воды по плазмодесмам, согласно которому нарас-

тающее обезвоживание вызывает компенсаторное перераспределение диффузионных потоков воды между цитоплазматическим и вакуолярным симпластами в направлении усиления по первому пути, а также притока воды в апопласт вследствие повышения проницаемости плазмалеммы.

Установлено, что при действии осмотического и гормонального стрессоров в меристеме корня увеличивается трансклеточная водопроницаемость (по симпласту). В зоне растяжения при осмотическом стрессе преобладающим становится апопластный водообмен, влияние других стрессоров различается: абсцизовая кислота повышает водопроницаемость вакуолярного симпласта, а салициловая кислота снижает водопроводимость как цитоплазматического, так и вакуолярного канала плазмодесм. По мнению И.Ф. Ионенко и А.В. Анисимова [цит. по 204], в процессе развития клеток, то есть при переходе их меристематической зоны в зону растяжения и далее – в зону дифференциации клеток, меняется акцент в преимущественном использовании того или иного пути (симпласт, апопласт, трансмембранный путь) на участке радиального транспорта воды в корне. Симпластный перенос, по-видимому, более предпочтителен в апексе корня. При растяжении клеток повышается роль трансмембранного пути, опосредованного аквапоринами. Модификации клеточных стенок в эндодерме (отложение суберина), возникающие при удалении от кончика корня и понижающие вклад апопластного транспорта, могут быть причиной уменьшения диффузионного переноса воды.

Высказано соображение о роли аквапоринов в эффекте АБК на водопроницаемость тонопласта и о физиологическом значении больших концентраций гормона, которые необходимы для активации пропускной способности вакуолярного симпласта как важного транспортного русла для воды в стрессовых условиях.

Таким образом, на современном этапе возник новый виток исследований структурно-функциональной организации транспортной системы высших растений. Предполагается возможное участие в межклеточном переносе воды через плазмодесмы двух транспортных каналов – цитоплазматического и вакуолярного симпластов.

Транспорт воды в растениях может осуществляться с непосредственным участием энергозависимых двигательных систем паренхимных клеток. Как известно, корень не только поглощает необходимую для жизнедеятельности растения воду, но нагнетает её в побеги, развивая при этом корневое давление, которое имеет сложную природу и суммируется из двух составляющих – осмотической и метаболической. Становится всё более очевидным, что метаболиче-

ская составляющая формируется благодаря активному участию паренхимных клеток и непосредственно связана с энергозависимыми сократительными системами последних. В.Н. Жолкевич и Т.В. Чугунова [цит. по 204] наблюдали уменьшение метаболической составляющей корневого давления у проростков кукурузы после обработки их ингибиторами полимеризации тубулиновых и актиновых белков – колхицином и цитохалазином Б. Сократительные белки, ритмически изменяя объём паренхимных клеток и, тем самым, потенциал давления в них, в конечном счёте, определяли автоколебательный характер поступления воды в сосуды ксилемы.

Авторами показано, что колхицин и цитохалазин тормозили эксудацию, а фитогормоны стимулировали её по сравнению с контролем. В присутствии цитохалазина Б и колхицина стимулирующий эффект фитогормонов полностью снимался. Таким образом, активирующее влияние фитогормонов на нагнетающую деятельность корня невозможно без функционирования белков цитоскелета, а в основе этого влияния лежит энергозависимое взаимодействие стимуляторов с сократительными белками. Именно последние обуславливают ритмические микроколебания потенциала давления за счёт изменения диаметра пор в плазмодесмах (открывание и закрывание водных каналов) или даже объёмов клеток (симпласта в целом). Благодаря ритмическим микроколебаниям потенциала давления создаются локальные градиенты водного потенциала на всём пути водного тока, и тем самым реализуется один из механизмов регуляции транспорта воды. В качестве же регуляторов микроколебаний потенциала давления как раз и могут выступать ацетилхолин и фитогормоны.

Исследовалось также комбинированное действие более широкого набора нейромедиаторов (ацетилхолина, норадреналина и адреналина) с таксолем и фаллоидином, которые по отдельности ускоряли эксудацию [145]. При совместной обработке корней ацетилхолином с таксолем или фаллоидином, а также норадреналином с таксолем наблюдалась полная аддитивность их стимулирующего влияния на интенсивность эксудации корней. При использовании норадреналина с фаллоидином и адреналина как с таксолем, так и с фаллоидином практически не отмечено аддитивности (препараты направлены на одну и ту же мишень, поэтому конечный эффект действия одного агента перекрывается влиянием другого). Адреналин, стимулируя эксудацию, более или менее непосредственно воздействует как на МФ, так и на МТ, а норадреналин – лишь на МФ. В то же время норадреналин воздействует на МТ, а ацетилхолин – и на МТ, и на МФ только опосредованно, через промежуточные системы (вторичные мессенджеры). Таким образом, полученные результаты свидетельствуют

о непосредственном взаимодействии как МТ, так и МФ с различными нейромедиаторами и фитогормонами в создании корневого давления – нижнего концевое двигателя восходящего водного тока.

Хохловой с соавт. [30] впервые была установлена генотипически детерминированная, органо-, сортоспецифическая и АБК-опосредуемая зависимость интегрального физиологического показателя – водоудерживающей способности – от целостности и структурной реорганизации цитоскелета, которая обуславливается влиянием основных цитоскелетных структур (МТ и МФ) не только на состояние клеточной воды (водный потенциал), но и осмотическую водопроницаемость плазмалеммы.

Принимая во внимание существующие данные о полифункциональной роли актиновых и тубулиновых филаментов, можно заключить, что цитоскелетные структуры, обеспечивая функционирование многих жизненно важных систем, оказывают большое влияние на состояние, свойства и транспорт воды в тканях, клетках и органах растений. Безусловно, участие цитоскелета в эндогенной регуляции водного обмена растительных клеток связано с его сигнальной функцией, поскольку МТ и МФ являются первичной мишенью различных биотических и абиотических стрессоров.

Примечательны исследования Каримовой Ф.Г. [85], показавшие, что транспорт воды в растениях связан с функционированием систем вторичных посредников регуляции метаболизма. Установлено, что для удержания воды клетками растений в стрессовых условиях необходимо цАМФ-зависимое фосфорилирование белков, определяющееся концентрацией Ca^{+2} .

Вызывают интерес работы Зялалова А.А. и Газизова И.С. [79] о роли калия и взаимодействия органов растений в поглощении воды. Как известно, ксилемный ток как часть апопласта образует единую гидродинамическую систему, омывающую живые клетки. Ксилема пространственно тесно сближена с флоэмой. Такое взаиморасположение структурно обеспечивает интенсивный обмен между двумя типами проводящих тканей. Благодаря тому, что они отдалены друг от друга лишь на микроскопическом расстоянии, в основе обмена между ними может лежать диффузионный процесс. Более вероятно то, что путь диффузионного переноса калия из ксилемы во флоэму протекает через плазмодесмы, пронизывающие клеточные стенки. Именно здесь протекает кратчайший путь из апопласта в вакуум, образующий с флоэмой единый континуум. Исследования авторов действительно выявили интенсивный обмен калия между ксилемой и живыми клетками. Был сделан вывод о том, что калий в значительных количествах (до 50 %) поглощается флоэмой и транспортируется об-

ратно в корень. Рециркуляция калия была выявлена на различных растениях. Данные различных исследователей по циркуляции калия обобщена Зялаловым и Газизовым [79] в виде схемы, отражающей перенос калия из ксилемы во флоэму как в осевых органах, так и в листьях. Большая часть этого калия достигает зоны поглощения корня и увлекается ксилемным током – циркулирует. Циркуляция калия выявлена в одно- и двудольных, что дает основание считать этот процесс общефизиологическим. Этот процесс, поддерживающий высокий уровень концентрации осмотически активного элемента в корнях, может существенно повышать количество воды, транспортируемой по ксилеме. Из теории циркуляции следует, что, если обогатить циркуляционный ток калием, то можно ожидать усиления поглощения воды корнем, что и было подтверждено экспериментально [79]. Проведенные различными экспериментаторами исследования дали основание полагать, что в полевых условиях можно влиять на водный обмен растений посредством их обработки раствором соли калия. Таким образом, результаты излагаемых исследований дают теоретическую основу приема некорневой обработки растений солями калия. Такая обработка растений макро- и микроэлементами не является новой. Но к этим рекомендациям агробиологи пришли эмпирически. Исходя из теоретических основ обработки растений в ходе вегетации солями калия стало возможно точно определить время обработки и использовать прием для оптимизации водообмена сельскохозяйственных культур тогда, когда водоудерживающие силы почвы начинают тормозить проступление воды в корень. Таким образом, по мнению Зялалова и Газизова [79], введением калия в надземные органы можно усилить поглощение воды корнем растения, что является еще одним доказательством правомочности положения о том, что роль процесса циркуляции калия, осуществляющегося в осевых органах растений, заключается в обеспечении дополнительной движущей силой поглощения и дальнего транспорта воды. Это положение может служить теоретической основой приема оптимизации водного обмена растений в условиях неглубокого водного дефицита.

1.2.2. РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА

Растения испытывают водный дефицит, когда скорость транспирации превосходит скорость поглощения воды корневой системой. Такая ситуация возникает не только при засухе, но и в условиях почвенного засоления, а также при низких температурах [189].

Снижение содержания воды в клетках при водном дефиците и сопутствующее обезвоживанию увеличение концентрации ионов в цитоплазме вызывают различного рода нарушения в структуре и функциях биополимеров, в частности происходит денатурация белков и подавляется их ферментативная активность, изменяется структура липидного бислоя мембран и нарушается их целостность. Деструктивные изменения в мембранах в свою очередь приводят к нарушению внутриклеточной компартментации веществ и подавлению электрогенеза. На клеточном уровне водный дефицит выражается в потере тургора. На уровне целого растения водный дефицит часто проявляется в обращении градиента водного потенциала в системе почва – корень – побег и ингибировании роста. Способность растения адекватно отвечать на водный дефицит и выживать в условиях водного дефицита зависит от эффективности защитных механизмов растения. Некоторые ответные реакции растения на водный дефицит могут наблюдаться уже через несколько секунд после начала действия стрессора. К ним относятся, например, изменения в фосфорилировании белков. Другие ответы требуют более длительного времени – от нескольких минут до нескольких часов, как в случае изменений в экспрессии генов.

В результате индукции механизмов устойчивости к водному дефициту растение становится способным пережить действие стрессора.

В условиях водного дефицита осморегуляция осуществляется за счет накопления в клетках низкомолекулярных веществ. В цитоплазме синтезируются осмолиты, а в вакуолях аккумулируются ионы. Внутриклеточное осмотическое давление при этом повышается (снижается водный потенциал), что приводит к току воды, направленному в клетки.

Осмолиты – небольшая группа химически разнообразных низкомолекулярных органических соединений. Они хорошо растворимы в воде, нетоксичны и в отличие от неорганических ионов не вызывают изменений в метаболизме. К ним относятся пролин, третичные соединения сульфония, четвертичные соединения аммония, многоатомные спирты.

Ксерофиты и галофиты – растения, обитающие соответственно при низком содержании влаги в среде и на засоленных почвах, синтезируют осмолиты с более высокой скоростью и аккумулируют их в клетках до более высоких концентраций по сравнению с растениями, обитающими в условиях нелимитированного водоснабжения и при отсутствии почвенного засоления.

В вакуолях осморегуляция осуществляется в основном путем аккумуляции неорганических ионов – K^+ , Na^+ и Cl^- . За счет осмолитов достигается осмотическое равновесие цитозоля с вакуолями и всеми остальными органеллами клетки.

Наряду с осморегуляцией совместимые вещества выполняют еще одну, очень важную при дегидратации функцию. Эта функция может быть определена как защитная (протекторная) по отношению к цитоплазматическим биополимерам. Подчеркивая двойную функциональную роль осмолитов, их часто называют осмопротекторами.

Некоторые низкомолекулярные органические соединения, синтез которых индуцируется стрессорным воздействием, образуются в клетках в количествах, явно недостаточных для выполнения осморегуляторной функции. Тем не менее они играют важную роль при стрессах как протекторы биополимеров.

В формирование механизмов устойчивости растений к водному дефициту вовлечены белки, выполняющие различные функции. Многие из них синтезируются *de novo* как ответная реакция растения на дегидратацию.

Часть индуцируемых водным дефицитом белков защищает цитоплазматические биополимеры и формируемые ими клеточные структуры от повреждений, вызываемых дегидратацией. К ним относятся *Lea* (*late embryogenesis abundant*)-белки, которые сначала были идентифицированы как продукты генов *LEA*, экспрессирующихся в семенах в фазе их созревания и высушивания. Позже некоторые *Lea*-белки были обнаружены в вегетативных тканях растений в период потери ими воды при водном, солевом и низкотемпературном стрессах.

Lea-белки в подавляющем большинстве гидрофильны, что согласуется с их цитоплазматической локализацией. Многие из них обогащены аланином и глицином и лишены цистеина и триптофана. *Lea*-белки в соответствии с их аминокислотными последовательностями и структурой объединяют в пять групп. Существуют предположения о специфических функциях белков каждой группы. *Lea*-белки первой группы характеризуются высоким содержанием заряженных аминокислот и глицина, что позволяет им эффективно связывать воду. Наличие *Lea*-белков этой группы в цитоплазме придает ей высокую вододерживающую способность.

Предполагается, что *Lea*-белки второй группы выполняют функции шаперонов. Образую комплексы с другими белками, они предохраняют последние от повреждений в условиях дегидратации клетки. Некоторые *Lea*-белки третьей и пятой групп участвуют в связывании ионов, которые концентрируются в цитоплазме при потере клетками воды. *Lea*-белки четвертой группы могут замещать воду в примембранной области и поддерживать структуру мембран при дегидратации. *Lea* белки играют важную роль в устойчивости растений к водному дефициту.

Шаперонами называют белки, которые связывают полипептиды во время их сворачивания (*folding*), т. е. при формирования третичной структуры,

и сборки белковой молекулы из субъединиц, т. е. при формировании четвертичной структуры. Взаимодействуя с полипептидами, шапероны предотвращают ошибки в сворачивании и сборке и этим препятствуют агрегации полипептидных цепей. Некоторые шапероны играют роль «ремонтных станций», исправляющих неверное сворачивание. Одна из главных функций шаперонов – сворачивание и разворачивание (unfolding), а также сборка и разборка белков при их транспорте через мембраны. Полипептидная цепь может пройти через пору в мембране лишь в развернутом виде. Некоторые содержащиеся в цитозоле шапероны взаимодействуют с вновь синтезированными полипептидными цепями и поддерживают их линейную структуру, так что полипептидные цепи могут сразу транспортироваться в нужный компартмент клетки. Другие шапероны связываются с аминокислотами полипептидной цепи, как только она покажется на другой стороне мембраны, и осуществляют сворачивание. При дегидратации клеток тенденция к повреждениям и денатурации белков усиливается, поэтому защитная роль шаперонов в этих условиях возрастает. Стрессовые условия активируют биосинтез шаперонов в клетках.

При осмотическом стрессе происходит также индукция биосинтеза ингибиторов протеаз, препятствующих протеолитическому расщеплению белков, которые при дегидратации клетки сохраняют свою структуру и функциональные свойства.

При обезвоживании клеток, несмотря на действие протекторных соединений и шаперонов, часть клеточных белков подвергается денатурации. Денатурированные белки должны быть гидролизованы. Эту функцию выполняют протеазы и убиквитины, экспрессия генов которых также индуцируется стрессовыми условиями. Убиквитины представляют собой низкомолекулярные (8,5 кД) высококонсервативные белки. Присоединяясь к N-концу денатурированного белка, они делают белок доступным для действия протеаз. Таким путем осуществляется селективная деградация денатурированных белков.

Как уже описывалось, трансмембранное движение воды происходит в основном через водные каналы, образованные белками аквапоринами. За счет изменения числа водных каналов в мембране и их проводимости осуществляется быстрая регуляция трансмембранных потоков воды, это особенно важно при водном дефиците. Увеличение содержания аквапоринов в мембране и их последующая активация приводит к возрастанию водной проводимости плазмалеммы и, соответственно, к увеличению потока воды в клетку в период восстановления тургора. Во время засухи содержание аквапоринов возрастает и в тонопласте. Это способствует увеличению водной проводимости тонопласта, что также необходимо для восстановления тургорного давления.

Изменение активности уже существующих в мембране водных каналов играет важную роль в регуляции водной проводимости мембран при стрессах. Одним из механизмов такой регуляции, как отмечалось ранее, является фосфорилирование и дефосфорилирование аквапоринов. Фосфорилирование приводит к активации, а дефосфорилирование соответственно к снижению активности водных каналов.

Из множества белков, появление которых в клетках растений вызвано водным дефицитом, одни вовлечены в формирование механизмов устойчивости непосредственно, тогда как другие участвуют в регуляции экспрессии генов, индуцируемых стрессором. В соответствии с этим гены, экспрессируемые в растениях при водном стрессе, подразделяют на функциональные и регуляторные. Первая группа включает гены, которые отвечают непосредственно за формирование механизмов устойчивости, т. е. биосинтез аквапоринов, образующих водные каналы, ферментов, требующихся для биосинтеза осмолитов (пролина, глицин-бетаина, многоатомных спиртов и др.), белков, которые защищают макромолекулы и мембраны (Lea-белков, шаперонов и др.), протеаз и убиквитинов, ускоряющих белковый обмен в стрессовых условиях, а также ферментов, участвующих в детоксикации (супероксиддисмутаза, аскорбатпероксидаза, глутатион-8-трансфераза и др.).

Вторая группа содержит гены белков, которые участвуют в передаче сигнала при экспрессии других генов, формирующих механизмы устойчивости, таких, например, как гены протеинкиназ, фосфолипазы С и др. К этой группе относятся гены транскрипционных факторов, которые «узнают» ДНК-элементы в генах, экспрессируемых при стрессе [189].

1.2.3. ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ

Как известно, по признаку адаптации растений к различным экологическим условиям поглощения и расходования воды растения делятся на гигрофиты, мезофиты и ксерофиты [49].

К мезофитам относится подавляющая часть культурных растений умеренно влажных мест обитания, где засушливые периоды встречаются нерегулярно. Потенциальная продуктивность мезофитов в условиях достаточного увлажнения высокая, к засушливым условиям они приспособлены слабо.

Есть растения промежуточные между ксерофитами и мезофитами. По уровню потенциальной продуктивности в условиях благоприятного увлаж-

нения промежуточные растения приближаются к мезофитам, а по засухоустойчивости – к ксерофитам. Так, сорта яровой пшеницы степного ксероморфного экотипа (Саратовская 29, Альбидум 43) и низкорослые сорта интенсивного типа отечественной и зарубежной селекции Саратовская 52 и Недадорес (Мексика) несут в себе ксероморфные и мезоморфные черты [99]. В засушливые годы сорта интенсивного типа уступали по продуктивности очень засухоустойчивому сорту Саратовская 29, но превосходили его по урожаю во влажные годы. Очень высокая засухоустойчивость сорта Саратовская 29 «оплачивается» снижением потенциальной зерновой продуктивности во влажные годы более, чем на 40 %. Безусловно, разница между продуктивностью засухоустойчивого сорта степного экотипа Саратовская 29 и среднеустойчивого Саратовская 52 связана не только с засухоустойчивостью, но и с устойчивостью к полеганию. В условиях благоприятного увлажнения высокорослые засухоустойчивые сорта степного экотипа сильно полегают и урожай зерна вследствие этого снижается. По общей биомассе разница между засухоустойчивыми и среднеустойчивыми сортами во влажные годы менее значительна.

По мнению Образцова [127], для сельскохозяйственного производства наибольший интерес представляют сорта растений, засухоустойчивость которых обусловлена устойчивостью их тканей к обезвоживанию, более эффективным использованием влаги на образование надземной биомассы и хозяйственного урожая, способностью сохранять нормальный или близкий к нормальному метаболизм в условиях водного дефицита, вызывающего у неустойчивых форм и сортов растений необратимые нарушения.

Особый интерес и цель селекции представляют формы и сорта растений, сочетающие засухоустойчивость с высокой потенциальной продуктивностью в условиях достаточного увлажнения.

Устойчивость к засухе проявляется лишь в качестве адаптивной реакции растений на воздействие засухи. Различия между устойчивыми и неустойчивыми к засухе сортами растений обусловлены, по большей части, характером изменений, возникающих под влиянием обезвоживания, и они могут не диагностироваться при выращивании растений при нормальном увлажнении.

По данным Образцова [127], у различных видов и сортов сельскохозяйственных культур во влажные годы и при орошении урожайность близка. Однако, в условиях острой весенне-летней засухи их продуктивность резко отличается. То есть формы растений, резко различающиеся по засухоустойчивости и продуктивности в засушливые годы, в условиях достаточного увлажнения одинаково высокопродуктивны.

Таким образом, для районов с недостаточным и неустойчивым увлажнением существует принципиальная возможность создания сортов, сочетающих высокую потенциальную продуктивность в оптимальных условиях увлажнения с достаточной для этих условий засухоустойчивостью в засушливые годы. По-иному выглядит селекция при создании сортов для остро засушливых степных и полупустынных районов, где гидротермические условия не позволяют получать высокие урожаи. Здесь сочетание высокой потенциальной продуктивности и засухоустойчивости не является актуальной. Главной задачей селекционной работы сортов в таких условиях является повышение нижнего значения урожайности [127].

1.2.4. СПОСОБЫ ПОВЫШЕНИЯ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

С учетом гормональных изменений метаболизма при засухе рекомендовано применение экзогенной обработки растений фитогормонами. Действие АБК ведет к увеличению ксероморфности, а следовательно, засухоустойчивости. Использование цитокинина, гиббереллина и ауксина в этих условиях усиливает ее отрицательное действие. Однако после воздействия в период восстановления функциональное состояние растений значительно улучшается. Засухоустойчивость повышается и при предпосевной обработке семян цитокининами. Их защитное действие связывают с влиянием на структуру и функции макромолекул. Кроме того, при этом происходит стимуляция функциональной активности рибосом, что также определяется их большей устойчивостью [205]. У закаленных растений сохраняется способность к синтезу белка при частичном обезвоживании. Закалке к засухе способствует также предпосевное намачивание и высушивание семян. Полученные из таких семян растения отличаются ксероморфной структурой и повышенной засухоустойчивостью [49].

Засухоустойчивость возрастает при применении калия, который улучшает поглощение и использование воды, снижает транспирацию в результате более эффективной регуляции работы устьичного аппарата, усиления связывания воды; развивает корневую систему; активизирует работу фотосинтетического аппарата и донорно-акцепторные отношения в результате участия в транспорте сахарозы. Как кофактор многих ферментов, калий также стимулирует и поддерживает основные физиологические процессы.

Закалке (акклимации к осмотическому стрессу) способствует обработка протекторными соединениями (сахарами, АТФ, пролином), гормонами (цитокинином и препаратом цитокининподобного действия – картолином), калием [205].

В последние десятилетия используется введение в геном растений генов, кодирующих ферменты образования осмотически активных соединений. Методы генной инженерии позволяют получать засухоустойчивые трансгенные растения. В частности, ген *r5cs* из вигны борцелистной (*Vigna aconitifolia*), кодирующий бифункциональный фермент и обладающий каталитическими активностями γ -глутамилкиназы и глутамил- γ -семиальдегид-дегидрогеназы, использовался для модификации табака. Этот фермент катализирует превращение глутамата до Δ^1 -пирролин-5-карбоксилата, который затем восстанавливается до пролина. Трансгенные растения табака продуцировали в 10–18 раз больше пролина и общей биомассы по сравнению с контролем. Повышение концентрации осмотика способствовало увеличению осмотического потенциала и облегчению выживания в условиях водного дефицита. В листья табака вводили также ген *TPSI*, кодирующий трегалозо-6-фосфатсинтазу из дрожжей *Saccharomyces cerevisiae*. Трансгенные растения табака приобретали устойчивость к засухе при возрастании уровня нередуцирующего дисахарида трегалозы, также обладающей осмозащитными функциями. Близкие данные получены при стимулировании синтеза фруктана и ряда других веществ с осмотическими свойствами. Трансгенные растения табака, у которых вызвали экспрессию супероксиддисмутазы, также оказались более резистентными к водному дефициту [205].

ГЛАВА 2. РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОГО СОСТОЯНИЯ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА И КОМБИНИРОВАННОГО СТРЕССА (ИССЛЕДОВАНИЯ АВТОРОВ В ТЕЗИСНОМ ИЗЛОЖЕНИИ)

2.1. ВОДНЫЙ РЕЖИМ И ФОТОСИНТЕТИЧЕСКАЯ АКТИВНОСТЬ В УСЛОВИЯХ ВОДНОГО ДЕФИЦИТА

Схема опытов состояла из трех вариантов: 1 вариант – контроль; 2 вариант – перед посевом вносились минеральные удобрения из расчета $N_{90}P_{90}K_{90}$; 3 вариант – предпосевное внесение удобрений – $N_{90}P_{90}K_{90}$ и орошение. Полив проводился в фазе трубкования до 70 % от предельной полевой влагоемкости почвы. Для анализа брались сформировавшиеся листья двух верхних ярусов до орошения и после орошения через 5 и 12 дней. Повышение дефицита насыщения клеток водой доходило до 20 %. Условия опыта характеризовались высокой температурой и низкой относительной влажностью воздуха в течение фазы кущения и начала трубкования.

При водном дефиците в полевых условиях содержание хлорофилла *a* и *b* уменьшается, снижается и количество каротиноидов. Под влиянием внесенных азотных, фосфорных, калийных удобрений содержание пигментов выше и степень снижения при водном дефиците значительно ниже, чем в контроле.

Уменьшение содержания пигментов, возможно, связано с усилением распада пигментов, так как синтез пигментов нарушается при сильном обезвоживании листьев пшеницы.

При оптимизации минерального питания (внесение азотных, фосфорных, калийных удобрений – вариант НРК) замедляется процесс разрушения пигментов, в связи с этим уменьшение их содержания в этом варианте наблюдается в меньшей степени.

После полива содержание пигментов увеличивается и достигает того уровня, который был характерен для растений, не подвергнутых воздействию недостаточного водоснабжения. Это свидетельствует о том, что 20 % водный дефицит не вызывает необратимого повреждения системы биосинтеза пигментов.

Известно, что пигменты находятся в гранах хлоропластов в связанном состоянии в виде хлорофилл-белковолипидного комплекса, характер связи пигментов с белками и липидами еще недостаточно изучен. Предполагается, что связь между компонентами в комплексе гидрофобная. По степени извлекаемости растворителями из растений пигменты делят на две фракции: слабосвязанные и прочносвязанные пигменты.

Содержание слабосвязанного хлорофилла *a* и *b* в листьях растений снижается под воздействием недостаточного водоснабжения. Оптимизация минерального питания ослабляет степень выцветания слабосвязанных пигментов. После полива количество слабосвязанных пигментов возрастает и достигает исходного уровня.

Содержание прочносвязанного хлорофилла *a* и *b* изменяется аналогичным образом. Но степень изменения их различна. Содержание прочносвязанных пигментов изменяется в меньшей степени, чем слабосвязанных, что свидетельствует о возрастании их доли в общем количестве пигментов.

Водный дефицит в листьях растений вызывает изменение интенсивности фотосинтеза.

Известно, что максимальная интенсивность фотосинтеза сопряжена с оптимальной оводненностью, а не максимальной, о чем свидетельствует эффект Бриллиант, а также с определенным соотношением гидратации биополимеров с общей активностью воды в клетке. Уменьшение содержания воды ниже этого оптимума при воздействии водного дефицита приводит к снижению интенсивности фотосинтеза.

Процесс фотосинтеза является сложным и многоступенчатым, поэтому обезвоживание может влиять на отдельные звенья этого процесса. В первый период обезвоживания в снижении фотосинтеза главную роль играет степень открытости устьиц, а при более длительном воздействии приобретают значение нарушения в фотохимических реакциях и других ферментативных процессах.

Показано, что снижение интенсивности фотосинтеза в проведенных экспериментах при воздействии водного дефицита связано с уменьшением скорости реакции Хилла и фотофосфорилирования, т. е. нарушением фотохимических реакций.

Снижение интенсивности фотосинтеза, скорости реакции Хилла и фотофосфорилирования можно объяснить на основании данных других исследователей инактивацией ферментов, участвующих в этих процессах вследствие нарушения оптимальной степени гидратации, вызванной водным дефицитом.

После полива интенсивность фотосинтеза, скорость реакции Хилла и фотофосфорилирования восстанавливались до исходного уровня. Восстановление деятельности фотосинтетического аппарата сопряжено с улучшением водного режима растений.

После полива растения характеризуются более высокой тургоресцентностью, более низкой сосущей силой, увеличением содержания воды в листьях. Повышение оводненности листьев после полива связано с увеличением водо-

удерживающей способности их, которая, как известно, определяется не только связыванием воды компонентами клетки, но степенью проницаемости мембран. Это обстоятельство побудило определить микровязкость среды с использованием спинового зонда. В качестве зонда был использован иминоксильный радикал 2, 2, 6, 6-тетраметил-4 оксипиперидин-1 аминоксил. Спектры ЭПР иминоксильных радикалов позволяют оценить микровязкость среды, окружающей зонд, по времени корреляции вращательной диффузии зонда в листьях растений (лабораторный опыт). Полученные данные (табл. 95) свидетельствуют о значительном увеличении времени вращательной диффузии зонда в листьях растений пшеницы, выращенной в условиях оптимального увлажнения по сравнению с растениями, выращенными при водном дефиците. Это указывает на снижение микровязкости среды протоплазмы, т. е. повышению активности воды. В условиях орошения увеличение водоудерживающей способности клеток в наших опытах обусловлено, по-видимому, понижением степени проницаемости мембран для воды.

Таблица 95

Времена корреляции (τ_c) вращательной диффузии зонда в листьях пшеницы (лабораторный опыт)

Варианты	Дефицит насыщения клеток водой	$\tau_c \cdot 10^{-11}$ с
Влажность почвы 30 % от полной влагоемкости	16,7	6,3
Влажность почвы 30 % от полной влагоемкости	8,3	9,4

Термодинамический анализ системы белок-вода свидетельствует о том, что увеличение активности воды под действием каких-либо факторов сдвигает равновесие в системе белок-вода в сторону гидратации белков. Исходя из этого следует, что восстановление интенсивности фотосинтеза, реакции Хилла и фотофосфорилирования обуславливается восстановлением оптимальной степени гидратации энзимов, принимающих участие в этих процессах.

Внесение минеральных удобрений оказывает благоприятное влияние на активность фотосинтетического аппарата: повышается интенсивность фотосинтеза, скорость реакции Хилла и фотофосфорилирования. Такое действие минеральных удобрений, возможно, объясняется интенсификацией процессов раз-

грузки фотосинтетического аппарата от продуктов его деятельности. Согласно литературным данным, азотные удобрения способствуют созданию в листовых тканях высокого уровня азотсодержащих компонентов и относительно невысокой концентрации углеводовных метаболитов. Оптимизация азотного обмена приводит к повышению активности ферментов углеродного метаболизма, что служит основной причиной количественного увеличения фракции хлоропластов, изменения их структуры. Синтез азотных соединений повышает расход углеводов, однако основная разгрузка фотосинтетического аппарата от продуктов его жизнедеятельности осуществляется за счет интенсификации процессов транспорта. Последнее особенно важно в условиях водного дефицита, поскольку в экспериментах других исследователей ранее было установлено, что при засухе наблюдается задержка оттока углеводов из листьев, что обуславливается снижением их потребления другими органами вследствие замедления процессов роста.

Снижение функциональной активности фотосинтетического аппарата при воздействии водного дефицита сопряжено со структурными изменениями хлоропластов, за тест которых было принято изменение их объема в интактном листе. Так, объем хлоропластов под влиянием водного дефицита увеличивается и составляет $28\mu^3$ (контроль – $24\mu^3$), а после полива уменьшается и возвращается к контрольному уровню. Предположительно, при водном дефиците увеличение объема хлоропластов связано с их набуханием. Итак, под влиянием водного дефицита изменяется структура хлоропластов, нарушаются их функции. Но эти изменения являются обратимыми, так как после полива фотосинтетическая активность, пигментный состав и структура хлоропластов восстанавливаются и возвращаются к исходному уровню. Таким образом, водный дефицит, равный 20 %, в полевых условиях не вызывает необратимых нарушений в фотосинтетическом аппарате и водном режиме яровой пшеницы.

2.2. ВОДНЫЙ И ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН ХЛОРОПЛАСТОВ ПРИ ВОДНОМ ДЕФИЦИТЕ

Опыты проводились на фоне минеральных удобрений, которые вносились из расчета $N_{90} P_{90} K_{90}$. Для анализа брался 2 и 3 лист (средняя часть пластинки). Схема опытов состояла из 3 вариантов. I вариант – растения выращивались при оптимальном водоснабжении, влажность почвы поддерживалась в 70 % от полной влагоемкости; II вариант – в фазе 3-х листьев создавался не-

повреждающий водный дефицит от 11 до 26 % в разных опытах; III вариант – в фазе 3-х листьев создавался повреждающий водный дефицит от 28,9 до 44 %.

После взятия проб проводился отлив растений с целью определения восстановления функций. Пробы после отлива брались на 7-й день.

Проведенными опытами было установлено, что пороговым, или критическим, уровнем водного дефицита в наших опытах (лабораторных) был дефицит, в листьях пшеницы равный 26%. Основным требованием при установлении критического уровня водного дефицита является полная репарации поврежденных, т. е. обратимость нарушений функции и структур органелл и клеток после полива. Этот уровень дефицита растения пшеницы переносили в течение 3-х дней; после этого наблюдалась приводящая к повреждению растений депрессия физиологических процессов. При отливе растений с уровнем дефицита 28–44 % восстановления функций не наблюдалось, что было связано с деградацией мембранных структур.

Основанием к использованию растений пшеницы в начальные фазы роста являлись континентальность и неустойчивость метеорологических условий Татарстана в период май-июнь. Засушливые периоды с низкой относительной влажностью в эти месяцы наблюдаются 5–6 раз в 10 лет. Летние осадки выпадают крайне неравномерно, достигая максимума обычно в июле.

В дальнейшем при интерпретации данных использована во всех случаях следующая схема: I вариант – контроль, оптимальное водоснабжение; II вариант – водный дефицит, равный 26 % (критический водный дефицит, КД); III вариант – повреждающий водный дефицит (ПД).

Для физиологического обоснования критического уровня водного дефицита исследовались ионная проницаемость протоплазмы и структурно-функциональное состояние хлоропластов. Устойчивость мембран клеток и пластид к неблагоприятным воздействиям является, как считают многие исследователи, интегральным показателем, устойчивости организма в целом.

Было проведено определение водообмена хлоропластов во взаимосвязи с их функциональной активностью. Критерием оценки целостности этих структур был электронно-микроскопический контроль.

Для характеристики водообмена хлоропластов использован метод низкотемпературной калориметрии. Определения проводились на сканирующем микрокалориметре ДСМ-2М. Принцип метода основан на учете фазового перехода воды в исследуемом объекте, сопровождающегося выделением тепла. При этом нарушается температурный баланс камер, что вызывает электрический разбаланс измерительного моста. Возникающий при этом ток компенса-

ции прямо пропорционален мощности измеряемого теплового потока, который регистрируется самописцем. Чувствительность современных калориметров достигает 10^{-7} ватт. Условием применения калориметрического метода для изучения кинетики реакций является пропорциональность выделившегося тепла количеству, прореагировавших молей вещества. В случае изучения сложных систем калориметрический метод регистрирует реакцию, протекающую с наибольшим выделением тепла. Запись осуществляется в координатах скорость охлаждения – температура – тепло – выделение или скорость прогрева – температура – теплопоглощение. Возрастание энтальпии коррелирует с уменьшением количества водородных, связей во фракции замерзающей воды. Этот показатель в наших опытах уменьшался в условиях водного дефицита, что свидетельствует о значительных изменениях в состоянии свободной воды. При расчете ΔS – изменения энтропии было установлено, что этот показатель меняется в небольших пределах и в условиях полива восстанавливается до уровня контрольного варианта. Однако сильный водный дефицит снижает ΔS до значений $0,66 \text{ Дж}\cdot\text{г}^{-1}\cdot\text{К}^{-1}$. Энтропия является функцией состояния системы и ее изменения можно определить калориметрически. В растительной клетке уменьшение энтропии (или возникновение негэнтропии) равно энтропии, которую организм отдал окружающей среде. Другими словами, мощность процессов метаболизма равна тепловому потоку, который выделяется из организма в окружающую среду, и тогда энтропия остается постоянной.

При адаптации растений энтропийные изменения очень малы по сравнению с накоплением информации. И, очевидно, в этих процессах (автоколебательных и гомеостатических) большую роль играет вода, осуществляющая связь между отдельными структурами клетки. Следовательно, изменение состояния воды в условиях адаптации растений к водному дефициту в значительной мере может быть связано с перераспределением ее между частями клетки. И она может выполнять роль регулирующего агента в процессах с обратными связями. Данные по водообмену хлоропластов приведены в табл. 96.

В процессе исследований было установлено, что оводненность хлоропластов ниже оводненности листьев при оптимальном водоснабжении. В условиях водного дефицита оводненность значительно возрастает. Наблюдается снижение содержания замерзающей воды и значительное увеличение количества гидратной воды. Эта фракция воды не кристаллизуется вплоть до $T=100\text{К}$. Содержание ее в хлоропластах повышается в условиях умеренного водного дефицита до 11 %, а при сильном водном дефиците – до 21 %. Соответственно увеличи-

вается коэффициент гидратации от 0,16 в контроле до 0,73 в опытном варианте при сильном водном дефиците.

Таблица 96

**Водообмен хлоропластов в условиях водного дефицита
и термодинамические параметры фазового перехода воды в хлоропластах**

Варианты	Общее содержание воды в хлоропластах в % сыр. веса	Замерзающая вода в % от общего содержания H ₂ O	Гидратная вода в % от общего содержания H ₂ O	Коэффициент гидратации H ₂ O _____ г сух. веса	Температура фазового перехода воды, К	Изменение энтальпии Δ Дж·H ₂ ⁻¹	Изменение энтропии ΔS (Дж·г ⁻¹ ·К ⁻¹)
До полива							
I – контроль	79,7±1,8	76,3±1,6	3,3±0,6	0,16	263,0	-255,9	0,93
II – умерен. ВД	84,0±0,8	73,0±2,0	11,0±2,6	0,48	263,0	-245,2	0,90
III – сильн. ВД	71,3±0,5	50,3±1,7	21,0±1,0	0,73	260,0	-173,1	0,66
После полива							
I – контроль	79,7±0,3	75,0±1,3	4,7±1,5	0,23	263,0	-235,5	0,88
II – умерен. ВД	81,6±0,3	73,3±2,0	8,7±3,2	0,46	262,3	-248,5	0,96
III – сильн. ВД	68,0±1,1	41,0±1,4	27±1,6	0,84	260,0	-236,1	0,91

При исследовании тепловых свойств хлоропластов было установлено повышение энтальпии фазового перехода воды. Это свидетельствует о повышении ее активности в условиях водного дефицита. Некоторое повышение энтальпии приводит к уменьшению свободной энергии системы, что вызывает изменение направленности процессов с увеличением энергетических затрат в реакциях, что лежит в основе снижения интенсивности фотосинтеза. Таким образом, водный дефицит вызывает перераспределение воды и изменение ее

состояния, что проявляется в изменении направленности биохимических реакций.

Для характеристики водообмена определялись объем интактных и обезвоженных хлоропластов методом микрофотографии и содержание воды в листьях и хлоропластах в условиях разного водоснабжения. Данные об объемных изменениях хлоропластов представлены в табл. 97, из которых следует, что при умеренном водном дефиците объем и оводненность хлоропластов увеличиваются, в то время как содержание воды в листьях уменьшается по сравнению с контролем, что подтверждает положение об относительной автономности водообмена хлоропластов. Набухание хлоропластов в данном случае можно объяснить повышением концентрации осмотически активных веществ – сахаров вследствие гидролиза крахмала. Ранее другими физиологами растений установлено, что первой реакцией хлоропластов на обезвоживание является гидролиз крахмала. При сильном водном дефиците, дальнейшем снижении содержания воды в листьях объем и оводненность хлоропластов также уменьшаются, что расценивается как критерий нарушений мембран хлоропластов.

Таблица 97

**Зависимость изменения объема и оводненности хлоропластов
от условий водоснабжения**

Варианты	Объем интактных хлоропластов	Объем обезвоженных 2,75М раствором сахарозы хлоропластов	Содержание воды	
			В хлоропластах, объемные %	В листьях, % от сырого веса
До полива				
I – 70 % ПД	22,8±0,3	7,0±0,2	70,0±0,3	91,0±0,3
II – умерен. ВД	27,3±0,3	7,1±0,2	75,0±0,2	87,0±0,2
III – сильн. ВД	15,2±0,5	7,2±0,2	63,0±0,3	71,0±0,2
После полива				
I – 70 % ПД	22,6±0,4	7,0±0,1	70,0±0,3	90,0±0,2
II – умерен. ВД	22,0±0,3	7,2±0,1	68,0±0,2	88,0±0,3
III – сильн. ВД	14,1±0,5	5,1±0,2	63,0±0,2	60,0±0,4

После полива водообмен листьев и хлоропластов растений II варианта восстанавливается: уменьшаются объем и оводненность хлоропластов и увеличива-

ется содержание воды в листьях. Репарации нарушений у растений III варианта не происходит. Содержание воды в листьях падает на 30 %, объем и оводненность хлоропластов значительно снижаются по сравнению с контролем.

С целью выяснения микровязкости водной среды хлоропластов был использован иминоксильный радикал 2,2, 6,6-тетраметил- 4- оксопиперидин-1-оксил в качестве спинового зонда, движения которого регистрировались на спектрометре фирмы "Thomson". Используя данные наблюдавшихся спектров, Г.И. Лихтенштейн [110] определил времена корреляции вращательной диффузии τ_c – радикалов-зондов по описанной методике и формулам. Вычисленные величины τ_c следует рассматривать как эффективный параметр, характеризующий микровязкость водной среды.

Для выяснения вопроса о том, проникает ли радикалы-зонды внутрь хлоропластов, были проведены сравнительные опыты: записаны спектры радикалов в среде, выделения хлоропластов (а) и в осадке хлоропластов (б). Эти спектры представлены на рис. 65. В случае (а) сверхтонкие компоненты спектра совершенно идентичны, следовательно, вращение радикалов изотропное и быстрое с $\tau_c 10^{-11}$ с. В случае (б) компоненты спектра с $M=0$ и $M=1$ (M -ядерные магнитные квантовые числа) имеют разную интенсивность, что приводит к выводу о меньшей подвижности радикалов-зондов в осадке хлоропластов.

Кроме того, для сравнения были выращены растения в водной культуре. Среда выращивания содержала нитроксильный радикал в концентрации $1,6 \cdot 10^{-5}$ М. В этом случае радикал мог проникнуть в хлоропласты только через корневую систему, так как в среду выделения хлоропластов его не добавляли. Спектр ЭПР радикалов в осадке хлоропластов, выделенных из этих растений, имеет вид аналогичный спектру, представленному на рис. 65 б. Расчеты показывают, что времена корреляции вращательной диффузии τ_c имеют одинаковый порядок величины независимо от способа введения нитроксильных радикалов в хлоропласты. Таким образом, времена τ_c , рассчитанные с помощью спектров ЭПР, можно рассматривать как параметр, характеризующий состояние водной среды хлоропластов. Полученные величины представлены в табл. 98. Время корреляции (τ_c) радикалов в хлоропластах в условиях умеренного водного дефицита уменьшается по сравнению с контролем, что свидетельствует о снижении микровязкости водной среды хлоропластов и согласуется с данными, полученными методом микрофотографии, об увеличении оводненности хлоропластов в данном варианте.

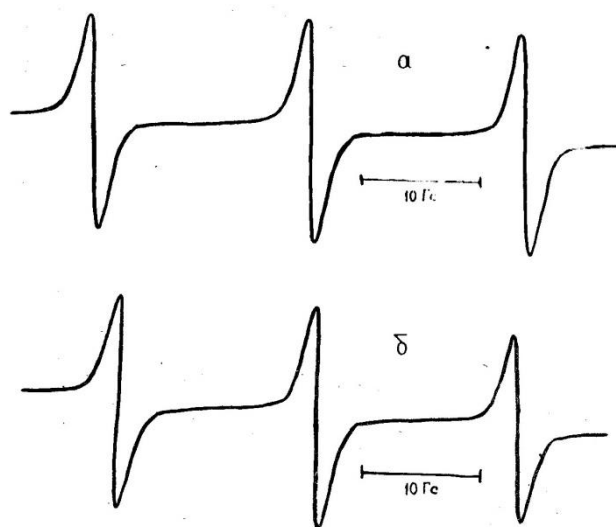


Рис. 65. Спектры радикалов: а) в среде выделения хлоропластов;
б) в осадке хлоропластов

Таблица 98

Времена корреляции вращательной диффузии зонда, $\tau_c \cdot 10^{-11}$, с

Варианты	До полива	После полива
I – контроль	$7,5 \pm 0,1$	$7,4 \pm 0,1$
II – умерен. ВД	$6,1 \pm 0,1$	$7,2 \pm 0,1$
III – сильн. ВД	$9,1 \pm 0,2$	-

В условиях сильного водного дефицита наблюдается увеличение времени τ_c зондов в хлоропластах по сравнению с контролем, что показывает повышение вязкости водной среды органелл и соответствует низкой оводненности хлоропластов. После полива вязкость водной среды хлоропластов, выделенных из растений II варианта, восстанавливается до контрольного уровня. Изменения в водообмене хлоропластов, названные разным уровнем водного дефицита, контролировались электронно-микроскопическими наблюдениями. На рисунках 66–68 представлены хлоропласты листьев пшеницы при разных уровнях оводненности. При оптимальном водоснабжении наблюдается целостность всех мембранных структур хлоропластов (рис. 66). При умеренном водном дефиците, когда увеличивается оводненность хлоропластов, происходит набухание стромы, межгранальных тилакоидов, крайних тилакоидов гран, но оболочка хлоропластов не разрушена, сохраняется целостность органелл. Эти изменения структуры хлоропласта являются обратимыми (рис. 67). При сильном водном дефиците (рис. 68) видны разрывы оболочки. Иногда она полностью разрушена, что приводит к значительным изменениям всей уль-

траструктуры хлоропластов: грани сближены, нарушена их ориентация, наблюдается дезорганизация межгранальных тилакоидов. Нарушение целостности хлоропласта связано с уменьшением его объема, оводненности, с необратимыми изменениями клетки.



Рис. 66. Структура хлоропластов при оптимальном водоснабжении



Рис. 67. Структура хлоропластов при умеренном водном дефиците

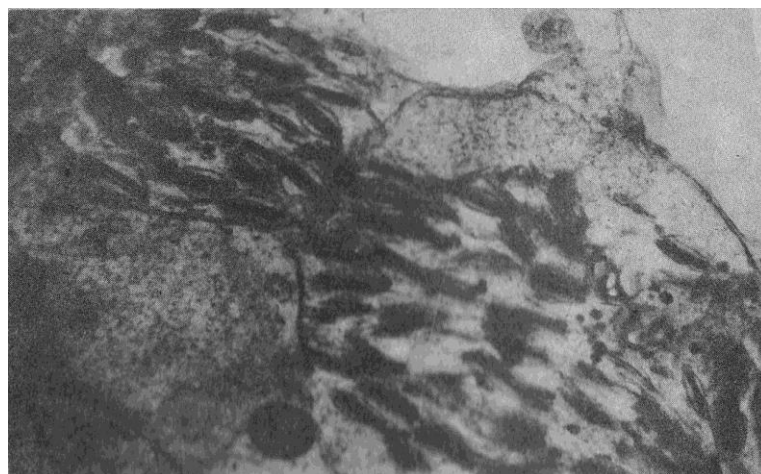


Рис. 68. Структура хлоропластов при сильном водном дефиците

Известно, что биологические мембраны отличаются высокой чувствительностью к водному дефициту, так как вода является необходимым структурным компонентом мембраны. Было обнаружено, что минимальное количество воды в биологической мембране должно составлять не менее 20 % от ее сухого веса. Дальнейшее высушивание мембран приводит к серьезным нарушениям их структуры. Таким образом, можно предположить, что разрушение мембран хлоропластов в наших опытах связано с изменением химического потенциала воды, вклад в который вносит гидратная вода.

Для сопоставления данных по водообмену с функциональным состоянием хлоропластов проводилось определение интенсивности фотосинтеза (табл. 99). Функциональные нарушения в деятельности хлоропластов, вызванные обезвоживанием клетки, проявляется задолго до наступления разрушения тилакоидов. Исследование фотосинтеза в условиях засухи показало, что у большинства растений на первых этапах обезвоживания происходит небольшой подъем фиксации CO₂, а затем при дальнейшем обезвоживании – падение фотосинтетической активности. В проведенных опытах умеренный водный дефицит снижал интенсивность, фотосинтеза приблизительно на 40 %, а сильный водный дефицит – на 80 %. После полива она восстанавливалась до контрольного уровня во втором варианте, сильный водный дефицит вызывал необратимые нарушения в функциональной активности, растений.

Таблица 99

Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы

Варианты	До полива		После полива	
	мкл O ₂ /г сырого веса за I час	% к контролю	мкл O ₂ /г сырого веса за I час	% к контролю
I – контроль	4582±13	100	4521±15	100
II – умерен. ВД	2703±16	59	4553±18	100
III – сильн. ВД	825±11	18	450±12	100

Падение интенсивности фотосинтеза в условиях потери воды листом объясняется повышением устьичного сопротивления в первый период обезвоживания, а при более длительном воздействии обезвоживания приобретают значення нарушения в фотохимических реакциях и других ферментативных процессах. Установлено, что при глубоком обезвоживании снижение интенсивности

фотосинтеза связано с нарушением фотохимических реакций. В таблице 100 представлены данные, характеризующие фотохимическую активность хлоропластов. При умеренном водном дефиците скорость реакции Хилла и фотофосфорилирования снижалась примерно на 40 %, а при сильном обезвоживании – на 80–90 %. После полива указанная скорость восстанавливалась во втором варианте, а в третьем – не наблюдалось репарации фотохимических реакций хлоропластов. Снижение интенсивности фотосинтеза, скорости реакции Хилла и фотофосфорилирования, по-видимому, можно объяснить инактивацией ферментов; участвующих в этих процессах, вследствие нарушения оптимальной гидратации, вызванной водным дефицитом.

Таблица 100

Скорость реакции Хилла и фотофосфорилирования

Варианты	Реакция Хилла		Фотофосфорилирование	
	$\frac{\text{мкМ Н}^+}{\text{мг хл.} \cdot \text{час}}$	в % к контролю	$\frac{\text{мкМ Н}^+}{\text{мг хл.} \cdot \text{час}}$	в % к контролю
До полива				
I – контроль	260	100	91	100
II – умерен. ВД	161	62	55	60
III – сильн. ВД	52	20	12	11
После полива				
I – контроль	240	100	85	100
II – умерен. ВД	262	109	93	110
III – сильн. ВД	23	10	0	0

Итак, на основании проведенных опытов установлен критический уровень водного дефицита и дана характеристика структурно-функционального состояния хлоропластов в условиях разной оводненности растений. Выявлен разнонаправленный характер изменений функций хлоропластов в условиях повреждающего и неповреждающего водного дефицита. Показано проявление относительной автономности водообмена органелл, направленного на запасание ими воды в условиях понижения её количества в листьях. Установлено, что поверхностная мембрана хлоропластов отличается высокой чувствительностью к водному дефициту, поэтому ее устойчивость может быть интегральным показателем устойчивости растений, в целом. Следовательно, практические приемы по повышению устойчивости растений к водному дефициту должны быть

направлены на стабилизацию структуры поверхностной мембраны хлоропластов. Одним из подходов к решению этого вопроса является использование физиологически активных веществ.

Таким образом, умеренный водный дефицит приводит к увеличению гидратации хлоропластов, их оводненности и снижению энтальпии фазового перехода, свидетельствующей об увеличении водородных связей во фракции замерзающей воды. Последний показатель коррелирует со снижением микровязкости водной среды этих органелл. Полученные данные находят отражение, в снижении функциональной активности хлоропластов: интенсивность фотосинтеза снижена в этом варианте по отношению к контролю на 40 %, а в условиях сильного водного дефицита – на 80 %. Ранее исследователями отмечалось, что большему объёму хлоропластов соответствует более низкая интенсивность фотосинтеза. При этом наблюдается набухание мембран. Последнее сопровождалось появлением кристаллоподобных структур в строме, а также изменениями оболочки хлоропластов и приобретением ею извилистой формы. При более сильном обезвоживании авторы наблюдали увеличение кристаллоподобных структур и набухание тилакоидов.

Предполагается, что ингибирование фотосинтеза при обезвоживании листьев связано с нарушением электрон-транспортной цепи хлоропластов. При этом нарушается взаимодействие фотосистем и функциональная активность реакционных центров. По-видимому, это связано с понижением химического потенциала воды в хлоропластах. В наших опытах наблюдалось увеличение гидратной воды, снижение энтальпии, увеличение микровязкости водной среды. Химический потенциал определяет не только транспорт воды, но и химические реакции, изменяя величину их свободной энергии. Чем ниже активность воды, тем больше свободной энергии ΔY в реакции, идущей с присоединением воды. Установлено, что свободная энергия положительна в реакциях, идущих с затратой энергии, и отрицательна – с выделением энергии. Например, эффективность гидролиза АТФ понижается на величину падения водного потенциала. При понижении активности вода энергетически менее выгодными становятся реакции синтеза. Отсюда вытекает, что падение водного потенциала увеличивает затраты свободной энергии в реакциях фотосинтеза и энергетически выгодными становятся экзотермические реакции. Это обстоятельство может привести к эндогенному образованию воды. Последнее отмечено в работах и других исследователей.

Таким образом, увеличение оводненности хлоропластов в условиях нарастающего водного дефицита приводит к снижению химического потенциала воды

в них, что вызывает изменение направленности реакций. В этих условиях, очевидно, будут преобладать реакции, идущие с затратой энергии и энергетически менее выгодные, что проявляется в снижении интенсивности фотосинтеза.

2.3. ВЛИЯНИЕ МИКРОЭЛЕМЕНТОВ НА ВОДНЫЙ СТАТУС И ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТЬ

Схема полевых опытов: 1 вариант – контроль (пшеница без обработки); 2 вариант – растения опрыскивались 0,1 % раствором Cu,Mo-ЖУСС-2 однократно в фазу кущения; 3 вариант – растения обрабатывались этим препаратом двукратно в фазах кущения и выхода в трубку; 4 вариант – растения обрабатывались трехкратно в фазах кущения, выхода в трубку и колошения. Хелатное комплексное микроудобрение ЖУСС-2 содержит Cu 32–40 г/л, Mo 14–22 г/л, моноэтаноламин 170–200 г/л, рН 10–11.

Установлено, что двукратная некорневая обработка растений яровой пшеницы медь- и молибден-содержащим хелатным микроудобрением марки ЖУСС-2 приводила в условиях засухи в фазу выхода в трубку к увеличению общего содержания воды (на 7 и 8 %) и водоудерживающей способности листьев (на 16 и 27 %). Интенсивность транспирации снижалась в фазы кущения и выхода в трубку при одно- и двукратной обработке ЖУСС-2 (на 6–23 %); в фазу колошения-цветения во всех опытных вариантах (на 7–12 %). Следует отметить, что интенсивность транспирации пшеницы зависит, с одной стороны, от напряженности атмосферных факторов, таких как температура воздуха и почвы, относительная влажность воздуха, скорость ветра, осадки, а с другой – от обеспеченности растений водой. Немаловажную роль играют и физиологические особенности растений. Оптимизация ряда показателей водного статуса, очевидно, является одной из причин повышения (на 22 %) засухоустойчивости яровой пшеницы при некорневой обработке микроудобрением ЖУСС-2. Общее содержание растворимых белков в листьях пшеницы в полевом опыте в фазы колошение-цветение (через 7 дней после опрыскивания) не изменялось во всех опытных вариантах. Не менялся и спектр полипептидов под действием обработки. С помощью электрофоретического разделения растворимых белков листьев в модельном опыте было обнаружено 25 полос с молекулярной массой от 16 до 78 кД: 78,75, 73, 72, 69, 68, 67, 65, 64, 58, 55, 54, 50, 47, 45, 43, 41, 39, 36, 34, 31, 24, 20, 18, 16. Содержание полипептидов и групп полипептидов: 47, 36–31, 24 кД было более высоким, а полипептидов и групп полипептидов 78–72, 69, 68, 67–65, 54, 50, 45–39 кД более низким. Наиболее высоким было

содержание групп полипептидов 67–55 и 45–39 кД. Сходные результаты получены и относительно растворимых белков листьев в полевом опыте. Известно, что возрастание водоудерживающей способности клеток у растений на фоне умеренной засухи обусловлено изменениями в обмене веществ – увеличением количества водорастворимых белков. Рост содержания водорастворимых белков рассматривается как приспособительная ответная реакция растений на действие неблагоприятных факторов. Их более высокая гидрофильность обуславливает повышенное содержание наиболее прочно связанной воды. Интегральным показателем положительного действия ЖУСС-2 при обработке вегетирующих растений является увеличение урожайности пшеницы в 3 (на 21 %) и 4 (на 29 %) вариантах.

2.4. МИКРОЭЛЕМЕНТЫ В УСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ ПРИ КОМБИНИРОВАННОМ СТРЕССЕ

Схема полевых опытов: 1 вариант – пшеница без обработки; 2 вариант – растения опрыскивались 0,1 % раствором железа, цинк, и марганец-содержащим хелатными микроудобрениями марки ЖУСС однократно в фазу кущения (в концентрации, рекомендуемой для производства); 3 вариант – растения обрабатывались этими препаратами двукратно в фазах кущения и выхода в трубку; 4 вариант – растения обрабатывались трехкратно в фазах кущения, выхода в трубку и колошения-цветения. Гидротермический коэффициент (ГТК) вегетационного периода 2010 года составлял 0,5, что соответствует сильной засухе. ГТК рассчитывался по отношению количества осадков (в мм) к сумме температур (за вегетационный период). Данный год вегетации сельскохозяйственных растений практически на всей территории РФ являлся, несомненно, экстремальным в связи с сильной атмосферной и почвенной засухой и повышенными температурами. В условиях широкомасштабных пожаров на территории РФ засуха сопровождалась мглой, которая, несомненно, усиливала действие засухи путем иссушения растений. Под мглой понимается более или менее сильное помутнение воздуха взвешенными в нем частичками пыли, дыма и гари. Мгла приводит к пониженной инсоляции. Таким образом, в данный период вегетации характеризовался комплексным действием различных неблагоприятных факторов. Засуха как биометеорологическое явление характеризуется длительным, а иногда и кратковременным бездождным периодом, повышенной температурой воздуха, увеличением дефицита насыщения влажностью воздуха, что вызывает усиление испарения и транспирации, в результате

чего происходит обезвоживание и перегрев растений, вызывающие их повреждения, снижение продуктивности, а в ряде случаев не только повреждение, но и гибель растения. Засухи могут сопровождаться суховеями. Под суховеями понимается «ветер при высокой температуре и большом недостатке насыщения воздуха влагой».

Экстремальные условия произрастания растений привели приблизительно к двух – трехкратному снижению урожайности яровой пшеницы по сравнению со средними многолетними данными в наших экспериментах.

В настоящее время общеизвестным является существование единого звена, общих принципов и механизмов в формировании стрессового ответа растений. В качестве такого универсального компонента рассматривается окислительный стресс, развитие которого показано при действии на растения самых разнообразных стрессоров, в том числе засухи и гипертермии.

Окислительный стресс, как известно, характеризуется усилением продукции активных форм кислорода (АФК). Увеличение продукции АФК в стрессовых условиях приводит к активации окислительных процессов, в том числе перекисного окисления липидов (ПОЛ), протекающего в норме на определенном стационарном уровне. Интенсификация ПОЛ способна привести к изменению свойств липидного матрикса мембран и модификации метаболизма всей клетки, однако его воздействие существенно ограничивается за счет работы антиоксидантной (АО) системы, включающей ферменты и низкомолекулярные соединения.

Ферменты АО-защиты включают супероксиддисмутазу (СОД), каталазу, пероксидазу, аскорбат-глутатионовый цикл (включающий в себя аскорбатпероксидазу, дегидроаскорбатредуктазу, монодегидроаскорбат-редуктазу и глутатионредуктазу), глутатион-S-трансферазу и в некоторых случаях глутатионпероксидазу.

СОД придается решающее значение в системе АО-защиты клеток. У эукариот имеется три основных типа СОД, различающихся кофакторами, определяющими их каталитическую активность: медь, цинк-содержащая, марганец-содержащая и железо-содержащая формы.

В связи с вышеизложенным не вызывает сомнения ключевая роль четырех микроэлементов (меди, цинка, железа и марганца) в регуляции устойчивости растений в экстремальных условиях существования.

Обработка различной кратности вегетирующих растений микроудобрениями, содержащими цинк, железо и марганец, приводят к возрастанию активности СОД (табл. 101), а также каталазы и пероксидазы (табл. 102) в случае действия железо-содержащего микроудобрения. Аналогичные сведения полу-

чены ранее для медь-содержащего микроудобрения. Активизация ферментов АО-защиты клеток сопровождается снижением ПОЛ судя по снижению содержания МДА (табл. 103), увеличением устойчивости растений и, в итоге, повышением урожайности яровой пшеницы в этих условиях (табл. 104). Следует подчеркнуть, что содержание МДА в клетках растений яровой пшеницы в стрессовых условиях также возрастало в 2–3 раза по сравнению с таковым в нормальные годы вегетации. Кроме того, важно обратить внимание на то, что значения повышения урожайности и снижения содержания МДА в клетках под влиянием указанных микроэлементов коррелировали между собой, что дает основание полагать, что содержание МДА может являться критерием устойчивости растений к действию стресс-факторов (судя по влиянию на интегральный показатель резистентности – урожайность).

Таблица 101

Влияние некорневой обработки различными микроудобрениями на активность СОД в листьях яровой пшеницы в фазу колошения-цветения, ЕА/мг белка

Варианты	Fe-ЖУСС	Mn,B-ЖУСС	Zn,B-ЖУСС
1	104,97 ± 1,30	104,97 ± 0,67	104,97 ± 1,30
2	139,92 ± 1,22	111,33 ± 0,16	105,91 ± 0,62*
3	161,98 ± 2,82	112,92 ± 0,15	111,80 ± 0,42
4	166,53 ± 2,21	113,26 ± 0,44	115,38 ± 0,68

Примечание: символ «*» обозначает недостоверность различий между контрольным и опытным вариантами.

Таблица 102

Влияние Fe-ЖУСС на активность пероксидазы и каталазы листьев яровой пшеницы в фазу колошения-цветения

Варианты	Активность пероксидазы, усл.ед. /мг белка	Активность каталазы, усл.ед. /мг белка
1	19,33 ± 0,71	5,35 ± 0,11
2	21,22 ± 0,17*	7,67 ± 0,22
3	27,60 ± 0,43	7,27 ± 0,11
4	29,09 ± 1,15	7,67 ± 0,38

Таблица 103

**Влияние некорневой обработки различными микроудобрениями
на образование МДА в листьях яровой пшеницы за вегетационный период,
нМ/г сырого веса**

Фаза вегетации	Варианты	Fe-ЖУСС	Mn,B-ЖУСС	Zn,B-ЖУСС
Кущение	1	42,50 ± 1,67	42,50 ± 1,67	42,50 ± 1,67
	2	34,58 ± 1,22	43,60 ± 0,70*	34,57 ± 1,23
Выход в трубку	1	77,43 ± 1,51	77,43 ± 1,51	77,43 ± 1,51
	2	70,58 ± 0,55	49,70 ± 0,20	68,00 ± 2,88
	3	60,81 ± 1,23	50,90 ± 0,60	25,43 ± 1,23
Колошение-цветение	1	94,07 ± 1,66	94,07 ± 1,66	94,07 ± 1,66
	2	76,84 ± 0,73	49,20 ± 0,60	64,79 ± 2,30
	3	63,78 ± 0,84	52,90 ± 0,40	56,44 ± 1,35
	4	42,53 ± 1,91	47,40 ± 1,60	54,81 ± 2,68

Таблица 104

**Влияние некорневой обработки различными микроудобрениями
на урожайность яровой пшеницы, ц/га**

Варианты	Fe-ЖУСС	Mn,B-ЖУСС	Zn,B-ЖУСС
1	10,3	10,3	10,3
2	11,1*	11,6*	11,2*
3	13,3	12,8	12,8
4	14,0	13,0	13,4
НСР _{0,5}	1,1	1,3	1,6

Таким образом, очевидна необходимость обработки вегетирующих растений микроудобрениями, содержащими медь, цинк, железо и марганец, в экстремальных условиях произрастания при подавлении поглотительной активности корней.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абецедарская Л.А. О состоянии воды в живых тканях: результаты исследований методом ЯМР-спиновое эхо / Л.А. Абецедарская, Ф.Г. Мифтахутдинова, В.Д. Федотов // Биофизика. – 1988. – Т. 13. – Вып. 4. – С. 630–636.
2. Алексеев А.М. Водный режим растения и влияния на него засухи / А.М. Алексеев. – Казань: Татгосиздат, 1948. – 356 с.
3. Алексеев А.М. Влияние минерального питания на водный режим растений / А.М. Алексеев, Н.В. Гусев. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 224 с.
4. Алексеев А.М. О некоторых параметрах и методах исследования водного режима растений / А.М. Алексеев. – М.: Наука, 1968. – 22 с.
5. Алексеев А.М. Водный режим клеток в связи с обменом веществ и структурированностью цитоплазмы (28-е Тимирязевское чтение) / А.М. Алексеев. – М.: Наука, 1969. – 36 с.
6. Алексеев А.М. Физиология приспособления и устойчивости растений при интродукции / А.М. Алексеев, Н.А. Гусев. – Новосибирск: Наука, 1969. – 219 с.
7. Алексеев А.М. Основные представления о водном режиме растений и его показателях / А.М. Алексеев // Водный режим сельскохозяйственных растений (отдельный оттиск) – Москва: Изд-во «Наука», 1969. – С. 94–112.
8. Алексеев Л.Н. Водный режим луговых растений в связи с условиями среды / Л.Н. Алексеев. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1976. – 198 с.
9. Алиева С.А. Структурные и функциональные изменения хлоропластов, в зависимости от оводненности растений: автореф. канд. дис. / С.А. Алиева. – Пущино, 1972. – 29 с.
10. Альтергот В.Ф. Тепловые повреждения пшеницы в условиях достаточного увлажнения / В.Ф. Альтергот, С.С. Мордкович. – Новосибирск: Наука, 1977. – 119 с.
11. Альтергот В.Ф. Действие повышенной температуры на растение в эксперименте и природе / В.Ф. Альтергот. – М.: Наука, 1981. – 56 с.
12. Андреев И.М. Функции вакуоли в клетках высших растений / И.М. Андреев // Физиология растений, 2001. – Т. 48. – № 5. – С. 777–778.
13. Анисимов А.А. Регулирующее действие условий азотного питания на метаболические и энергетические процессы фотосинтеза. – В кн.: Энергетические и метаболические пути и их регуляция в фотосинтезе / А.А. Анисимов, Л.Н. Курганова, М.С. Каманина, Л.Н. Олюнина. – Пущино, 1981. – С. 3–4.

14. Анисимов А.А. Эволюция систем минерального питания растений. В кн.: Эволюция функций в растительном мире / А.А. Анисимов, Л.Н. Олюнина, Е.В. Лукина. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – С. 109–120.
15. Анисимов А.А. Транспорт воды в растениях: Исследование импульсным ЯМР / А.А. Анисимов, С. Раткович. – М.: Наука, 1992. – 144 с.
16. Анисимов А.А. Плазмодесмы как модулятор осмотических потоков воды в растениях / А.А. Анисимов, А.Т. Егоров // Физиология растений, 2002. – Т. 49. – № 5. – С. 758–766.
17. Антипов Н.И. Особенности водообмена различных экологических групп растений: автореф. дис. на соиск. ученой степени канд. биол. наук (03.00.05) / Н.И. Антипов. – Казань, 1973. – 40 с.
18. Аэров И.Л. Методика определения пигментов хлоропластов и прочности связи с белково-липоидным комплексом в листьях растений. – В кн.: Пути повышения интенсивности и продуктивности фотосинтеза / И.Л. Аэров, Д.А. Лихолат. – Киев, 1967. – С. 39–53.
19. Белоус А.М. Структурные изменения биологических мембран при их охлаждении / А.М. Белоус, В.А. Бондаренко. – Киев: Наукова думка, 1982. – 255 с.
20. Библь Р. Цитологические основы экологии растений / Р. Библь. – М.: Наука, 1965. – С. 21.
21. Биль К.Я. Юрий Семенович Карпилов: человек, ученый, первооткрыватель кооперативного фотосинтеза (1931–1977 гг.) / К.Я. Биль // Физиология растений, 2000. – Т. 4, № 4. – С. 641–645.
22. Биологические и агротехнические основы орошаемого земледелия: сборник статей / Ин-т физиологии растений им. К.А. Тимирязева; [отв. ред. В.П. Иванов]. – Москва: Наука, 1983. – 269 с.
23. Биомембраны: структура, функции, методы исследования: сборник статей / Ин-т микробиологии им. А. Кирхенштейна, Ин-т орган. синтеза; под общ. ред. М.Е. Бекера, Г.Я. Дубура. – Рига: Зинатне, 1977. – 278 с.
24. Бисвас Азит К. Человек и вода / Азит К., Бисвас. – Л., Гидрометеиздат, 1975. – С. 6-90.
25. Блох А.М. Структура воды и геологические процессы / А.М. Блох. – М.: Недра, 1969. – 216 с.
26. Блох А.М. Значение структурных особенностей воды и водных растворов для геологических интерпретаций / А.М. Блох. – М.: ВИМС, 1971. – 134 с.

27. Болт Г. Термодинамика воды в почве. В кн. Термодинамика почвенной влаги / Г. Болт, М. Фриссел. – Л., Гидрометеиздат, 1966. – С. 274–298.
28. Васильев А.Е. Сравнительная структурно-функциональная характеристика цитоскелета животных и высших растений / А.Е. Васильев // Журнал общей биологии, 1996. – Т. 57, № 3. – С. 293–324.
29. Веселова Т.В. Возможность участия аквапоринов в поглощении воды семенами гороха разного качества / Т.В. Веселова, В.А. Веселовский // Физиология растений, 2006. – Т. 53. – № 1. – С. 106–112.
30. Веспер М.В. Цитоскелет и водный обмен растений / М.В. Веспер, М.А. Бочкарева, Л.П. Хохлова // Учебные записки Казанского государственного университета. – Казань, 2008. – Том 150, кн. 2. Серия Естественные науки. – С. 22–41.
31. Вода в полимерах / [С. Роулэнд, И. Кунц мл., Ф. Стиллинджер и др.]; ред. С. Роулэнд. – М.: Мир, 1984. – 555 с.
32. Вода и водные растворы при температурах ниже 0°. Под ред. Ф. Франкса. – Киев: Наукова думка, 1985. – 387 с.
33. Гриненко В.В. Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями / В.В. Гриненко, Л.В. Можаяева, Н.В. Пильщикова, Г.В. Рыбкина. – Казань: Изд-во КГУ, 1978. – 392 с.
34. Водный режим растений в связи с действием факторов среды / [И.Г. Шматько, С.И. Слухай, Н.Н. Шевченко и др.]; под общ. ред. И.Г. Шматько. – Киев: Наук. думка, 1983. – 199 с.
35. Водный и энергетический обмен растений. Под ред. И.А. Тарчевского. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1985. – 88 с.
36. Вульф Е.В. Историческая география растений, история флор земного шара / Е.В. Вульф. – М., Л.: Изд-во АН СССР, 1944. – С. 24.
37. Габуда С.П. Связанная вода. Факты и гипотезы С.П. Габуда. – Новосибирск: Наука, 1982. – 159 с.
38. Гайдуков Н.М. Ультрамикроскопические исследования / Н.М. Гайдуков. – Тр. Импер. об-ва естествоисп., 1912. – Т. 43. – № 3. – С. 7–12.
39. Гамалей Ю.В. Вакуум растений / Ю.В. Гамалей // Успехи современной биологии, 2006. – Т. 126. – № 4. – С. 348–365.
40. Гамалей Ю.В. Клеточные системы растений / Ю.В. Гамалей // Физиология растений, 2008. – Т. 55. – № 2. – С. 300–311.
41. Гамаюнова М.С. Фотохимические системы хлоропластов / М.С. Гамаюнова, С.М. Кочубей, Д.С. Островская. – Киев, 1975. – 206 с.

42. Гарифуллина Р.Л. Исследование микровязкости водной среды в растительных объектах методом спинового зонда / Р.Л. Гарифуллина, Г.И. Пахомова // Биофизика, 1982. – Т. XXVII, вып. 6. – С. 1061–1063.
43. Гарифуллина Р.Л. Микровязкость водной среды хлоропластов в условиях водного дефицита / Р.Л. Гарифуллина, В.Н. Ефимов, Г.И. Пахомова // Биофизика. – Москва, 1988. – Т. XXXIII. – С. 816–820.
44. Генерозова И.П. Ультраструктура хлоропластов: Атлас / И.П. Генерозова. – М.: Наука, 1965. – 22 с.
45. Генерозова И.П. Закаливание растений как способ повышения устойчивости мембран хлоропластов к обезвоживанию на примере проростков пшеницы / И.П. Генерозова // Физиология растений, 1976. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 921.
46. Генерозова И.П. Структурно-функциональная характеристика хлоропластов в условиях засухи. – В кн.: Проблемы засухоустойчивости растений / И.П. Генерозова. – М., 1978. – С. 183.
47. Генкель П.А. Физиология растений с основами микробиологии / П.А. Генкель. – Москва: Учпедгиз, 1962. – С. 134–137.
48. Генкель П.А. Анабиоз при высыхании у цветкового пойкилоксерофитного растения / П.А. Генкель, Н.Д. Пронина // Физиология растений, 1969. – Т. 16. – Вып. 5. – С. 890–901.
49. Генкель П.А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений / П.А. Генкель. – М.: Наука, 1982. – 280 с.
50. Гликман С.А. Введение в физическую химию высокополимеров / С.А. Гликман. – Саратов: Изд-во Саратов. университета, 1959. – С. 17–21.
51. Гордон Л.Х. Дыхание и водно-солевой обмен растительных тканей / Л.Х. Гордон. – М.: Наука, 1976. – С. 119 с.
52. Гортикова Н.Н., Сапожникова Д.И. – Советская ботаника, 1949. – № 5–6 (цит. по Кушниренко М.Д. и др. Зеленые пигменты при водном дефиците и адаптации к засухе. – Кишинев: Штиинца, 1981. – С. 158).
53. Григорьев Ю.С. Пути приспособления растений к засухе / Ю.С. Григорьев. – В кн.: Водный обмен в основных типах растительности СССР. – Новосибирск: Наука, 1975. – С. 133–137.
54. Гусев Н.А. Состояние воды в растениях / Н.В. Гусев. – М., Изд-во Наука, 1974. – 133 с.
55. Гусев Н.А. Водообмен хлоропластов / Н.А. Гусев, Г.В. Рыбкина, Л.С. Киваева / Водообмен клеток и органоидов. – Казань, 1980. – С. 90–142.

56. Гусев Н.А. Вопросы водообмена и состояния воды в растения / Н.А. Гусев, О.В. Шпагина. – Казань, Изд-во КГУ, 1981.
57. Гусев Н.А. Физиологические механизмы адаптационных реакций / Н.А. Гусев, Т.М. Белькович. – Казань: Изд-во КГУ, 1987.
58. Гусев Н.А. Состояние воды в растении / Н.А. Гусев, Ф.Д. Самуилов, Г.И. Пахомова, В.Н. Жолкевич // Водный обмен растений. – М.: Наука, 1989. – С. 21–44.
59. Гуриков Ю.В. Состояние и роль воды в биологических объектах / Ю.В. Гуриков. – М.: Наука, 1967. – С. 155.
60. Гэлстон А. Жизнь зеленого растения / А. Гэлстон, П. Девис, Р. Сеттер Р. – М.: Мир, 1983. – 549 с.
61. Данилов А.Н. Зависимость фотосинтеза от водного режима растений в разных условиях освещения / А.Н. Данилов // Экспериментальная ботаника, 1938. – Т. 3. – № 1. – С. 1.
62. Данилова М.Ф. Специализация тканей в корне как органе поглощения ионов / М.Ф. Данилова // Физиология растений, 1981. – Т. 28. – Вып. 1. – С. 169–183.
63. Дерпгольц В.Ф. Мир воды / В.Ф. Дерпгольц. – Л.: Недра, 1979. – 254 с.
64. Домрачев Г.В. Влияние температуры на проницаемость протоплазмы для воды и растворенных веществ / Г.В. Домрачев // Труды общ-ва естествознание при Государственном Казанском университете. – Т. XIX. – Вып. 4. – Казань, 1921. – С. 5–15.
65. Емельянов Л.Г. Растения и вода / Л.Г. Емельянов. – Минск: Ураджай, 1977. – С. 12–15.
66. Емельянов Л.Г. Водообмен и стресс-устойчивость растений / Л.Г. Емельянов, С.А. Анкуд. – Мн.: Навука і тэхніка, 1992. – 144 с.
67. Жакоте А.Г. Минеральное питание и активность фотосинтетического аппарата растений / А.Г. Жакоте. – Кишинев: Штиинца, 1974. – 155 с.
68. Жолкевич В.Н. Водный режим растений в засушливых районах СССР / В.Н. Жолкевич, Л.Х. Гордон. – М.: Наука, 1961. – 275 с.
69. Жолкевич В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита / В.Н. Жолкевич. – М.: Наука, 1968. – 230 с.
70. Жолкевич В.Н. О взаимосвязи водного и энергетического обмена у растений. – В кн.: Водный режим растений в связи с разными экологическими условиями / В.Н. Жолкевич. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1978. – С. 192–211.

71. Жолкевич В.Н. Водный обмен растений / В.Н. Жолкевич, Н.А. Гусев, Г.И. Пахомова и др. – М.: Наука, 1989. – 256 с.
72. Заботин А.И. Определение фотоиндуцированных изменений рН при исследовании фотофосфорилирования. – В кн.: Методы исследования фотофосфорилирования / А.И. Заботин. – Пущино, 1970. – С. 182–195.
73. Залыгин С. Поворот. Уроки одной дискуссии / С. Залыгин. – Новый мир, 1987. – № 1. – С. 3–18.
74. Зелепухин В.Д. Ключ к «живой» воде / В.Д. Зелепухин, И.Д. Зелепухин. – Алма-Ата: Кайнар, 1980. – 140 с.
75. Зотин А.И. Биоэнергетическая направленность эволюционного процесса организмов. В кн.: Термодинамика и регуляция биохимических процессов / А.И. Зотин. – М.: Наука, 1984. – С. 271–273.
76. Зотин А.И. Направление эволюционного процесса организмов. В кн.: Термодинамика биологических процессов / А.И. Зотин, В.А. Коновалов. – М.: Наука, 1976. – С. 230–235.
77. Зялалов А.А. Водный обмен сельскохозяйственных растений / А.А. Зялалов. – Казань: Изд-во Каз. Ветер. ин-та, 1983. – 62 с.
78. Зялалов Л.А. Физиолого-термодинамический аспект транспорта воды по растению / А.А. Зялалов. – М.: Наука, 1984. – С. 136.
79. Зялалов А.А. Вода растений / А.А. Зялалов, И.С. Газизов. – Казань: Изд-во «Фэн» Академия наук РТ, 2013. – 366 с.
80. Зацепина Г.Н. Свойства и структура воды / Г.Н. Зацепина. – М.: Изд-во МГУ, 1974. – 162 с.
81. Иванов П.К. Яровая пшеница. 3-е изд., переработка и доп. / П.К. Иванов. – М.: Колос, – 1971. – 328 с.
82. Иванченко В.М. О механизме влияния водного режима ассимиляционной ткани на интенсивность фотосинтеза. – В кн.: Фотосинтез и устойчивость растений / В.М. Иванченко, С.С. Кручинина, М.И. Маршакова и др. – Минск, 1973. – С. 13–27.
83. Иванченко В.М. Фотосинтез и структурное состояние хлоропластов / В.М. Иванченко. – Минск: Наука и техника, 1974. – 160 с.
84. Иорданский Н.Н. Эволюция жизни / Н.Н. Иорданский. – М.: Academia, 2001. – 424 с.
85. Каримова Ф.Г. цАМФ-мессенджерная система клеток растений и ее роль в регуляции транспорта воды и Ca^{2+} : автореф. ... докт. биол. наук / Ф.Г. Каримова. – Спб.: ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, 1994. – 40 с.

86. Карпилов Ю.С. Влияние уменьшения ассимиляционной площади и условий азотно-фосфорного питания в начале вегетации на некоторые физиологические процессы и урожайность кукурузы: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Ю.С. Карпилов. – Казань: Казанский государственный университет, 1958. – 18 с.
87. Карпилов Ю.С. Распределение углерода C^{14} среди продуктов фотосинтеза / Ю.С. Карпилов // Труды Казанского с/х института, 1960. – Т. 41, вып. 1. – С. 15–24.
88. Карпилов Ю.С. Фотосинтез ксерофитов (эволюционные аспекты) / Ю.С. Карпилов. – Кишинев, 1970. – 18 с.
89. Карпилов Ю.С.: ученый и человек: избранные труды / Ю.С. Карпилов. – Пушино-Москва: НИЛ-Природа – Фонд «Инфосфера», 2007. – 338 с.
90. Келлер Б.А. Испарение у растений. Тр. Оп. ботан. станции им. проф. Б.А. Келлера, 1929. – С. 12.
91. Кларксон Д. Транспорт ионов и структура растительной клетки / Д. Кларксон. – М., Мир, 1978. – 368 с.
92. Клотц И. Вода. В кн.: Горизонты биохимии / И. Клотц. – М.: Изд-во Мир, 1964.
93. Ковда В.А. Основы учения о почвах / В.А. Ковда. – М.: Наука, 1973. – С. 14.
94. Козловский Т. Водный обмен растений / Т. Козловский. – М.: Изд-во Колос, 1969. – С. 84, 125, 154, 192–239.
95. Крафтс А. Вода и ее значение в жизни растений / А. Крафтс, Х. Карриер, К. Стокинг. – М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1951. – 388 с.
96. Крестов Г.А. Термодинамика ионных процессов в растворах / Г.А. Крестов. – Л., «Химия», 1973. – 303 с.
97. Кузнецов В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – М.: Высшая школа, 2005. – 735 с.
98. Кулаева Б.С. Эволюция гомеостаза в биологическом пространстве – времени / Б.С. Кулаева. – М.: Научный мир, 2006. – 232 с.
99. Кумаков В.А. Физиологическое обоснование моделей сортов пшеницы / В.А. Кумаков. – М.: Агропромиздат, 1985. – 268 с.
100. Кумаков В.А. Засуха и продукционный процесс в посевах яровой пшеницы / В.А. Кумаков, А.П. Игошин, О.Е. Евдокимов, Г.Ф. Игошин // Сельскохозяйственная биология. – 1994. – № 3. – С. 105–114.
101. Куркова Е.Б. Ультраструктура хлоропластов и фотосинтез при различной скорости обезвоживания / Е.Б. Куркова, М.В. Моторина // Физиол. раст., 1974. – Т. 21. – № 1. – С. 41–43.

102. Куркова Е.Б. Структурные изменения хлоропластов в связи с изменением интенсивности фотосинтеза как результат обезвоживания листа / Е.Б. Куркова // Физиол. раст., 1975. – Вып. 6. – С. 1121.
103. Курсанов А.Л. Транспорт ассимилянтов в растении / А.Л. Курсанов. – М.: Наука, 1976. – 646 с.
104. Кушниренко М.Д. Физиология водообмена и засухоустойчивости плодовых растений / М.Д. Кушниренко. – Кишинев: Штиинца, 1975. – 216 с.
105. Кушниренко М.Д. Зеленые пластиды при водном дефиците и адаптации к засухе / М.Д. Кушниренко, К.В. Крюкова, С.Н. Печерская. – Кишинев, 1981. – С. 1–158.
106. Кяйвярйнен А.И. Динамическое поведение белков в водной среде и их функции / А.И. Кяйвярйнен. – Л.: Наука, 1980. – С. 243.
107. Лархер В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир, 1978. – С. 211–234.
108. Липатов С.М. Высокополимерные соединения / С.М. Липатов. – М., 1943. – С. 10, 105.
109. Литвинов Л.С. К вопросу о химизме пасоки растений / Л.С. Литвинов. – Изв. БНИИ при Перм. ун-те, 1926. – Т. 4. – Вып. 10. – С. 447–469.
110. Лихтенштейн Г.И. Метод спиновых меток в молекулярной биологии / Г.И. Лихтенштейн. – М., 1974. – С. 13.
111. Логвенков С.А. О механизме гуттации у растений / С.А. Логвенков // Биофизика, 1993. – Т. 38. – № 5. – С. 865–869.
112. Люди и науки. Хохлова Людмила Петровна (к юбилею) // Ученые записки Казанского государственного университета. – Сер.: Естественные науки, 2008. – Т. 150, кн. 3. – С. 241–246.
113. Максимов Н.А. Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней / Н.А. Максимов. – М. – Л. Изд-во АН СССР, 1944. – С. 3–44.
114. Максимов Н.А. Очерк истории физиологии растений в России. Труды института истории естествознания / Н.А. Максимов. – М., Изд-во АН СССР, 1947. – Т. 1. – С. 21–74.
115. Максимов Н.А. Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений / Н.А. Максимов. – М.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 1. – 575 с.
116. Манойленко К.В. Эволюционная физиология растений. В кн.: Эволюция функций в растительном мире / К.В. Манойленко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – С. 3–18.

117. Медведев С.С. Практикум по минеральному питанию и водному обмену растений / С.С. Медведев, Н.Г. Осмоловская, А.Ю. Батов и др. / под ред. Полевого В.В., Батова А.Ю. – СПб.: Изд-во С. – Петербург. ун-та, 1996. – 164 с.
118. Медведев С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 2004. – 336 с.
119. Методы исследования водообмена растений: учебное пособие. Под ред. Н.А. Гусева, Г.И. Пахомовой. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1982. – 108 с.
120. Мирославов Е.А. Структура и функция эпидермиса листа покрытосеменных растений / Е.А. Мирославов. – Л.: Наука, 1974. – 46 с.
121. Мрвлишвили Г.М. Низкотемпературная калориметрия биологических макромолекул / Г.М. Мрвлишвили. – Тбилиси, 1984. – С. 63.
122. Наточин Ю.В. Проблемы эволюционной физиологии водно-солевого обмена / Ю.В. Наточин. – Л.: Наука, 1984. – 38 с.
123. Некоторые характеристики мембран и водообмен клеток / отв. ред. Н.А. Гусев. – Казань: Институт биологии, 1982. – 217 с.
124. Нобел П. Физиология растительной клетки / П. Нобел. – М.: Мир, 1973. – 288 с.
125. Новиков Ю.В. Вода и жизнь на Земле / Ю.В. Новиков, М.М. Сайфутдинов. – М., Наука, 1981. – 183 с.
126. Ньюсхолм Э. Регуляция метаболизма / Э. Ньюсхолм, К. Старт. – М., 1977. – С. 22.
127. Образцов А.С. Потенциальная продуктивность культурных растений / А.С. Образцов. – М.: ФГНУ «Росинформагротех», 2001. – 504 с.
128. Опарин А.И. Жизнь ее природа, происхождение и развитие / А.И. Опарин. – М.: Наука, 1968. – С. 256.
129. Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект) / И.Я. Павлинов. – М.: КМК, 2005. – 391 с.
130. Панин Л.Е. Изменчивое постоянство / Л.Е. Панин // Химия и жизнь, 1984. – № 1. – С. 42–45.
131. Пасынский А.Г. Коллоидная химия / А.Г. Пасынский. – М.: Изд-во Высшая школа, 1959. – С. 86.
132. Паули В. Коллоидная химия белковых веществ / В. Паули, Э. Валько. – М., 1936. – С. 102, 305.
133. Пахомова В.М. Неспецифический адаптационный синдром биосистем и общие закономерности реактивности клеток / В.М. Пахомова. – Казань: Изд-во КГУ, 2000. – 178 с.

134. Пахомова В.М. Устойчивость и защита растений при оптимизации минерального питания / В.М. Пахомова, И.А. Гайсин. – Казань: Изд-во «Медок», 2008. – 212 с.

135. Пахомова Г.И. Влияние стимуляторов роста на водный режим и физико-химические свойства белков и цитоплазмы листьев томатов: автореф. дис. ...канд. биол. наук / Г.И. Пахомова. – Казань: Казанский государственный университет, 1966. – 21 с.

136. Пахомова Г.И. Физиологические основы воздействия стимуляторов роста на растения / Г.И. Пахомова. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1975. – 85 с.

137. Пахомова Г.И. Водный режим растений: учеб. пособие / Г.И. Пахомова, В.К. Безуглов. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1980. – 252 с.

138. Пахомова Г.И. Словарь терминов по водному режиму растений / Г.И. Пахомова. – Казань: Изд-во Казанского университета, 1984. – 32 с.

139. Петин Н.С. Физиология орошаемой пшеницы / Н.С. Петин. – М., Изд-во АН СССР, 1959. – С. 11–12.

140. Петин Н.С. Состояние и перспективы разработки научных основ поливных режимов и системы питания главных сельскохозяйственных культур. – В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия / Н.С. Петин. – М.: Наука, 1974. – С. 23–54.

141. Петров А.П. Биоэнергетические аспекты водного обмена и засухоустойчивости растений: учеб. пособие / А.П. Петров. – Казань, 1974. – 84 с.

142. Пильщикова Н.В. Водный обмен сельскохозяйственных растений, учебное пособие по курсу физиологии растений для студентов агрономических специальностей / Н.В. Пильщикова. – Москва: Изд-во МСХА, 1990. – 39 с.

143. Пильщикова Н.В. Водный режим сельскохозяйственных культур / Н.В. Пильщикова. – Москва: Изд-во МСХА, 1993. – 121 с.

144. Поплавская Г.И. Экология растений / Г.И. Поплавская. – М.: Советская наука, 1948. – С. 18, 27.

145. Попова М.С. Влияние нейротрансмиттера норадреналина на водонагнетающую деятельность корня: автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.12) / М.С. Попова. – Москва, 2008. – 20 с.

146. Привалов П.Л. К вопросу о состоянии и роли воды в биологических системах / П.Л. Привалов // Биофизика, 1992. Т. 3. – Вып. 6. – С. 12.

147. Регуляция функций мембран растительных клеток / [С.Г. Галактионов, В.М. Юрин, В.М. Иванченко]; под ред. М.Н. Гончарика. – Минск: Наука и техника, 1979. – 199 с.

148. Регуляция водного обмена растений / Редкол.: И. Г. Шматько (отв. ред.) и др. – Киев: Наукова думка, 1984. – 239 с.
149. Родионов П.А. Адаптивная регуляция дальнего транспорта воды в растении: автореф. дис. ... канд. биол. наук (03.00.12) / П.А. Родионов. – Минск, 2000. – 24 с.
150. Родо А.А. Основы учения о почвенной влаге / А.А. Родо. – Л.: Изд-во АН СССР, 1965. – С. 30.
151. Рыбкина Г.В. Некоторые результаты сравнительного изучения *in vivo* водообмена клеток и хлоропластов / Г.В. Рыбкина // Физиол. раст., 1978. – Вып. 1. – С. 54–59.
152. Рыбкина Г.В. К сравнительной оценке роли различных структурных компонентов клетки. Сб. Вопросы водообмена и состояния воды в растениях / Г.В. Рыбкина. – Казань, 1981. – С. 87.
153. Рыбкина Г.В. К изучению природы и механизмов регуляции внутриклеточного обмена. – В кн.: Некоторые характеристики мембран и водообмен клеток растений / Г.В. Рыбкина, Н.А. Гусев. – Казань, 1982. – С. 17.
154. Самойлов О.Я. Структура водных растворов электролитов и гидратация ионов / О.Я. Самойлов. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 157 с.
155. Самуилов Ф.Д. Водный обмен и состояние воды в растениях в связи с их метаболизмом и условиями среды / Ф.Д. Самуилов. – Казань: Изд-во КГУ, 1972. – 282 с.
156. Сабинин Д.А. Физиологические основы питания растений / Д.А. Сабинин. – М.: Изд-во АН СССР, 1955. – С. 9–101.
157. Связанная вода в дисперсных системах / под ред. проф. В.Ф. Киселева и доц. В.И. Квливидзе. – М.: Изд-во МГУ, Вып. 1. – 1970, Вып. 2. – 1972. – 211 с.
158. Северцев А.Н. Главные направления эволюционного процесса / А.Н. Северцев. – М., Л., 1934. – С. 150.
159. Сидоров В.П. К методике определения активности воды и водного потенциала в почве, растений и атмосферы // Регуляция водного обмена растений / В.П. Сидоров. – Киев: Наукова думка, 1984. – С. 183.
160. Силаева А.М. Структура хлоропластов и факторы среды / А.М. Силаева. – Киев, 1978. – С. 19.
161. Синюков В.В. Вода известная и неизвестная / В.В. Синюков. – М.: Знание, 1987. – 176 с.
162. Слейчер Р. Водный режим растений / Р. Слейчер. – М.: Мир, 1970. – 365 с.

163. Слухай С.И. Оптимизация водного режима и минерального питания озимой пшеницы: монография / С.И. Слухай, Е.С. Ткачук. – К.: «Наукова Думка», 1978. – 236 с.
164. Смайли Р.М. Метаболизм нуклеиновых кислот и белков хлоропластов как фактор их активности. – В кн.: Теоретические основы фотосинтетической продуктивности / Р.М. Смайли, Н.С. Скотт, Д. Грэхэм и др. – М., 1972. – С. 133–145.
165. Соловьева М.А. Зимостойкость плодовых культур при разных условиях выращивания / М.А. Соловьева. – М.: Колос, 1967. – С. 153.
166. Сорохтин О.Г. Развитие Земли / О.Г. Сорохтин, С.А. Ушаков. – М.: Изд-во МГУ, 2002. – 506 с.
167. Состояние и роль воды в биологических объектах. – М.: Наука, 1967. – 155 с.
168. Спенглер О.Я. Слово о воде / О.Я. Спенглер. – Л.: Гидрометеиздат, 1980. – С. 43.
169. Структура и роль воды в живом организме. Ленинград, Изд-во ЛГУ, вып. 1, 1966, вып. 2, вып. 3, 1970.
170. Сулейманов И.Г. К 70-летию со дня рождения профессора А.М. Алексеева / И.Г. Сулейманов, Н.А. Гусев // Физиология растений. – М., 1963. – Т. 10. – С. 735–736.
171. Сулейманов И.Г. Структурно-физические свойства протоплазмы и ее компонентов в связи с проблемой морозоустойчивости культурных растений / И.Г. Сулейманов. – Казань: Изд-во Каз. ун-та, 1964. – С. 39.
172. Сулейманов И.Г. О роли воды в активности ферментов / Физиология водообмена и устойчивости растений / И.Г. Сулейманов. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1971. – С. 117–130.
173. Сулейманов И.Г. О значении и принципах изучения состояния воды в растении / И.Г. Сулейманов. – В кн.: Состояние воды и водный обмен у культурных растений. – М.: Наука, 1971. – С. 256–261.
174. Сулейманов И.Г. Состояние и роль воды в растении / И.Г. Сулейманов. – Казань: Изд-во КГУ, 1974. – 181 с.
175. Сырников Ю.П. В кн.: Структура и роль воды в живом организме / Ю.П. Сырников. – Л., Изд-во ЛГУ, 1966. – Вып. 1.
176. Сырников Ю.П. К вопросу о термодинамических процессах в живой системе и о роли воды в этих процессах. – В кн.: Структура и роль воды в живом организме / Ю.П. Сырников. – Л., 1966. – С. 58.

177. Тарчевский И.А. Фотосинтез и засуха / И.А. Тарчевский. – Казань: Изд-во КГУ, 1964. – 198 с.
178. Тарчевский И.А. Основы фотосинтеза / И.А. Тарчевский. – Казань: Изд-во КГУ, 1971. – 294 с.
179. Тарчевский И.А. Катаболизм и стресс у растений: 52-е Тимирязевское чтение / И.А. Тарчевский. – М.: Наука, 1993. – 80 с.
180. Тарчевский И.А. Метаболизм растений при стрессе (избранные труды) / И.А. Тарчевский. – Казань: ФЭН, 2001. – 448 с.
181. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений / А.Л. Тахтаджян. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. – С. 184.
182. Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных / А.Л. Тахтаджян. – М., Л.: Наука, 1964. – С. 30.
183. Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира / А.Л. Тахтаджян // Ботанический журнал, 1983. – Т. 68. – № 12. – С. 1593–1603.
184. Тезисы докладов IV Всесоюзной конференции по спектроскопии биополимеров. – Харьков, 1981. – 230 с.
185. Тимирязев К.А. Сочинения / К.А. Тимирязев. – М.: Сельхозгиз, 1937–1940. – Т. 3. – С. 163.
186. Ткачук Е.С. Физиология водопотребления при оптимизации минерального питания растений / Е.С. Ткачук. – Киев: Наукова думка, 1986. – С. 88–100.
187. Удовенко Г.В. Характер защитно-приспособительных реакций и причины разной устойчивости растений к экстремальным воздействиям / Г.В. Удовенко. – Тр. по прикл. ботанике, генетике, селекции (ВНИИ растениеводства), 1973. – Т. 49, вып. 3. – С. 258–268.
188. Файстел Р. Стохастические модели эволюционных процессов. В кн.: Термодинамика и регуляция биологических процессов / Р. Файстел, В. Эбелинг. – М.: Наука, 1984. – С. 260.
189. Физиология растений / Н.О. Алехина, Ю.В. Балнокин, В.Ф. Гавриленко и др.; под ред. И.П. Ермакова. – М.: Издательский центр, 2005. – 635 с.
190. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / под. ред. Н.Н. Третьякова. – М.: Колос, 2000. – 640 с.
191. Фокс Р. Энергия и эволюция жизни на Земле / Р. Фокс. – М.: Мир, 1992. – 216 с.
192. Фрей-Висслинг А. Ультраструктура растительной клетки / А. Фрей-Висслинг, К. Мюлеталер. – М.: Мир, 1968. – 453 с.

193. Фултон А. Цитоскелет. Архитектура и хореография клетки / А. Фултон. – М.: Мир, 1987. – 117 с.
194. Хисамутдинова В.И. Влияние хлорхолинхлорида на энергетический обмен и состояние воды озимой пшеницы в процессе закаливания / В.И. Хисамутдинова, И.М. Васильева, Г.Г. Кузьмина, А.А. Вершин // Физиол. раст., 1975. – Вып. 5. – С. 1048–1054.
195. Хисамутдинова В.И. Водный режим и активность фотосинтетического аппарата растений пшеницы в условиях водного дефицита / В.И. Хисамутдинова, Г.И. Пахомова, Е.А. Ожиганова, Д.В. Пахомов // Водный и энергетический обмен растений. – Казань: КГУ, 1985. – С. 39–47.
196. Хисамутдинова В.И. Водный и энергетический обмен хлоропластов в условиях водного дефицита / В.И. Хисамутдинов, Д.В. Пахомов, Р.Л. Гарифуллина // В сб.: Энергетические аспекты устойчивости растений. – Казань: Изд-во КГУ, 1986. – С. 96–117.
197. Хлебович В.В. Уровни гомойотермии и гомойоосмии и вероятные причины, их определяющие / В.В. Хлебович // Журнал общей биологии, 2005. – Т. 53. – № 3. – С. 344–348.
198. Хорн Р. Морская химия / Р. Хорн. – М.: «Мир», 1972. – 398 с.
199. Хохлова Л.П. Роль структурно-функционального состояния митохондрий при адаптации растений к низкой температуре / Л.П. Хохлова. – Казань: Изд. Каз. университета, 1976. – С. 166.
200. Хохлова Л.П. Водообмен клеток и органоидов / Л.П. Хохлова, Г.И. Пахомова, Г.В. Рыбкина и др. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1980. – 142 с.
201. Хохлова Л.П. Жизненный и творческий путь профессора А.М. Алексеева: становление и развитие Казанской школы физиологов растений – исследователей водного обмена / Л.П. Хохлова. – Казань, 1998. – 42 с.
202. Хохлова Л.П. Алексей Михайлович Алексеев / Л.П. Хохлова. – Сер.: Выдающиеся ученые Казанского университета. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2005. – 26 с.
203. Хохлова Л.П. Исмагил Гадиевич Сулейманов / Л.П. Хохлова. – Сер.: Выдающиеся ученые Казанского университета. – Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2010. – 24 с.
204. Хохлова Л.П. Физиология растений в Казанском университете / Л.П. Хохлова; науч. ред. О.А. Тимофеева. – Казань: Казан. ун-т, 2013. – 398 с.
205. Чиркова Т.В. Физиологические основы устойчивости растений / Т.В. Чиркова. – СПб.: СПбГУ, 2002. – 244 с.
206. Шадманов Р.К. Сравнительная характеристика белковых комплексов семян представителей родов семейства. В кн.: Эволюционная биохимия растений / Р.К. Шадманов. – М.: Наука, 1964. – С. 29.

207. Шапигузов А.Ю. Аквапорины: строение, систематика и особенности регуляции / А.Ю. Шапигузов // Физиология растений, 2004. – Т. 51. – № 1. – С. 142–152.
208. Ширяев А.И. Субмикроскопическая и макромолекулярная организация хлоропластов / А.И. Ширяев. – Киев, 1978. – С. 71.
209. Шмальгаузен И.И. Факторы прогрессивной эволюции = снижение энтропии. В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции / И.И. Шмальгаузен. – Л.: 1972. – С. 5–24.
210. Шматько И.Г. Влияние засухи на перераспределение С в продуктах фотосинтеза различных сортов озимой пшеницы. В кн.: Водообмен растений при неблагоприятных условиях среды / И.Г. Шматько, В.Н. Ходос. – Кишинев, 1975. – С. 99.
211. Шматько И.Г. Водный режим и засухоустойчивость пшеницы / И.Г. Шматько, О.Е. Шведова. – Киев: Наукова думка, 1977. – 199 с.
212. Эдлефсен Н.Е. Термодинамика почвенной влаги. В кн. Термодинамика почвенной влаги / Н.Е. Эдлефсен, Б.С. Андерсон. – Л., Гидрометеизд., 1966. – С. 5–257.
213. Эйзенберг Д. Структура и свойства воды / Д. Эйзенберг, В. Кауцман. – Л., Гидрометеоиздат, 1975. – 280 с.
214. Энергетические аспекты устойчивости растений / В.Е. Петров, Н.Л. Лосева, Г.И. Пахомова и др.; науч. ред. И.А. Тарчевский. – Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1986. – 140 с.
215. Юлкевич В.Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита / В.Н. Юлкевич. – М., 1968. – С. 159.
216. Яценко-Хмелевский А.А., Лебедеенко Л.А. Эволюция водопроводящей системы высших растений. В кн.: Эволюция функций в растительном мире / А.А. Яценко-Хмелевский, Л.А. Лебедеенко. – Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. – С. 122–141.
217. Яшкичев В.И. Вода / В.И. Яшкичев. – М.: Агар, 1998. – 87 с.
218. Arnon O.I. Copper enzymes in isolated chloroplast. Polyphenol oxidase in *Beta vulgaris* / O.I. Arnon // Plant Physiol., 1949. – № 1. – P. 1–16.
219. Baiges I. Plant Aquaporins / I. Baiges, F. Schaffner, M. Affenzeller, A. Mas // Physiology Plantarum, 2002. – Vol. 115. – P. 175–182.
220. Baskin T.I. The cytoskeleton / T.I. Baskin // Biochem. And Mol. Biol. Of Plants., 2000. – P. 202–258.
221. Bradford Kent J. Water Stress and the Water Relations of Seed Development: A Critical Review / Kent J. Bradford //Crop Science, 1994. – Vol. 34. – № 1. P. 1–11.

222. Bradford M.M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of proteins utilizing the principle of protein – dye binding / M.M. Bradford // *Anal. Biochem.*, 1976. – Vol. 72. – P. 248–254.
223. Borgnia M. Cellular and Molecular Biology of the Aquaporin Water Channels / M. Borgnia, S. Nielsen, A. Engel, P. Agre // *Annu. Rev. Biochem.*, 1999. – Vol. 68. – P. 425–458.
224. Carvajal M. The Lipid Bilayer and Aquaporins: Parallel Pathways for Water Movement into Plant Cells / M. Carvajal, D.T. Cooke, D.T. Clarkson // *Plant Growth Regul.*, 1998. – Vol. 25. – P. 89–95.
225. Chamel A. Quantitative determination of water sorption by plant cuticles / A. Chamel, M. Pineri, M. Escoubes // *Plant Cell. Environ.*, 1991. – Vol. 14. – P. 87–95.
226. Chaplin M.F. The importance of cell water / M.F. Chaplin // *Science in Society*, 2004. – Vol. 24. – P. 42–45.
227. Chaumont F. Aquaporins constitute a large and highly divergent protein family in maize / F. Chaumont, F. Barrieu, E. Wojcik, M. Chrispeels, R. Jung // *Plant Physiol.*, 2001. – Vol. 125. – P. 1206–1245.
228. Clegg J.S. Intracellular water and the cytomatrix: some methods of study and current views / J.S. Clegge // *J. Cell Biol.*, 1984. – Vol. 99. – № 1. – P. 167–171.
229. De Groot B. The structure of the Aquaporin-1 Water Channel: A Comparison between Cryo-Electron Microscopy and X-Ray Crystallography / B. De Groot, A. Engel, H. Grubmüller // *J. Mol. Biol.*, 2003. – Vol. 325. – P. 485–493.
230. Derksen J. The plant cytoskeleton: its significance in plant development / J. Derksen, F.H.A. Wilnis, E.S. Pierson // *Acta Bot. Neerl.*, 1990. – Vol. 39. – № 1. – P. 1–18.
231. Giles K.L. Cellular and ultrastructural changes in mesophyll and bundle sheath cells of maize in response to water stress / K.L. Giles, M.F. Beardsell, D. Cohen // *Plant Physiol.*, 1974. – Vol. 54. – № 2. – P. 208.
232. Hirasawa T. Intense transpiration induces radial turgor pressure and water potential gradient in maize roots / T. Hirasawa, P. Richardson, A.D. Tomas // *Plant and Cell Physiol.*, 1999. – Vol. 40. – Suppl. – P. 69–76.
233. Ho M.W. Water and the cell. Eds. Pollack G.N., Cameron J.L., Weatley D.N. Springer, Dordrecht. – 2006. – P. 219–234.
234. Hshiao T.C. Plant responses to water stress / T.C. Hshiao // *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1973. – Vol. 24. – P. 519–570.
235. Javot H. The Role of Aquaporins in Root Water Uptake / H. Javot, C. Maurel // *Ann. Bot. (Lond.)*. – 2002. – Vol. 90. – P. 301–313.

236. Johansson I. The role of aquaporins in cellular and whole plant water balance // I. Johansson, M. Karlsson, V.K. Shukla, C. Larsson, P. Kjellbom // *Biochem. Biophys. Acta*, 2000. – Vol. 1465. – P. 324–342.
237. Kaldenhoff R. Significance of Plasmalemma Aquaporins for Water-Transport in *Arabidopsis thaliana* / R. Kaldenhoff, K. Grote, J. Zhu, U. Zimmermann // *Plant. J.* – 1998. – Vol. 14. – P. 121–128.
238. Keck R.W., Boyer I.S. Chloroplast response to low leaf water potentials / Keck R.W., Boyer I.S. – *Plant Physiol.*, 1974. – Vol. 53. – № 3. – P. 475–477.
239. Kjellbom P. Aquaporin and Water homeostasis in plants / P. Kjellbom, C. Larsson, I. Johansson, M. Karlsson, U. Johansson // *Trends Plant sci.*, 1999. – Vol. 4. – P. 308–314.
240. Laemmli U.K. Ceevage of structurae proteins during the assembly of the head of bacteriophage / U.K. Laemmli // *Nature*, 1970. – Vol. 4. – P. 680–685.
241. Morillon R. Osmotic water permeability of isolated vacuoles / R. Morillon, J.-P. Lassaless // *Planta*, 1999. – Vol. 210. – P. 80–84.
242. Moshelion M. Dynamic changes in the osmotic permeability of protoplast plasma membrane / M. Moshelion, N. Moran, F. Chaumont // *Plant Physiology*, 2004. – Vol. 135. – P. 2301–2317.
243. Park R.B., Sone P.V. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1971. – Vol. 22. – № 3. – P. 395.
244. Parker J. Protoplasmic resistance to water deficits. – In: *Water deficits and plants growth*. T.T. Kozlowski (ed.). – New York; London, 1972. – Vol. 3. – P. 125.
245. Raven J.A. The evolution of vascular plants in relation to quantitative functioning of dead water-conducting cells and stomata / J.A. Raven // *Biological reviews*. – 1993. – Vol. 69. – P. 61–94.
246. Remy W. New information on gametophytes and sporophytes of *Aglophyton* major and inferences about possible environmental adaptations / W. Remy, H. Hass // *Rewiev of palaeobotany and palynology*, 1996. – Vol. 90. – P. 175–193.
247. Santarius K., Ernst E. Das Verhalten von Hill-Reaktion und Photophosphorylierung isolierten Chloroplasten in Abhängigkeit vom Wassergehalt. Wasserentzug mithilfe Konzentrierten Lösungen. – *Planta*, 1967. – Bd, 73. – S. 91.
248. Sharafi R.J. Permeability for water and polar molecules / In: eds S.L. Bouting, J.J.H.H.M. de Pout – *Membrane transport*. – Amsterdam: Elsevier, 1981. – P. 29–60.
249. Shreiber L. Apoplastic barriers in root: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls / L. Shreiber, K. Hartmann, M. Skrabs, J. Zeier // *J. Exp. Bot.*, 1999. – Vol. 50. – P. 12167–1280.

250. Shreiber L. Water and solute permeability of plant cuticles. Springer-Verlag. Berlin. Heidelberg, 2009. – 294 p.
251. Siefritz F. The tobacco plasma membrane aquaporin NtAQP1 / F. Siefritz, A. Biela, M. Eskert, B. Otto, N. Uehlein, R. Kaldenhoff // *J. Exp. Bot.*, 2001. – Vol. 52. – P. 1953–1957.
252. Slavic B. Water stress in plants. Czechoclovakia Acad. Sci. – Prague, 1965.
253. Steudle E. Water uptake by plant roots: an integration of views / E. Steudle // *Plant and Soil.*, 2000. – Vol. 226. – P. 45–56.
254. Steudle E. How Does Water through Roots? / E. Steudle, C. Peterson // *J. Exp. Bot.*, 1998. – Vol. 49. – P. 775–788.
255. Sui H. Structural Basis of Water-Specific Transport through the AQP1 Water Chanel / H. Sui, B. Han, J. Lee, P. Walian, B. Jap // *Nature*, 2001. – Vol. 414. – P. 872–878.
256. Taleisnike E. Water retention capacity in root segments differing in the degree of exodermis development / E. Taleisnike // *Ann. Of Bot.* – 1999. – Vol. 83. – P. 19–27.
257. Tiwari S.C. Cytoskeleton and integration of cellular function in cells of higher plants // S.C. Tiwari, S.M. Wick, R.E. Williamson, B.E.S. Gunning // *J. Cell. Biol.*, 1984. – V. 99. – P. 63–69.
258. Tood G.W. Water deficits and enzymatic activity. – In: Water deficits and plants growth. – New York; London, 1972. – Vol. 3. – P. 177.
259. Tood G.W. Water deficits and plant growth, New York-London, Acad. Press, 1972. – 111, 176–216.
260. Tyerman S. Plant aquaporins: multifunctional water and solute channels with expanding roles / S. Tyerman, C. Niemietz, H. Bramlei // *Plant cell environ*, 2002. – Vol. 25. – P. 173–194.
261. Vaadia Y. Water use efficiency in water and salt stressed *Lycopersicon pennellii* and *L. esculentum* plants / Y. Vaadia // *Environ. Stress Plant: Biochem and Physiol. Mech: Proc. NATO Res.*, 1989. – Vol. 78. – P. 3–16.
262. Viechercova M. Changes in growth and transpiration under deficient and sufficient potassium supply / M. Viechercova // *Scr. fac. sci. natur. UJEP Brun.* – 1986. – Vol. 16. – № 2. – P. 85–96.
263. Viera da Salva. In: Response des Plantes aux facterus climatigues / Viera da Salva // *Acted Colloq. Upsala*, 1970, Unesco, 1973.
264. Wang Y. Molecular tarloring of famesylation for plant drought folerance and yield protection / Y. Wang, J.F. Ying, M. Kuzma et al. // *Plant J.*, 2005. – Vol. 43. – P. 413–424.

265. Warren Wilson J. Control of tissue patterns in normal development and in regeneration: positional controls in plant development / J. Warren Wilson, P.M. Warren Wilson / Cambridge: Univ. Press, 1984. – P. 225–280.

266. Widdas W.F. The surface energy of water: the largest but forgotten source of energy in biological systems / W.F. Widdas, G.F. Baker // *Cytobios*, 2001. – Vol. 106. – № 411. – P. 7–54.

267. Wiggins P.M. Role of water in some biological process / P.M. Wiggins // *Microbiological Reviews*, 1990. – Vol. 54. – P. 432–449.

268. Zimmermann H.M. Chemical composition of apoplastic transport barriers in relation to radial hydraulic conductivity of corn roots (*Zea mays* L.) / H.M. Zimmermann, K. Hartmann, L. Schreiber, E. Steudle // *Planta*, 2000. – Vol. 210. – P. 302–311.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Вадим ДУДКА, генеральный директор
компании «АгроАнализ», г. Каховка, Украина
газета «Поле августа», январь 2013 г.

Эффективное управление поливом: принципы, расчеты, методы



Основной ограничивающий фактор

Каждому агроному-практику хорошо знаком один из основополагающих законов земледелия – закон минимума, который гласит: «Величина урожая ограничивается тем фактором, который в данном случае находится в минимуме». Список всех факторов, влияющих на урожайность, достаточно длинен (это и свет, и тепло, и обеспеченность каждым элементом питания), но для южных областей Украины и России (а в последние годы нередко и для средней полосы), для Сибири и Казахстана все чаще таким фактором становится влага.

$$ET_0 = \frac{0.408\Delta(R_n - G) + \gamma \frac{900}{T + 273} u_2 (e_s - e_a)}{\Delta + \gamma(1 + 0.34u_2)}$$

Рис. 1. Уравнение Пенмана – Монтейта

Ученые и агрономы-практики постоянно ищут пути хоть как-то решить эту проблему. Выводят засухоустойчивые сорта и гибриды, ведут поиск оптимальных сроков и обработки почвы, и способов посева. Именно эта проблема стала основным стимулом для внедрения технологии No-till, однако самым радикальным способом обеспечения оптимальной влажности почвы на протяжении всего периода вегетации растений может быть только орошение. И потому ежегодно растут площади орошаемых земель, увеличиваются продажи у компаний – поставщиков систем полива, растет также стоимость воды (ибо увеличение спроса на любой ресурс или продукт всегда ведет к повышению цен на них).

В этой ситуации нужно всерьез беспокоиться о том, чтобы росли и доходы тех, кто на этих землях работает.

Но достичь этого можно только одним путем – получением максимально возможных урожаев. А согласно второму закону земледелия (закону оптимума), максимальный урожай достигается не при максимальном значении любого из факторов, а при оптимальном. Иными словами, «перелить столь же опасно для растений, сколь и недолить». Полив – важнейший и мощнейший инструмент формирования урожая в зонах недостаточного увлажнения, и точное грамотное его использование может стать главным ключом к кардинальному повышению урожайности культуры.

Управление поливом, по сути своей, сводится к решению двух задач: «сколько поливать?» и «когда поливать?». Как найти точные ответы на эти вопросы?

Сколько поливать?

Главной задачей полива является удовлетворение потребности растений в воде. Они используют ее по-разному. Вода расходуется непосредственно в процессе фотосинтеза, выполняет транспортную функцию, но наибольшее количество воды растениями используется на транспирацию. Ежедневно с каждого гектара испаряется очень много кубометров воды (и в процессе транспирации, и непосредственно с поверхности почвы). И для поддержания относительно стабильной влажности почвы мы должны это испарение компенсировать. А значит, нам нужно посчитать – сколько кубометров воды испаряется в данное время в среднем за день с гектара и выдавать на поле соответствующие количества воды. Посчитать это возможно.

Первым научился это делать в 1948 году Говард Пенман. Он разработал уравнение, которое позволяет рассчитать суточное испарение воды с открытой водной поверхности, исходя из данных о температуре, влажности воздуха, ско-

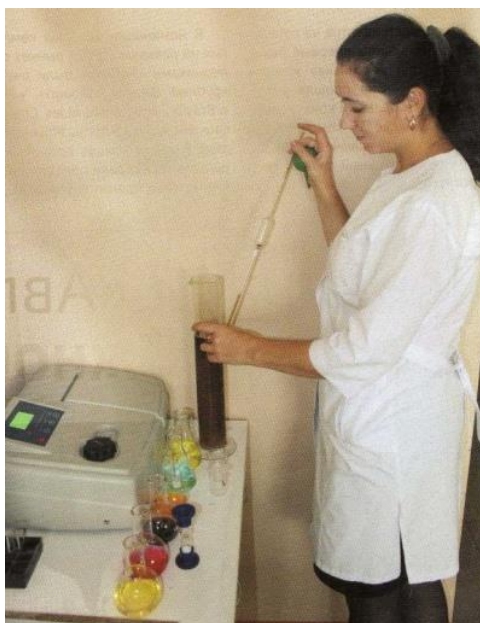
рости ветра и интенсивности солнечной радиации. А в 1990 году ФАО (Продовольственная и сельскохозяйственная организация ООН) утвердила новый стандарт – расчет эталонного суммарного испарения по уравнению Пенмана – Монтейта (рис. 1), которое на основе тех же погодных параметров позволяет рассчитать, сколько влаги испаряется в данных погодных условиях с гектара травы высотой 12 см. Тогда же были разработаны коэффициенты по культурам, которые позволяют пересчитать этот показатель для каждого конкретного вида наших растений.

Скажем откровенно, агрономам вряд ли стало от этого легче. Ибо постоянно фиксировать целый ряд погодных параметров, да потом еще и производить столь сложные расчеты вряд ли покажется реальным. Все радикально изменилось с появлением цифровых автоматических метеостанций. Большинство этих системных устройств (по сути своей это узкоспециализированные компьютеры) умеют не только самостоятельно фиксировать десятки видов погодных данных, но и рассчитывать суммарное испарение по Пенману – Монтейту. На рисунке 2 приведен скриншот программы “Phytograph”, на котором видно, как система сама не только рассчитала испарение за каждый день, но и выразила его графически и таблично. Остается только просуммировать эти цифры за период от последнего полива, отнять осадки (если они были) и умножить все это на коэффициент по культуре (справочные данные по этому вопросу наиболее полно изложены в книге «Основы фитомониторинга», О.А. Ильницкий. Херсон: Айлант, 2005). А разделив полученное число на количество дней, получим среднесуточное значение.

И это уже несложно. Пользуясь таким оборудованием, каждый агроном или гидротехник может быстро, точно и без затруднений определить среднесуточную потребность своих растений в воде. При этом ему совершенно не нужно знать это сложнейшее уравнение, достаточно того, что его знает программа.

Вот зачем нужны цифровые метеостанции в хозяйствах! Вот зачем их стоит покупать и устанавливать на поля! И окупаться эти инвестиции будут не только стоимостью сэкономленной воды, но и прибавкой урожая, полученной за счет более верных решений о поливной норме.

Этот метод апробирован во многих странах мира и сегодня является основным для агрономов. И все же он недостаточно точен. Ибо «коэффициент культуры» – это всегда условность. Интенсивность транспирации нашего гектара может зависеть не только от погодных данных, но и от схемы посадки, особенностей сорта... Как более точно узнать, сколько воды сегодня требуется нашим растениям? Надежнее всего – спросить у самих растений. Это тоже несложно при наличии соответствующего инструмента.



Проведение гранулометрического анализа почвы для определения предельной влагоемкости, наименьшей влагоемкости и влажности завядания

Вот уже много лет на наших полях мы используем станции фитомониторинга «Phytech». Они представляют собой комплект датчиков, которые крепятся на самих растениях и непрерывно производят измерения биометрических показателей культуры. Ассортимент датчиков достаточно большой, но в практике открытого грунта наиболее широко используются три из них: датчик температуры листа, датчик роста плода и датчик диаметра стебля.

Датчик температуры листа

Нередко агроном, читая о биологических особенностях культуры в справочнике, видит там строки вроде: «при температуре 32 °С пыльца данной культуры становится стерильной, а при 35 °С рост прекращается вообще». Читает агроном и не может понять: ведь летом у нас температура нередко зашкаливает и за 45 °С! А рост и опыление каким-то образом происходят...

Все дело в том, что решающее значение имеет вовсе не температура воздуха, а температура самого растения. Растение умеет регулировать свою температуру. Основной механизм этой терморегуляции – транспирация. И механизм этот будет работать исправно, если в зоне корневой системы достаточно влаги, а проводящая система растения в порядке и не поражена болезнями. Таким образом, температура листа – важный показатель не только обеспеченности влагой, но и здоровья сосудистой системы растений.

Датчик диаметра стебля

Эти измерения также могут о многом нам рассказать. На рисунке 3 отражен график изменения диаметра стебля в сопоставлении с влажностью почвы. На графике видно, что стебель ежедневно растет, при этом его диаметр увеличивается ночью и уменьшается днем. Это как раз и связано с высокой интенсивностью транспирации в дневное время. Так вот, именно амплитуда этих суточных колебаний является ключевым критерием для оценки необходимости полива, ибо, чем больше разница между дневным и ночным диаметром стебля, тем больший дефицит воды испытывает растение.

Кроме того, если отследить по верхним точкам этой волнистой линии динамику нарастания стебля, то можно увидеть реакцию растения на полив. Если после полива скорость роста стебля увеличилась, значит, мы имеем выраженную реакцию на него и нам стоит подумать об увеличении поливной нормы. Незначительные изменения говорят о том, что полив оптимален, а замедление роста стебля свидетельствует однозначно – перелив!

Датчик роста плода

Без преувеличения, самый важный из датчиков. Так как для многих культур именно он позволяет «спросить» у растения – что ему нужно и в каком количестве.

Как это происходит на практике? Такие датчики ставятся в двойном комплексе (основной и контрольный участки). После этого мы формулируем вопросы, например, «а правильно ли я посчитал по Пенману поливную норму? Не стоит ли ее немного увеличить?» и на основном участке выдаем увеличенную норму, а на контрольном поливаем строго по Пенману. А дальше просто сравниваем динамику роста плода. В каком варианте получен больший прирост – тот вариант и применим на всем поле. И так день за днем, любое решение мы можем сначала проверить на этих участках.

И тогда наши решения становятся безошибочными, ибо динамика роста плода – это и есть динамика формирования урожая. Многие фермеры, годами использующие эти системы, настолько освоили работу с ними, что по размеру плода могут ежедневно знать, сколько тонн продукции на гектаре у них ужеросло. Подобный пример я видел в саду, где фермер хорошо знал и густоту стояния, и среднее количество плодов на дерево, и отношение диаметра плода к его массе для своего сорта, и другие показатели.

Сравнивать можно не только данные с основного датчика с контролем. Важно также наблюдать динамику в развитии (замедлился рост плода или ускорился, если замедлился, можно разобраться – почему, накладывая данные друг на друга). На рисунке 4 показано, как сопоставление динамики роста плода позволяет оценить правильность режимов полива (замедление роста плода после полива означает перелив, резкое возрастание скорости – сигнал к пересмотру режима орошения в сторону увеличения).

Как работают такие системы? Каждые 20 минут рипитеры снимают показания датчиков и периодически отправляют их на сервер для обработки. И мы получаем возможность в буквальном смысле слова видеть, как формируется наш урожай. А значит – и влиять на процесс его формирования путем коррекции режимов полива, подкормок, да и вообще любых операций по уходу за растениями. Реакция культуры – абсолютный и безупречный критерий оценки правильности принимаемых нами агрономических решений.

Но вернемся к вопросам управления поливом. Итак, по уравнению Пенмана – Монтейта мы рассчитали среднесуточную потребность нашего поля в воде (с учетом коэффициента культуры), далее, просмотрев динамику роста плода и амплитуду суточных колебаний диаметра стебля, мы уточнили эти цифры и определились с полной уверенностью, что на данном поле наша культура требует в среднем 60 м^3 воды в сутки.

Как поливать?

Теперь возникает вопрос – и как нам эти «кубы» выдать? Было бы заманчиво в виде ежедневных поливов. Каждый день по 60 кубометров, постоянное поддержание влажности почвы на оптимальном уровне, разве плохо? Плохо. Ибо излишняя частота полива даже на капельном орошении приводит к тому, что поверхность почвы постоянно влажная, а это способствует обострению проблем с болезнями, да и технически это гораздо сложнее – ежедневно открывать – закрывать множество задвижек. А на дождевании вообще даже предлагать такой режим полива нелепо.

Гораздо проще поливать периодически. Выдавать ту же среднесуточную потребность 60 кубометров на 1 га в виде полива раз в два дня по 120 кубометров или раз в три дня по 180... Вот только ошибиться тут тоже нельзя. Потому что степень влажности почвы характеризуется тремя важнейшими показателями: предельная влагоемкость, наименьшая влагоемкость и влажность завядания.

Предельная влагоемкость – неприемлемое состояние для растений, это состояние почвы, когда и поры, и капилляры в ней заполнены водой, почва ли-

шена воздуха, необходимого для корневой системы. Влажность завядания – вторая крайность, в этом состоянии воздух наполняет не только поры, но и большую часть капилляров, и растения не могут влагу из почвы, проявляют признаки устойчивой потери тургора.

Наименьшая влагоемкость (НВ), это идеальное состояние почвы, когда поры ее наполнены воздухом, а капилляры – водой, корневая система сбалансированно обеспечена и воздухом, и влагой. Именно поэтому, описывая потребности культуры в воде, в справочниках пишут, например, «не менее 80 % НВ». А какова НВ на вашем поле? Кто-то ее измерял? Все дело в том, что для каждого типа почвы этот показатель разный. И зависит он в первую очередь от механического состава почвы (соотношение частиц разного размера, составляющих твердую фракцию почвы).

На рисунке 5 графически изображены потенциальные запасы продуктивной влаги в почвах различного механического состава. Важно обратить внимание не только на то, насколько разное значение имеет НВ для разных видов почвы, но и на различия в диапазоне между НВ и влажностью завядания. На глинах и песках этот диапазон очень узок. Именно на таких почвах мы вынуждены поливать часто, поскольку периодические поливы даже при точном расчете поливной нормы будут приводить к тому, что состояние влажности завядания в день перед поливом будет резко сменяться состоянием предельной влагоемкости после него.

А вот разновидности почв в центре диаграммы позволяют нам поливать не столь часто, при этом сохраняя влажность почвы в оптимальных диапазонах. Как определить – где на этой диаграмме ваша почва? Это тоже несложно. Нужно просто провести гранулометрический анализ почвы. Только не методом «вылепливания шариков и шнурков из почвы», а серьезными лабораторными измерениями, в результате которых появятся конкретные цифры – содержание в нашей почве частиц песка, глины и ила. И эти цифры мы введем в несложную компьютерную программу «калькулятор гидрологических свойств почвы» (скриншот программы на рис. 6).

Эта программа и рассчитает все ключевые показатели – и предельную влагоемкость, и НВ, и влажность завядания. Важно знать, что гранулометрический состав почвы достаточно стабилен и, в отличие от агрохиманализа, его не нужно измерять ни ежегодно, ни даже раз в пять лет. Результаты такого анализа и рассчитанные показатели свойств почвы вам пригодятся на десятилетия.

Гранулометрический анализ также позволяет правильно определиться и с водовыливом наших систем орошения. Принцип все тот же – почвы разного

механического состава имеют различную фильтрационную способность, и водовылив капельниц никак не должен превышать скорость впитывания воды почвой, иначе на ее поверхности будут образовываться лужи, и вместо капельного орошения получится, в лучшем случае, полив по бороздам.

Все принципы управления поливом здесь рассматривались на примере капельного орошения. Но это вовсе не значит, что на дождевании что-то происходит принципиально иначе. Выбирая себе оросительное оборудование «Кубань» или «Бауэр», точно так же нужно сначала изучить свою почву. А чтобы правильно подобрать спринклеры по типу и производительности, запуская эти поливные машины в работу, следует рассчитывать поливную норму по Пенману-Монтейту. Любой полив требует точного расчета на основе достоверных и точных данных о состоянии почвы, погодных параметрах и потребности культуры. Только такая точность позволяет реализовать тот огромный потенциал прибавки урожая, который дает нам полив в засушливые годы.

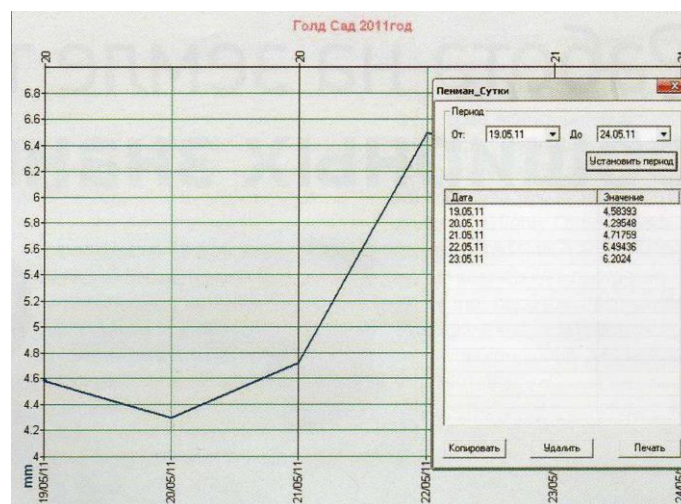


Рис. 2. Расчет суточного (эталонного) испарения по Пенману-Монтейту, выполнен программой «Phytograph»

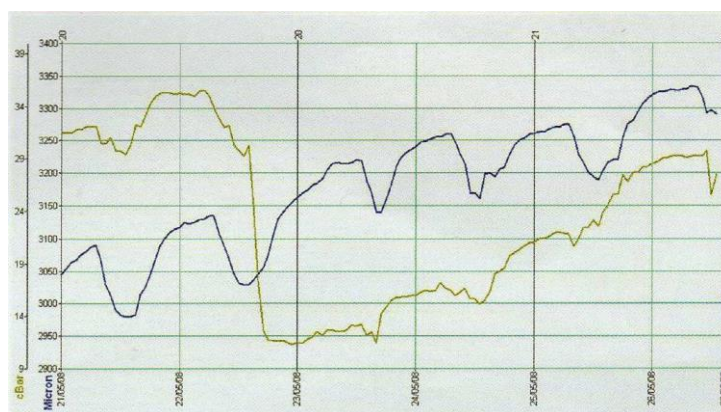


Рис. 3. Диаметр стебля в сопоставлении с влажностью почвы

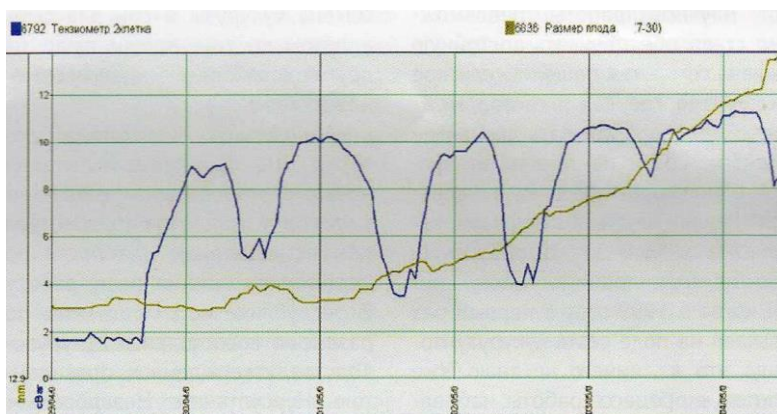


Рис. 4. Сопоставление динамики роста плода и влажности почвы

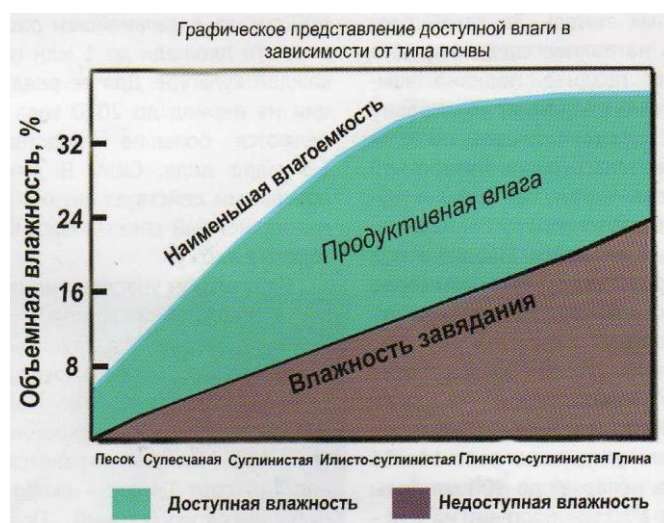


Рис. 5. Потенциальный запас продуктивной влаги в почвах

Калькулятор гидравлических характеристик почвы

Содержание песка%	59	0	0
Содержание глины%	23	0	0
	<input type="button" value="Рассчитать"/>	<input type="button" value="Рассчитать"/>	<input type="button" value="Рассчитать"/>
Содержание ила%	18		
Механический состав почвы (Канадская система классиф.)	Sandy Clay Loam		
Влажность завядания (см³ воды/см³ почвы)	0.14		
Наименьшая влагоемкость (см³ воды/см³ почвы)	0.24		
Плотность почвы (г/см³)	1.42		
Полная влагоемкость (см³ воды/см³ почвы)	0.46		
Коэффициент фильтрации (см/час)	0.52		
Доступная влага (см³ воды/см³ почвы) (в пахотном слое почвы)	0.1		1.21

Рис. 6. Калькулятор гидрологических свойств почвы

**Казанская школа исследователей
водного режима растений**



Выдающиеся «водники растений» А.М. Алексеев и Н.А. Гусев



**Алексей Михайлович Алексеев
(23.05.1893–02.05.1971)**

Основателем казанской физиологической школы водного обмена растений является заслуженный деятель науки РСФСР и ТАССР профессор Алексей Михайлович Алексеев. Алексей Михайлович Алексеев родился 23 мая 1893 года в Казани. В 1917 году окончил Казанский университет и был оставлен профессорским стипендиатом на кафедре физиологии и анатомии растений. В 1938 году защитил докторскую диссертацию «Физиологические основы влияния засухи на растения», в этом же году ему присвоено звание профессора. С 1932 года до конца жизни заведовал кафедрой физиологии растений Казанского университета. По совместительству с 1946 г. заведовал сектором ботаники в Биологическом институте Казанского филиала Академии наук СССР, а с 1954 по 1960 г. – директор института.

А.М. Алексеев – выдающийся физиолог растений, родоначальник широко известной казанской школы физиологов растений. Его исследования посвящены изучению водного режима растений и его связи с обменом веществ при воздействии различных условий внешней среды, в основном – засухи. А.М. Алексеевым разработана новая концепция изучения водного режима растений с позиций термодинамики и введено понятие об активности воды и ее парциальном химическом потенциале. Водный режим растений рассматривался в качестве ингредиента обмена веществ и структуры цитоплазмы растительных клеток. Это положение легло в основу дальнейших исследований структурно-метаболической роли воды в жизни растений, оказавших большое влияние на направленность работ физиологов растений страны. Исследования А.М. Алексеева обобщены в монографиях «Водный режим растений и влияние на него засухи» (Казань, 1948) и «Влияние минерального питания на водный режим растений» (М., 1957). Им была прочитана лекция памяти К.А. Тимирязева.

Под руководством А. М. Алексеева защищено более 20 кандидатских диссертаций, среди его учеников 4 доктора наук и 1 академик (И.А. Тарчевский).

А.М. Алексеев – Заслуженный деятель науки РСФСР и Татарской АССР, награжден орденом Ленина и медалью Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.



Николай Андреевич Гусев
(7.07.1911–3.07.1987)

Николай Андреевич Гусев родился 7 июля 1911 года в Казани. В 1934 году окончил Казанский государственный университет. В 1957 году защитил докторскую диссертацию. Профессор, Заслуженный деятель науки РСФСР и Татарской АССР. С 1941 по 1943 г. был на фронте. С 1946 года до конца жизни

работал в Казанском институте биологии Казанского филиала Академии наук СССР сначала в должности старшего научного сотрудника, затем директора и заведующего лабораторией физиологии растений (1960–1975 гг.), заведующего лабораторией водного режима (1975–1987 гг.).

Н.А. Гусев был одним из ведущих специалистов в стране в области изучения водного режима растений. Им успешно развивалось представление о водообмене как о важном ингредиенте обмена веществ, взаимосвязанном с другими сторонами обмена, что дает возможность направленного воздействия на водообмен с целью регуляции физиологических процессов, а в конечном итоге – устойчивости и продуктивности растений. Под влиянием его работ широко распространилось исследование интенсивности водоотдачи клетками как показателя устойчивости растений к действию неблагоприятных факторов.

Широкую известность получили результаты его исследований, посвященных выяснению особенностей взаимосвязи водного режима с фотосинтезом и минеральным питанием растений.

Н.А. Гусев был инициатором внедрения в исследования физиологов растений института физических методов исследования (ЯМР, ЭПР, инфракрасной и диэлектрической спектроскопии).

Н.А. Гусевым опубликовано около 100 научных работ, в том числе 8 монографий. Его книга «Некоторые закономерности водного режима растений» впоследствии была переиздана в Китае. Под руководством Н.А. Гусева защищено 15 кандидатских диссертаций, 5 его учеников стали докторами наук.



Д.б.н., профессор И.Г. Сулейманов

**Выдвинул представление о зависимости гидратации белков
от окислительно-восстановительных условий внутриклеточной среды
и о значении воды для активности ферментов дыхания**



**Академик РАН Тарчевский И.А. –
глава казанской школы физиологов и биохимиков растений.
Выдвинул и обосновал концепцию неспецифических изменений
фотосинтетического метаболизма углерода при стрессе**



**Научный руководитель аспирантки Пахомовой В.М.
д.б.н, профессор, исследователь водно-солевого
и энергетического обмена растений
Гордон Лев Хаймович**



**Исследователь биофизики водного режима растений
д.б.н., профессор кафедры ботаники и физиологии растений,
лауреат медали им. А.С. Макаренко, Заслуженный деятель науки РФ,
Самуилов Ф.Д.**



**Д.б.н., профессор Хохлова Л.П.
Изучена роль цитоскелета в регуляции водообмена растений**



Д.б.н., профессор А. А. Зялалов

Открыл калий-циркуляционный механизм поглощения воды корнем, выдвинул и доказал энергетическую эффективность транспирации, положение о положительном характере отклонения давления водяного пара, разработал концепцию об автономной водной среде и освоении растениями суши



Д.б.н., профессор Ф.Г. Каримова

Исследовала роль аденилатциклазной сигнальной системы в регуляции трансмембранного транспорта воды и ионов в клетках растений



Д.ф-м.н., профессор Федотов Владимир Дмитриевич
Впервые показал, что микродинамические параметры воды
в биологических системах близки к таковым в чистой воде.
Эти результаты способствовали коренному изменению взглядов
большинства исследователей на роль взглядов большинства
исследователей на роль воды в живых системах



Д.б.н., профессор Великанов Г.А.
Исследовал механизмы транспорта воды через клеточные мембраны
и механизмы регуляции водообмена у клеток в высших растениях
в связи с функционированием систем трансмембранного переноса ионов
и переносом ионов по плазмодесмам



Д.ф-м.н., профессор Анисимов А.В.

Отработана модель симпластного радиально-аксиального транспорта водных растворов в растениях; методом ядерного магнитного резонанса установил факт массового аксиального тока воды по симпласту; описал взаимосвязь структуры и функции межклеточных контактов – плазмодесм как элемента осмотического двигателя водных растворов



**Пахомова Галина Ивановна
(6.12.1924–13.12.2011)**

**Из книги Л.П. Хохловой. Физиология растений
в Казанском университете / Л.П. Хохлова; науч. ред. О.А. Тимофеева. –
Казань: Казан. ун-т, 2013. – 398 с. (с дополнением авторов)**

Галина Ивановна Пахомова – кандидат биологических наук, доцент, ученица профессора А.М. Алексеева и его бессменный помощник в течение мно-

гих лет (1951–1971), заведующая кафедрой физиологии растений Казанского государственного университета (1973–1980). Родилась в семье служащих в 1924 г. в Ульяновске. Дед по материнской линии – протоирей Петр Чесноков, захороненный в православном некрополе рядом с храмом Ярославских Чудотворцев на Арском кладбище г. Казани. В годы Великой Отечественной войны все пять лет Галина Ивановна проработала на оборонном заводе, успев за это время сдать экзамены за десятый класс средней школы. Награждена медалями «За доблестный труд в Великой Отечественной войне 1941–1945 гг.» и «Тридцать лет Победы в Великой Отечественной войне 1941–1945»). После окончания войны в 1945 г. Г.И. Пахомова поступила на биологический факультет Казанского университета и была зачислена на кафедру физиологии растений и микробиологии. Под руководством А.М. Алексеева ею были выполнены курсовая и дипломная работы, касающиеся влияния водного дефицита на процессы роста и динамику устьичных щелей яровой пшеницы. После окончания университета в связи с выделением единицы лаборанта по научной работе Г.И. Пахомова с 1951 г. стала сотрудником кафедры и продолжила исследования, начатые еще в студенческие годы.

К этому времени в трудах А.М. Алексеева были подведены итоги работ по основному направлению кафедры – созданию теоретических основ водного режима растений – и были намечены дальнейшие перспективы изучения водного режима, что требовала новых методических подходов, и прежде всего с использованием физических методов, к изучению состояния воды, структурированности протоплазмы и свойств ее высокополимерных компонентов. Г.И. Пахомова участвовала в налаживании контактов и проведении совместных исследований с физиками университета по применению метода диэлектрической спектроскопии.

В начале 1960-х гг. Г.И. Пахомова включилась в выполнение предложенной А.М. Алексеевым темы по выяснению стимуляторов роста на водный режим и физико-химические свойства белков и цитоплазмы растений, которая явилась основой ее кандидатской диссертации. Разработка этого вопроса была связана с тем, что в те годы в связи с интенсификацией сельского хозяйства в растениеводстве стали применяться различные органические соединения (фитогормоны, органические кислоты, производные нефти) для предпосевной обработки семян или опрыскивания растений с целью повышения их урожайности.

По данным Г.И. Пахомовой, объяснение действия исследуемых ею стимуляторов роста (НРВ, аденин, урацил) следует искать в неспецифических изменениях состояния протоплазмы, обусловленных структурными модификаци-

ями высокополимерных компонентов и протоплазменной воды, приводящими к повышению структурированности всей системы протоплазмы. Полученные данные позволили предположить, что влияние стимуляторов роста на растения связаны с конформационными изменениями белков цитоплазмы – нуклеопротеидов – механизм их действия сходен с аллостерическими эффекторами. Результаты этих исследований по физико-химическим основам влияния стимуляторов роста на растения были доложены на Международных симпозиумах по стимуляции растений в Болгарии. В 1966 г. Г.И. Пахомова стала ассистентом, а в 1969 г. – доцентом кафедры физиологии растений и микробиологии. Несколько позднее, в 1975 г., вышла из печати ее монография «Физиологические основы воздействия стимуляторов роста на растения», в которой было обосновано положение о значении фитогормонов как активных регуляторов водного баланса растений путем изменения проницаемости клеток для воды в двух направлениях – из клетки и в клетку.

В период заведования кафедрой физиологии растений Г.И. Пахомова большое внимание уделяет выпуску учебной литературы по водному обмену растений. Впервые в нашей стране в 1980 г. в издательстве КГУ печатается учебное пособие Г.И. Пахомовой и В.К. Безуглова «Водный режим растений». Авторами был освещен большой материал, имеющийся в литературе, о структуре и свойствах чистой воды, о связи их с функциями воды в растительных клетках, тканях и органах. Рассмотрены вопросы о состоянии воды в протоплазме, влиянии водного обмена на физиологические процессы, механизмы передвижения воды по растению (поступлению в корень, движение по корню и стеблю, перемещение в листьях, транспирация). Особое место уделено различным методам изучения водного обмена, прежде всего физическим.

Спустя почти десять лет, в 1989 г. публикуется в центральном издательстве «Наука» коллективная монография «Водный обмен растений» под редакцией академика И.А. Тарчевского и доктора биологических наук В.Н. Тарчевского и доктора биологических наук В.Н. Жолкевича (заведующего лабораторией водного обмена Института физиологии растений им. К.А. Тимирязева АН СССР). Авторами являлись ведущие ученые в области водного режима растений из академических институтов и вузов Москвы, Казани, Киева (В.Н. Жолкевич, Н.А. Гусев, А.В. Капля, Г.И. Пахомова, Н.В. Пильщикова, Ф.Д. Самуилов, П.С. Славный, И.Г. Шматько).

В книге на современной основе анализируется развитие учения о водообмене растений, рассматриваются вопросы структуры и физико-химических свойств воды, ее состояния в растительной клетке, термодинамических показа-

телей состояния воды в растении, водообмена клеток и его регуляции, транспорта воды в растении, влияния водного режима на метаболизм и продуктивность растений, экологии и эволюции водообмена. Данная монография не только уникальное научное издание, но, по существу, наиболее полный учебник по водному обмену растений.

Использование в физиологии растений в 50–70-е гг. XX в. достижений смежных дисциплин приносило в теорию водного режима при интерпретации результатов физиологического эксперимента много новых терминов. В биологической литературе появилась неоднозначная терминология для объяснения физиологии водного режима растений, использовались разные единицы измерения показателей водообмена, что затрудняло их восприятие, и возникла необходимость пересчета полученных данных. Это послужило основанием для написания Г.И. Пахомовой «Словаря терминов по водному режиму растений», который дополнял учебное пособие по водному режиму растений. В нем расшифрованы термины, встречающиеся в научных статьях, монографиях и используемые в лекциях при чтении этого курса. Словарь включает термины, относящиеся к пониманию роли воды в процессе обмена веществ растений и коррелятивных взаимодействиях организма со средой.

В 1982 г. в издательстве Казанского университета под редакцией профессора Н.А. Гусева и Г.И. Пахомовой выходит второе учебное пособие «Методы исследования водообмена растений». В этом методическом пособии описаны методы, разработанные и применяемые сотрудниками Казанского института биологии КФ АН СССР, кафедры физиологии растений КГУ, Института фотосинтеза АН СССР (Пушино-на-Оке) и Тимирязевской сельскохозяйственной академии. В пособии представлены как традиционно используемые в практике физиологических исследований методы (рефрактометрический, компенсационный, психометрический и др.), так и новые – ЯМР, ИК-спектроскопия, калориметрия, микрофотография. Авторы большое внимание уделили теоретическому обоснованию применения каждого метода для изучения водного режима растений. Продолжая развивать термодинамический подход к изучению водного обмена растений, Г.И. Пахомова совместно с Д.В. Пахомовым впервые на кафедре применили метод низкотемпературной калориметрии, который позволяет исследовать в растительных тканях процесс кристаллизации воды (содержание замерзающей воды), отражающий ее состояние. Интересными представляются и попытки, предпринятые Г.И. Пахомовой, с целью применения для изучения состояния воды в клеточных структурах таких методов, как измерение низкочастотной электропроводности в клеточных оболочках и метод ЭПР с использо-

ванием спинового зонда для изучения микровязкости водной среды растительных объектов. К сожалению, после ухода Г.И. Пахомовой на пенсию (1986 г.) эти работы не были продолжены.



**А.М. Алексеев и его бессменный помощник
и ученица Г.И. Пахомова**

Практически все указанные ученые казанской школы водного режима вложили часть себя в становление д.б.н., профессора Пахомовой В.М. в период многолетней работы в Казанском институте биохимии и биофизики КНЦ РАН. Низкий поклон свекрови Пахомовой Г.И. за мудрость в наших непростых отношениях... Особая благодарность научному руководителю в аспирантские годы Л.Х. Гордону, а также И.А. Тарчевскому, который, будучи директором института дал «добро» на поступление Пахомовой В.М. в аспирантуру, и в лаборатории которого она проработала без малого 10 лет.

**Фотохроника научно-педагогической деятельности и личной жизни
Пахомовой Г.И.
Казанский университет и жизнь Пахомовой Г.И. неразделимы!**



Казанский университет в середине 20 в.



**Студентка кафедры физиологии растений КГУ Пахомова Г.И.
(в верхнем ряду слева) с профессором Ливановым Н.А.**



Ассистент кафедры физиологии растений КГУ Пахомова Г.И.



**Пахомова Г.И. и выдающийся физиолог растений, выпускник
и аспирант кафедры ботаники и физиологии растений
Казанского сельскохозяйственного института Карпилов Ю.С.**



**Пахомова Г.И., Карпилов Ю.С. и Горелова З.П.
(преподаватель кафедры физиологии растений КГУ)
во дворе главного здания КГУ**



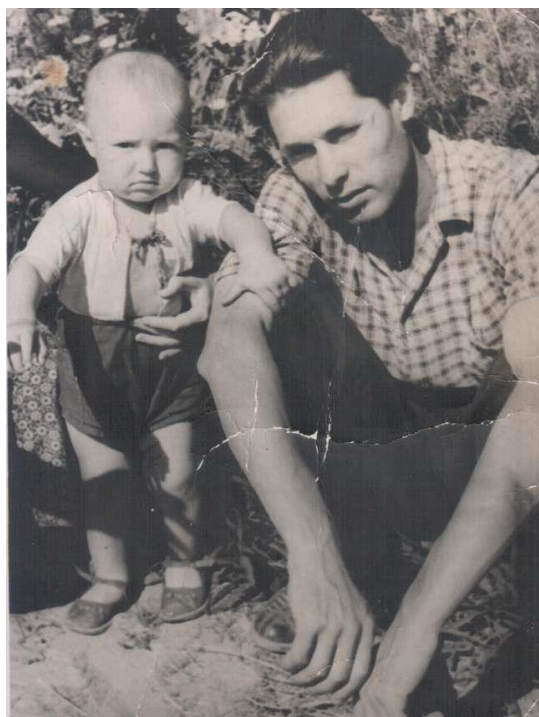
**Корифеи физиологии растений.
Пахомова Г.И. в третьем верхнем ряду справа**



**Зав. каф. физиологии растений КГУ Пахомова Г.И.
с директором Института биологии КФ АН СССР Тарчевским И.А.
и зав. лаб. водного режима растений Гусевым Н.А.
на встрече с японским коллегой**



**Первые шаги сына Г.И. Пахомовой Д.В. Пахомова
рядом с папой Пахомовым В.И. (верхнее фото)
и д.б.н., профессором кафедры физиологии
растений КГУ (в настоящее время академиком РАН)
И.А. Тарчевским (нижнее фото)
на биостанции в Обсерватории, 1960 г.**



Там же с папой



**Пахомов Д.В. на кафедре физиологии растений КГУ
в преподавательской комнате уже рядом с книгами
по физиологии растений**



**Пахомов Д.В. с преподавателем кафедры физиологии растений
КГУ Гореловой З.П.**



**Пахомова Г.И. и сын Пахомов Д.В.
С мамой в университет!**



**С мамой (в центре), сотрудниками кафедры и студентами
при выполнении научной работы на биостанции
в Обсерватории**



**Г.И. Пахомова на биостанции
в Обсерватории с мужем Пахомовым В.И.
и преподавателем кафедры физиологии растений КГУ
Сияновой Н.С.**



**Пахомов Д.В. на опытном участке кафедры физиологии растений КГУ на биостанции в Обсерватории.
Первые научные шаги**



«Научный» урожай удался!



Пахомов Д.В. с сотрудниками биофака КГУ на демонстрации



Д.В. Пахомов уже рядом с приборами кафедры физиологии растений КГУ



После защиты диссертации мамы

АВТОРЫ



**Пахомова Валентина Михайловна, д.б.н., профессор,
дважды лауреат Золотой медали им. К.А. Тимирязева
за выдающиеся работы в области физиологии и биохимии растений
и Государственной научной стипендии РАН
для выдающихся ученых, эксперт Рособнадзора
и научно-технической сферы Минобрнауки РФ,
Почетный работник сферы образования РФ.
Награждена нагрудным знаком Минобрнауки и науки РТ
«За заслуги в образовании»**



**Пахомов Дмитрий Викторович,
физиолог растений, исследователь водного и энергетического обмена,
агробиотехнолог по выращиванию растений в гидро- и аэропонной
культуре, специалист-практик по капельному поливу растений, автор
3 монографий и ряда статей в центральной и зарубежной печати
(на конференции в г. Нижний Новгород)**



Даминова Аниса Илдаровна, к.с.х.н., доцент
Награждена Почетными грамотами Минсельхозпрода РТ
и Минобрнауки РТ



Кузнецова Наталия Анатольевна, к.б.н.



Галияхметов Ильдар Валияхметович, к.с.-х.н.

Пахомова Валентина Михайловна

Пахомова В.М. прошла следующие этапы научно-педагогического становления: аспирантура в Казанском институте биологии КНЦ РАН (1981–1985 гг.), младший научный сотрудник (1985–1988 гг.), а затем научный сотрудник (1988–1994 гг.) этого же института, старший научный сотрудник Ботанического сада при Казанском государственном университете (1994–1997 гг.), доцент кафедры ботаники и физиологии растений Казанской государственной сельскохозяйственной академии (1997–1998 гг.), заведующая этой же кафедрой (1998–2012 гг.) Казанского государственного аграрного университета (бывшей КГСХА), профессор кафедры биотехнологии, животноводства и химии Казанского ГАУ (с 2013 г. по настоящее время).

Пахомова В.М. – известный специалист в области физиологии и биохимии растений, автор 250 публикаций, в том числе 17 монографий, 44 учебно-методических изданий, из которых 24 учебных пособий (4 с грифом УМО), около 60 научных статей в журналах (рецензируемых ВАК, в зарубежной печати, WoS), 1 патента на изобретение.

Среди основных монографий такие, как «Модели стрессовых воздействий и общебиологические закономерности». Казань: КГСХА, 1999. 150 с.; «Неспецифический адаптационный синдром биосистем и общие закономерности реактивности клеток». Казань: Изд-во КГУ, 2000. 177 с.; «Биология экстремального состояния растительных клеток». Казань: Изд-во КГУ, 2001. 107 с.; «Устойчивость и защита растений при оптимизации минерального питания. Казань, 2008 г. 212 с.; «Агро- и биотехнологические основы выращивания растений в условиях гидро- и аэропонной культуры». Казань, 2011. 308 с.; «Руководство по организации агроэкологического мониторинга, производства и сертификации экологически безопасной сельскохозяйственной продукции в условиях техногенеза». Уфа, 2013. 256 с.; «Хелатные микроудобрения: практика применения и механизм действия». Казань, 2014. 344 с.; «Вода в растениях: регуляция функций и механизмы засухоустойчивости», Казань, 2022.

Среди основных учебных пособий такие, как «Основы фитострессологии» (1999 г.), «Сельскохозяйственная биотехнология» (2004 г., с грифом УМО), «Микроорганизмы в растениеводстве и биотехнологии» (2006 г., с грифом УМО), «Клеточная и генная инженерия растений» (2007 г., с грифами Минсельхоза РФ и УМО), «Экологическая безопасность в сельском хозяйстве» (2008 г.), «Биологические науки в подготовке бакалавров и магистров аграрного образования» (2012); «Физиология и биохимия растений в послевузовском

профессиональном образовании» (2012); «Биобезопасность при производстве сельскохозяйственной продукции» (2021).

Научная работа Пахомовой В.М. находит поддержку на международном, всероссийском и региональном уровнях в виде грантов Международного научного фонда в области точных наук (ISSEP, 1994 г.), Международной Соросовской образовательной программы в связи с присвоением звания «Соросовский доцент» (1997 г.) и «Соросовский профессор» (2001 г.), фонда НИОКР Академии наук Республики Татарстан (2002–2006 г.), Российского фонда фундаментальных исследований (2003–2006 г.), а также Государственной научной стипендии РАН для выдающихся ученых (научная область – общая биология и биологические проблемы сельского хозяйства, 2000–2003 гг.). С 2001 по 2006 г. являлась Ученым секретарем докторского диссертационного совета. В настоящее время Пахомова В.М. – член Общества физиологов растений России и Нью-Йоркской академии наук. Включена в 16 выпуск “Who’s Who in the World” (1999 г).

В 2006 г. Пахомова В.М. удостоена Россельхозакадемией Золотой медали им. К.А. Тимирязева за выдающиеся работы в области физиологии и биохимии растений. В 2015 г. за заслуги в аграрном образовании и науке награждена Золотыми медалями К.А. Тимирязева и Е.Ф. Лискуна, учрежденными Российским государственным аграрным университетом – МСХА имени К.А. Тимирязева. В 2017 г. Минобрнауки РФ присвоено звание «Почетный работник сферы образования РФ». В 2019 г. награждена нагрудным знаком Минобрнауки РТ «За заслуги в образовании».

В 2007 г. Пахомова В.М. прошла научно-педагогическую стажировку в аграрном колледже г. Чемсфорд (Великобритания) и международной языковой школе г. Лондона при поддержке гранта Правительства РТ (с получением международных сертификатов). В 2009 и 2015 гг. прошла повышение квалификации в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева по темам «Современные требования к разработке магистерской программы “Сельскохозяйственная биотехнология”» и «Современные проблемы физиологии и биохимии растений», в 2013 г. – Казанском национальном исследовательском технологическом университете по программе «Правовые основы высшего и послевузовского профессионального образования в условиях членства в ВТО» и в Казанском ГАУ по программе «Конструирование образовательного процесса в высшей школе на основе ФГОС ВПО», в 2014 г. – в Казанском ГАУ по программе «Компетентностный подход и современные образовательные технологии в реализации систем обеспечения качества высшего образования», в 2014 г. – в Казанском (Приволж-

ском) федеральном университете по программе «Современная биология и основы индивидуального здоровья человека».

В 2012–2016 гг. являлась экспертом Росаккредагентства, с 2014 г. по настоящее время – федеральный эксперт научно-технической сферы Минобрнауки РФ.

Пахомова В.М. является ежегодным участником конференций различного уровня. Под ее руководством защищены 3 кандидатские и подготовлена 1 докторская диссертации.

Пахомовой В.М. установлены неспецифические и специфические характеристики экстремального состояния растительных клеток, разработаны методы диагностики стрессового состояния и резервного потенциала растений, проведен скрининг и предложен способ применения стресс-лимитирующих соединений анаболического, антиоксидантного и мембранотропного механизма действия, повышающих устойчивость и урожайность сельскохозяйственных культур и качество сельскохозяйственной продукции.

Пахомова В.М. с общебиологических позиций на основе изучения проблемы адаптации растений к экстремальным условиям существования обосновала защитно-адаптивное значение состояния физиологической депрессии клеток в условиях стресса, образование в ходе катаболизма полифункциональных соединений, обладающих стресс-лимитирующим действием и регулирующих анаболические процессы клеток в стадии резистентности, описала общие закономерности функционирования биосистем в условиях голодания, разработала теоретические основы использования отсеченных корней растений как простой и удобной модели изучения патологического стресса биосистем, сформулировала принцип детерминированности физиологического состояния клеток и их реактивности от структурно-функционального состояния мембран и степени энергизации клеток, разработала современную концепцию стресса и адаптивных стратегий живых систем. Ею впервые получены данные о возможности развития кетоза растительных тканей в условиях голодания и предложена его экспресс-диагностика, о возможности перехода митохондрий в клетках растений в стрессовое состояние и регуляции стресс-рекции клеток растений с помощью универсальных адаптогенов. Данные, полученные Пахомовой В.М. при использовании адаптогенов, дают возможность решать важные задачи практического растениеводства, в первую очередь такие, как регуляция основных физиологических функций растений (фотосинтеза, дыхания, минерального питания и др.) при неблагоприятных условиях возделывания сельскохозяйственных культур. Проведена диагностика резервного потенциала ряда сортов пшеницы

различных экотипов к экстремальным условиям существования. Данные получены с применением манометрического, микроэлектродного, спектрофотометрического, радиоизотопного и микрокалориметрического методов, пламенной фотометрии, микроспектральных измерений клеток, метода культуры тканей и др.

Получены достоверные результаты о повышении устойчивости (в том числе засухоустойчивости и устойчивости к комбинированному стрессу) и урожайности с/х культур путем оптимизации их минерального питания через некорневые подкормки хелатными формами микроудобрений марки ЖУСС. Данные микроудобрения введены в Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации.

Проведено комплексное изучение физиолого-биохимических механизмов действия этих препаратов при некорневой подкормке яровой пшеницы на разных уровнях организации растений (клеточно-тканевом, организменном и популяционном) в лабораторных (модельных) и полевых опытах и с применением различных методов исследования (манометрического, микроскопического, морфометрического, спектрофотометрического, электрофоретического, денситометрического, ВЭЖХ, пламенной фотометрии, атомно-абсорбционной спектроскопии, электронной микроскопии, индуцированного мутагенеза, цитогенетического метода и др.). **Авторами установлено, что разработанные препараты являются полифункциональными соединениями, проявляющими ростстимулирующее, адаптогенное, мембраностабилизирующее, регуляторное, протекторное, антимуtagenное и др. действия. Активизация ростовых и продукционных процессов в значительной мере обусловлена** изменением энергетических процессов клеток (за счет снижения дыхания поддержания и фотодыхания, стимуляции дыхания роста и фотосинтетической деятельности, в том числе и интенсивности истинного фотосинтеза), усилением активности нитратредуктазы и донорно-акцепторных отношений между органами, **оптимизацией водного статуса растений (снижения транспирации и увеличения вододерживающей способности клеток)**, увеличения общей адсорбирующей и рабочей (деятельной) поверхности корней, зоны корневых волосков по отношению к общей длине корней и их поглотительной активности. Важно, что фотосинтетическая деятельность яровой пшеницы оценивалась по таким показателям, как хлорофилльный индекс, хлорофилльный фотосинтетический потенциал, ассимиляционное число и др. Данные показатели предложены ведущей научной школой РФ под руководством академика Тарчевского И.А. для более точной оценки фотосинтетической деятельности колосовых злаков.

Зарегистрировано количественное изменение ряда растворимых белков в клетках листьев и корней (наибольшее увеличение характерно для полипептидов с молекулярной массой 94 и 145 кД, содержание полипептидов с М.м. 13–66 кД уменьшалось по сравнению с контрольным вариантом). Высказано положение о том, что обработка вегетирующих растений препаратами микроэлементов может выступать в качестве абиогенных элиситоров и приводить к «включению» защитных сигнальных систем клеток. Показано, что некорневая обработка пшеницы препаратами ЖУСС приводит к обогащению вегетативной массы и зерна микроэлементами, увеличению содержания суммы незаменимых аминокислот (до 28 %), снижению содержания в клетках вегетативных органов «агрессивных» форм кислорода (перекиси водорода и супероксиданионрадикала), продуктов перекисного окисления липидов (малонового диальдегида), тяжелых металлов (свинца, кадмия, никеля хрома, ртути и мышьяка) и радионуклидов (цезия и стронция), что повышает качество сельскохозяйственной продукции и снижает риск развития аллергических, онкологических, желудочно-кишечных и др. заболеваний человека и животных.

Проведение электрофоретического анализа спектра запасных белков (проламина) семян анализируемых образцов показало отсутствие качественных различий между вариантами опыта, что свидетельствует об отсутствии изменений в кодируемых областях генома при обработке растений препаратами ЖУСС. При этом не менялись и технологические показатели качества зерна (натура, стекловидность, массовая доля сырой клейковины и др.). Не наблюдалось также изменений в ультраструктуре клеток листьев и корней под действием ЖУСС. Известно, что при различных воздействиях на клетки наиболее демонстративны изменения их функциональной активности, а не субстанциональные изменения.

Установлено, что одним из наиболее выраженных эффектов ЖУСС является антистрессорный эффект (повышение общей, неспецифической устойчивости), в основе которого лежит антиоксидантное действие в связи с активизацией антиоксидантных ферментов (супероксиддисмутазы, пероксидазы, каталазы).

Максимально эффективное действие обработки вегетирующих растений препаратами ЖУСС проявляется при неблагоприятных условиях существования (в том числе при засухе 2010 г.) в связи со снижением поглотительной активности корней в условиях действия экологических стресса. Установлена ключевая роль четырех микроэлементов (меди, марганца, цинка и железа) в регуляции устойчивости растений в экстремальных условиях существования. **Повышение засухоустойчивости растений при действии ЖУСС авторы свя-**

зывают с оптимизацией параметров водного статуса растений и метаболическими изменениями – увеличением количества ряда водорастворимых белков (их более высокая гидрофильность обуславливает повышенное содержание наиболее прочно связанной воды).

Статистический и дисперсионный анализы ряда морфологических параметров растений яровой пшеницы показали повышение однородности посева за счет уменьшения размаха фенотипической изменчивости признаков. Последнее наряду с увеличением значений морфологических параметров при некорневом внесении микроудобрений положительно отражаются на урожайности.

Доказано, что антистрессорный эффект ЖУСС имеет пролонгированное действие (последствие), обусловленное антиоксидантным эффектом в связи с кумулятивным эффектом микроэлементов препаратов в семенах. По мнению авторов, антиоксидантное действие ЖУСС лежит и в основе их антимуtagenного действия.

Разработана интегральная схема положительного действия и последствия данных полифункциональных составов.

В настоящее время разработанные авторами полифункциональные хелатные микроудобрения находят применение в Республике Татарстан, Пензенской, Воронежской, Оренбургской областях, Ставропольском крае на площади до 1,0 млн. га. Новые микроудобрения испытаны в Республике Беларусь, Туркмении, Германии, Китае. В Республике Беларусь они зарегистрированы.

В последние годы особое внимание уделяется скринингу веществ, обладающих антиоксидантным действием, и изучению механизма их действия. Пахомовой В.М. развито новое направление в растениеводстве – теоретическое обоснование практического использования препаратов антиоксидантного механизма действия с целью повышения краткосрочной и пролонгированной стрессоустойчивости и стабилизации наследственного аппарата клеток растений. Изучено действие липосомальных форм антиоксидантов при производстве продукции животноводства.

**ПРОФЕССИОНАЛЬНОЕ СТАНОВЛЕНИЕ
АВТОРОВ В ФОТОГРАФИЯХ**



**Дипломники Института фотосинтеза и почвоведения
КФ АН СССР (г. Пущино-на-Оке)**

Пахомова В.М. и Пахомов Д.В., 1981 г.

**В 1980–1981 гг. Пахомова В.М. училась по индивидуальному плану
в Пущинском филиале МГУ.**

Начало совместного научного и жизненного пути



Аспирантка Казанского института биологии КФ АН СССР

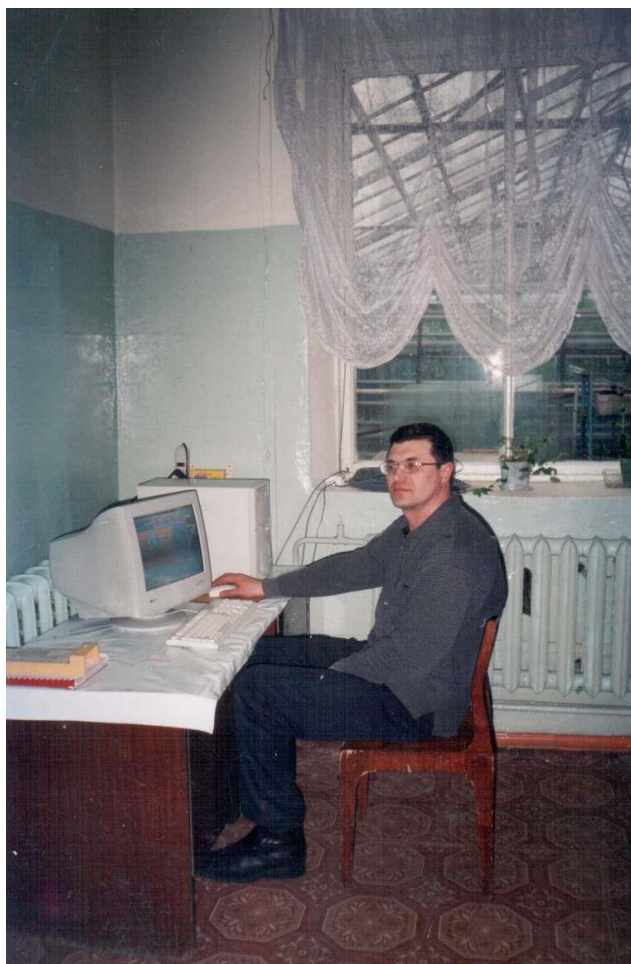
Пахомова В.М., 1981 г.



**Студент кафедры физиологии растений КГУ Пахомов Д.В.
(на заднем плане слева)**



**Кафедра физиологии растений КГУ, 1986 г.
Ассистент кафедры физиологии растений КГУ Пахомов Д.В.
(во втором ряду в центре) с доцентом Пахомовой Г.И.
(в первом ряду третья слева). Зав. каф. физиологии растений
Петров В.Е. (второй слева) – выпускник Казанского
сельскохозяйственного института (КСХИ)**



**Пахомов Дмитрий Викторович,
технолог, зам. начальника цеха № 6
агропредприятия «Майский»,
2001 г.**



В теплице агрокомбината «Майский»



**Старший научный сотрудник Ботанического сада КГУ
Пахомова В.М.
с директором д.б.н., профессором (выпускником КСХИ)
Черновым И.А. и зам. директора, к.б.н. Куликовым Ю.А., 1996 г.**



**Здание старейшего агрономического факультета
Казанского государственного аграрного университета
на Ферме-2 после капитального ремонта
вновь готово к работе!**



Начало трудного пути в ВУЗе. Как наивны мы были...



Профессор Пахомова В.М. (слева) в составе ГАК на защите дипломных работ студентов агрофака



**Выполнение научной работы всегда доставляло много радости!
Научная работа кафедры связана с яровой пшеницей,
а значит, с хлебом на столе –
ВЕЛИЧАЙШИМ ИЗОБРЕТЕНИЕМ ЧЕЛОВЕЧЕСТВА!**





**Один из первых выпусков зав. кафедрой ботаники
и физиологии растений Пахомовой В.М. (в центре)**



**На линейку в День знаний становись!
Как молоды мы были...**



**Ученый секретарь докторского диссертационного совета
при КГСХА профессор Пахомова В.М., 2000–2005 гг.**



**Ученый секретарь докторского диссертационного совета
при КГСХА профессор Пахомова В.М. (справа)
и технический секретарь Филиппова Е.А., 2001 г.
готовят документы в ВАК Минобразования РФ**



**На защите кандидатской диссертации Даминовой А.И.
в 2006 г. – первой ученицы научной школы
профессора Пахомовой В.М.**



**Диссертационный совет в составе Ученого секретаря
докторского диссертационного совета и научного руководителя
Пахомовой В.М. в одном лице голосует единодушно!**



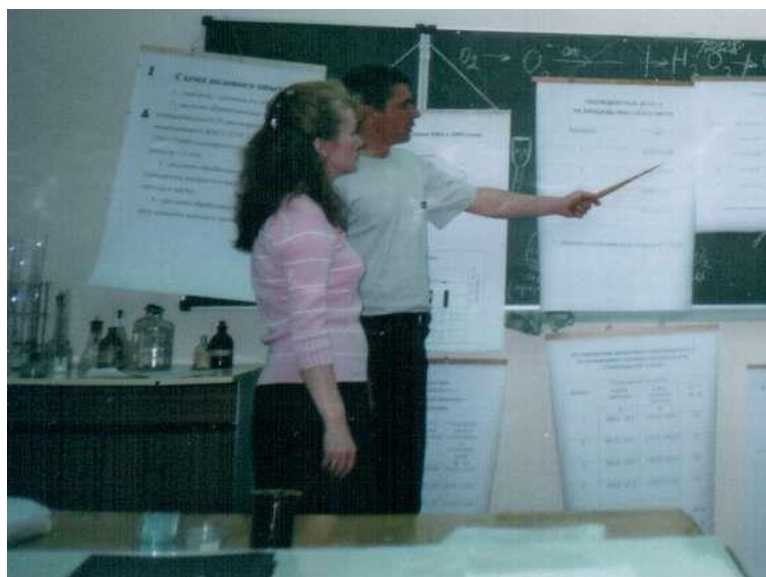
Зав. кафедрой ботаники и физиологии растений профессор Пахомова В.М. обсуждает с доцентами Прохоренко Н.Б. (слева) и Бунтуковой Е.К. (в центре) учебную работу



Профессор Пахомова В.М. со своей научной школой обсуждает итоги очередного эксперимента



**Проф. Пахомова В.М. (слева) со своей первой дипломницей
в Казанском ГАУ**



**Профессор Пахомова В.М. проводит предзащиту
с дипломниками кафедры**



Подарок от кафедры в день рождения В.М. Пахомовой



**Научный руководитель профессор Пахомова В.М. (стоит слева)
и кафедра поздравляет с днем рождения аспиранта Галияхметова И.В.
Прекрасные воспоминания!
Остановись мгновение...**



**Профессор Пахомова В.М.
в первый 5-летний срок заведования
кафедрой ботаники и физиологии растений, 1998–2002 гг.**



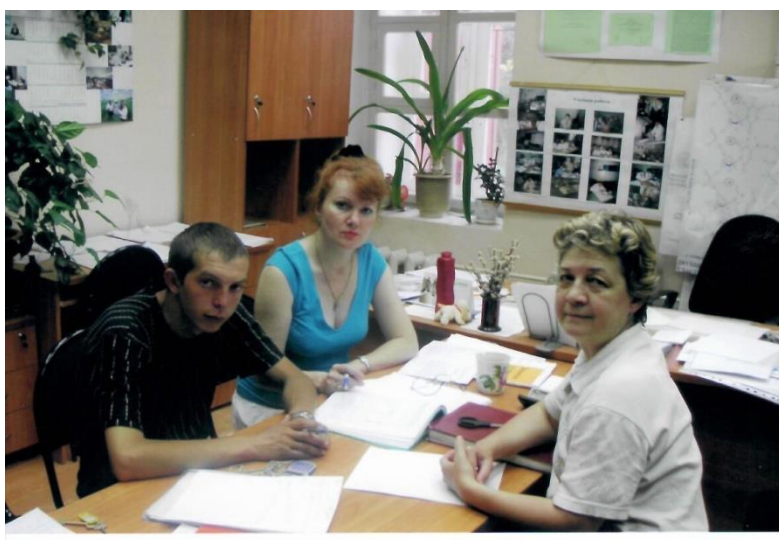
Во второй 5-летний срок заведования, 2003–2007 гг.



В третий 5-летний срок заведования, 2008–2012 гг.

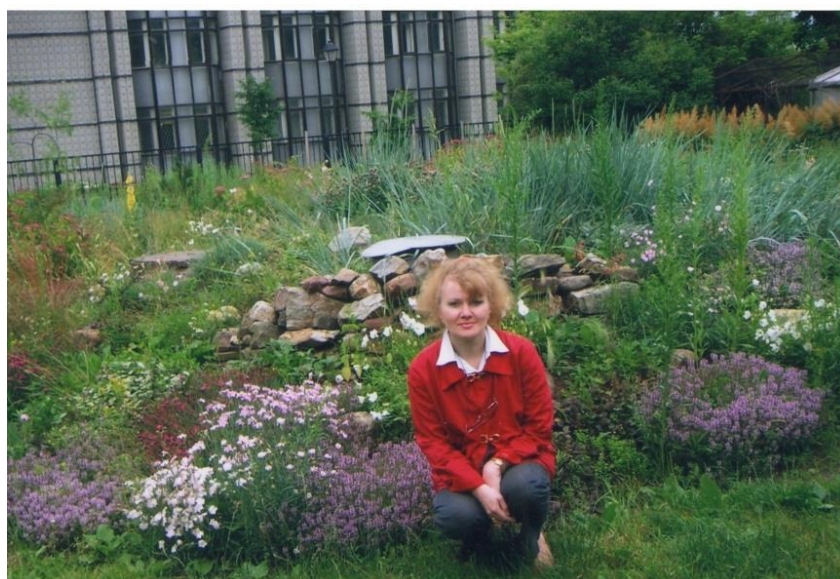


Готовимся к защите аспиранта Галияхметова И.В.



Работаем, коллеги!

**Проф. Пахомова В.М. на повышении квалификации
в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева, 2009 г.**





**Поздравление ректора Файзрахманова Д.И.
с международным женским днем, 2013 г.**



**Зав. кафедрой ботаники и физиологии растений КазГАУ
Пахомова В.М.
на занятии по физиологии и биохимии растений**



**На стажировке в сельскохозяйственном колледже
г. Чемсфорд (Великобритания) с проректором
по учебной работе Яруллиным М.Г.
и начальником отдела международных отношений
Шмелевой О.Б.**



Стажировка в Великобритании, 2007 г.



**Золотая медаль им. К.А. Тимирязева
за выдающиеся работы по физиологии
и биохимии растений, 2007 г.**



Общая победа!!!



Последний звонок студентов агрофака, 2009 г.



**Ассистент и соискатель кафедры ботаники и физиологии
Кузнецова Н.А. (научный руководитель Пахомова В.М.)
на занятии по физиологии растений, 2009 г.**



**Пахомова В.М. (в центре)
и декан агрофака Амиров М.Ф. на встрече с сотрудником
Министерства сельского хозяйства РФ Скороходовой Н.В., 1999 г.**



Перед зданием агрофака с коллегами по кафедре



**Научная работа кафедры ботаники и физиологии растений
в полевых условиях под руководством Пахомовой В.М.**



Некорневая обработка пшеницы микроудобрением ЖУСС-2



**Аспирантка Кузнецова Н.А.
(научный руководитель – проф. Пахомова В.М.)
инспектирует полевой опыт, 2009 г.**



**Модельный эксперимент с аспиранткой Даминовой А.И.,
2005 г.**



Готовность к «полевому экзамену» № 1!

РОССИЙСКАЯ ФЕДЕРАЦИЯ



ПАТЕНТ

НА ИЗОБРЕТЕНИЕ

№ 2358429

**СОСТАВ ДЛЯ СТИМУЛИРОВАНИЯ РОСТА И
РАЗВИТИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР**

Патентообладатель(ли): *Общество с ограниченной
ответственностью Научно-производственная фирма
"ТОРС" (RU)*

Автор(ы): *с.м. на обороте*

Заявка № 2007149594

Приоритет изобретения 28 декабря 2007 г.

Зарегистрировано в Государственном реестре
изобретений Российской Федерации 20 июня 2009 г.

Срок действия патента истекает 28 декабря 2027 г.

*Руководитель Федеральной службы по интеллектуальной
собственности, патентам и товарным знакам*



Б.П. Симонов

Авторы: Гайсин Ильгиат Ахатович (RU),
Реут Валерий Иванович (RU),
Сагитова Римма **Авторы** Надыровна (RU),
Гилязов Мингали Юсупович (RU),
Кудашкин Михаил Иванович (RU),
Пахомова Валентина Михайловна (RU)



**На опытном поле преподаватели кафедры
Нижегородцева Л.С., Даминова А.И., Бунтукова Е.К.**



**Аспирантка Даминова А.И.
(научный руководитель – Пахомова В.М.)**



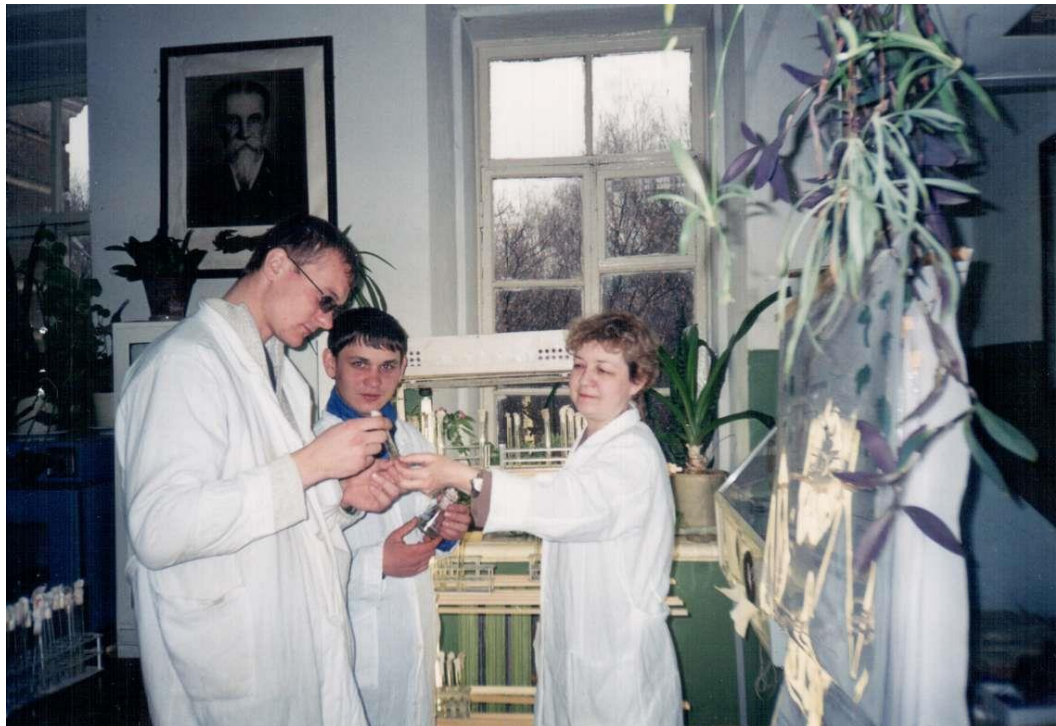
**Аспирант кафедры ботаники и физиологии растений КазГАУ.
Научный руководитель – Пахомова В.М.,
научный консультант – Гайсин И.А.**



**Аспиранты кафедры ботаники и физиологии растений
Хабиров Р.Н. и Галияхметов И.В. (справа)
за выполнением научной работы.
Научный руководитель – профессор Пахомова В.М.**



Доц. Даминова А.И. на занятии по ботанике



**Доц. Бунтукова Е.К. на занятии
по сельскохозяйственной биотехнологии**



**На юбилее Казанского института биохимии и биофизики (КИББ)
КНЦ РАН с исследователем водного обмена растений,
к.б.н. Ионенко И.Ф. (дочерью Самуилова Ф.Д.), 1995 г.
В институте Пахомова В.М. (слева) закончила аспирантуру
с защитой диссертации и работала с 1981 по 1994 г.**



**Там же (слева направо) с
директором КИБиБ КНЦ РАН Федотовым В.Д.,
академиком РАН, академиком-секретарем отделения
физико-химической биологии РАН,
директором Института биоорганической химии
им. академиков М.М. Шемякина и Ю.А. Овчинникова,
зав. каф. физиологии растений КГУ д.б.н.,
профессором Хохловой Л.П.
и начальником отдела координации и развития
научных исследований Министерства образования
и науки РТ, к.б.н. Газизовым И.С.**



Там же с зав. каф. агрохимии и почвоведения КГУ

Григоряном Б.Р.

**На заднем плане директор Волжско-Камского
природного государственного биосферного заповедника**

Горшков Ю.А.



Д.б.н., проф., зав. лаб. механизмов роста растительных клеток

**КИББ КНЦ РАН (в настоящее время председатель
Казанского отделения Общества физиологов России)**

Горшкова Т.А. (слева)

**и Ученый секретарь Казанского института биохимии
и биофизики КНЦ РАН, к.б.н. Карпилова И.Ю.**

(справа) на этом же юбилее



Кафедра ботаники и физиологии растений КазГАУ, 2012 г.



**Проф. каф. биотехнологии, животноводства и химии
Пахомова В.М., 2013 г.**

В 2013 г. в связи с резким сокращением штатов в КазГАУ, к сожалению, кафедра ботаники и физиологии растений прекратила свое существование. Проф. Пахомова В.М. и доц. Даминова А.И. вошли состав новой кафедры, созданной путем объединения сокращенных штатов кафедр ботаники и физиологии растений, общей химии и технологии производства и переработки продуктов животноводства



Кафедра биотехнологии, животноводства и химии (БЖиХ), 2013 г.



**Новые вызовы времени – годовая аудиторная нагрузка
профессора Пахомовой В.М. 900 ч.**



Надо много думать, чтобы выжить в новых условиях работы...



**Научно-педагогическая деятельность
и вал бумажной документации несовместимы**

На аккредитационной экспертизе



**в Саратовском аграрном университете
Посещение музея Н.И. Вавилова**



**в Обнинском институте атомной энергетики
(ИАТЭ НИЯУ МИФИ)
Посещение первой в РФ атомной станции**



**в Балтийском федеральном университете
Куршская коса – объект всемирного наследия**



**в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева
Посещение вивария**



Празднование 100-летнего юбилея агрофака (2019 г.)



На посту! Время неумолимо.....



**Вручение нагрудного знака Минобрнауки РТ
«За заслуги в образовании», 2019 г.**



Учимся жить и работать в условиях пандемии, 2020 г.



В музее агрофака, 2021 г.



**Д.б.н., проф. Пахомова В.М.
и к.с.-х.н., доцент Даминова А.И., 2021 г.
20 лет вместе!**



**25 лет напряженной работы д.б.н., проф. Пахомовой В.М.
в Казанском ГАУ,
как один ДЕНЬ ИЗВЕСТНОГО ЛИТЕРАТУРНОГО ГЕРОЯ....**



Незабываемая зима 2022 г. в преддверии 100-летия ВУЗа



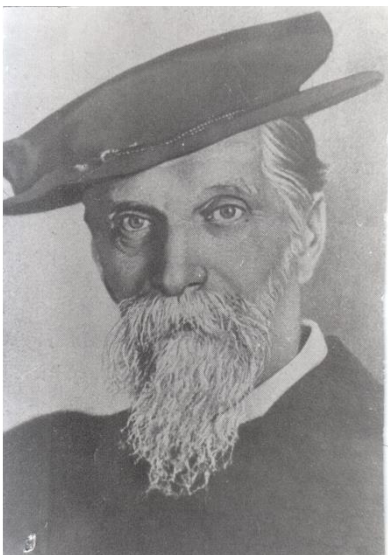
**То, что стоит обязательно запомнить...
Рядом с агрофаком старинный сквер.**



**Жизнь должна быть в гармонии с природой!
Этим и займусь на заслуженном отдыхе...**

НЕМНОГО ЛИРИКИ. А КАК БЕЗ НЕЕ?...

*«...Материя возникла из борьбы,
как явствуют преданья старины.
Мир создан был для мебели, дабы
создатель мог взглянуть со стороны
на что-нибудь, признать его чужим,
оставить без внимания вопрос
о подлинности. Названный режим
матери не обещает роз,
но гвозди. Впрочем, если бы не гвоздь,
все сразу же распалось бы, как есть,
на рейки, перекладины. Ваш гость
не мог бы, при желании, присесть.
Составленная из частей, везде
вещь держится в итоге на гвозде».*



Иосиф Бродский, 1987 г.

«Только пепел знает, что значит сгореть дотла.

Но я тоже скажу, близоруко взглянув вперед:

не все уносимо ветром, не все метла,

широко забирая по двору, подберет.....»

1986 г.

*«Меня упрекали во всем, кроме погоды,
и сам я грозил себе часто суровой мздой.*

Но скоро, как говорят, я сниму погоны

и стану просто одной звездой»....

1994 г.

В.М. Пахомова

**К 90-летию ВУЗа: «Физиология и биохимия растений
в Казанском государственном аграрном университете
(история становления и развития)».**

Неопубликованная статья в газете КазГАУ «Колос».

**Кто-то решил закрыть кафедру, и статья об ее успехах была,
увы, не ко времени...**

*Многие думают, что университет – это известные стены,
для наполнения которых существуют отдельные штаты.
Нет, университет – это живой организм. Живую душу в этот
организм вносят живые люди и никакие сооружения, никакие
роскошные обстановки не заменят того, что дает энергия
и заразительный пример, пример преданного науке,
талантливого преподавателя» (К.А. Тимирязев. Спб, 1901 г.)*

Становление физиологии и биохимии растений как науки началось с основателя казанской физиологической школы водного обмена растений Заслуженного деятеля науки РСФСР и ТАССР профессора Алексея Михайловича Алексеева. Алексей Михайлович Алексеев родился 23 мая 1893 года в Казани. В 1917 году окончил Казанский университет и был оставлен профессорским стипендиатом на кафедре физиологии и анатомии растений. В 1938 году защитил докторскую диссертацию «Физиологические основы влияния засухи на растения», в этом же году ему присвоено звание профессора. С 1932 года до конца жизни заведовал кафедрой физиологии растений Казанского университета. По совместительству с 1937 по 1949 г. проф. А.М. Алексеев заведовал ка-

федрой ботаники и физиологии растений КСХИ, с 1946 г. – сектором ботаники в Биологическом институте Казанского филиала Академии наук СССР, а с 1954 по 1960 г. работал директором этого института.

А.М. Алексеев – выдающийся физиолог растений, родоначальник широко известной казанской школы физиологов растений. Его исследования посвящены изучению водного режима растений и его связи с обменом веществ при воздействии различных условий внешней среды, в основном – засухи. А.М. Алексеевым разработана новая концепция изучения водного режима растений с позиций термодинамики и введено понятие об активности воды и ее парциальном химическом потенциале. Водный режим растений рассматривался в качестве ингредиента обмена веществ и структуры цитоплазмы растительных клеток. Это положение легло в основу дальнейших исследований структурно-метаболической роли воды в жизни растений, оказавших большое влияние на направленность работ физиологов растений страны. Исследования А.М. Алексеева обобщены в монографиях «Водный режим растений и влияние на него засухи» (Казань, 1948) и «Влияние минерального питания на водный режим растений» (М., 1957). Им была прочитана лекция памяти К.А. Тимирязева.

Под руководством А.М. Алексеева защищено более 20 кандидатских диссертаций, среди его учеников 4 доктора наук и 1 академик (И.А. Тарчевский). А.М. Алексеев – Заслуженный деятель науки РСФСР и Татарской АССР, награжден орденом Ленина и медалью Всесоюзной сельскохозяйственной выставки.

Следующий важный этап в развитии физиологии и биохимии растений в Казанском сельскохозяйственном институте – КСХИ (ныне КазГАУ) связан с именем выдающегося ученого Юрия Соломоновича Карпилова, который в 1953 г. окончил КСХИ и в 1957 г. поступил в очное отделение аспирантуры КСХИ.

К этому времени в научном мире уже были достаточно хорошо известны методические и экспериментальные достижения группы американских ученых под руководством Мэлвина Кальвина. Американские коллеги ввели в практику биологических исследований при изучении фотосинтетического метаболизма радиоактивный углерод и весьма эффективную по тем временам хроматографию низкомолекулярных веществ на бумаге. С другой стороны, в Советском Союзе к концу 50-х гг. началось широкое внедрение кукурузы. Эти два обстоятельства сыграли, по-видимому, не последнюю роль в том, что Юрий Соломонович занялся исследованиями фотосинтетического метаболизма именно этого растения. Использовать в полном объеме новейший по тем временам метод

«меченного» углерода Карпилов смог благодаря сотрудничеству с лабораторией биофизики Казанского государственного университета, руководимой тогда Игорем Анатольевичем Тарчевским (ныне академиком РАН).

Молодому аспиранту были поставлены исследовательские задачи как фундаментального, так и прикладного характера. Необходимо было изучить влияние уменьшения листовой поверхности растения и уровня азотного питания на фотосинтез и продуктивность кукурузы. Первые же результаты оказались необычными и даже обескураживающими. В то время специалистам было уже известно из публикаций лаборатории Мелвина Кальвина, что первичным органическим соединением при поглощении углекислоты растением является 3-фосфоглицериновая кислота. В экспериментах же Карпилова в качестве первичного продукта фотосинтеза образовывались яблочная и аспарагиновая кислоты. После многократных перепроверок стало ясно, что молодой ученый близок к значительному открытию в области физиологии и биохимии растений. Его первая выдающаяся научная работа «Распределение радиоактивного углерода ^{14}C среди продуктов фотосинтеза кукурузы» была опубликована в «Трудах Казанского сельскохозяйственного института» в 1960 г. (Т. 41, вып. 1). По окончании аспирантуры Юрий Соломонович работал в сельхозинституте в должности ассистента и продолжал исследование открытого им феномена. В 1962 г. он успешно защитил кандидатскую диссертацию на тему «Влияние уменьшения ассимиляционной площади и условий азотно-фосфорного питания в начале вегетации на некоторые физиологические процессы и урожайность кукурузы» и сделал доклад на V Международном биохимическом конгрессе в Москве. Доклад молодого советского ученого был воспринят с недоверием, а некоторыми отечественными учеными просто в штыки. И в этом нет ничего удивительного. Ведь за год до этого Кальвин был удостоен Нобелевской премии по химии за исследования фотосинтеза, в которых картина биохимических событий сильно отличалась от того, что доложил Карпилов. В дальнейшем (с 1962 г.) будучи заведующим лаборатории изотопов и биохимии фотосинтеза МНИИОЗиО в г. Тирасполь Молдавской ССР он показал, что подобным типом фотосинтеза обладают многие другие растения. Результаты были опубликованы в отечественных научных изданиях. В 1966 г. в международном журнале *Biochemical Journal* появилась статья двух австралийских ученых (Hatch M.D., Slack C.R.) о «новом механизме фотосинтеза» у сахарного тростника, который они назвали C_4 -фотосинтезом. Несмотря на то, что Карпилов опубликовал свои данные намного раньше, приоритет грозил ускользнуть из рук первооткрывателя. Однако этого не произошло. Постепенно коллеги во всем мире узнали об

исследованиях советского ученого, осуществленных на 5–6 лет раньше австралийцев. Это еще раз было отмечено по случаю годовщины открытия C_4 -фотосинтеза (Osmond C.B. C_4 Photosynthesis: Thirty or Forty Years On. Aust. J. Plant Physiol, 1997, 24, p. 409–412). В 1972 г. Карпилов защитил в Казанском университете докторскую диссертацию, основная часть которой была посвящена всестороннему исследованию кооперативного фотосинтеза. В 1972 г. молодого доктора наук пригласили в Институт фотосинтеза АН СССР (г. Пущино) возглавить лабораторию углеродного метаболизма, где внимание Юрия Соломоновича было сосредоточено на исследовании механизма фотодыхания – физиологического процесса, значительно снижающего продуктивность и урожайность многих сельскохозяйственных культур.

С 1963 г. кафедрой ботаники и физиологии растений КСХИ заведовал профессор С.Г. Еникеев. Проф. С.Г. Еникеев проводил научную работу по физиологии новой для Татарии культуры – сахарной свеклы. Материалы исследований были обобщены в последующем в монографии С.Г. Еникеева – «Физиология аномалий корнеплода сахарной свеклы», Казань, Таткнигоиздат, 1970. Ее основные выводы заключались в следующем: 1) дуплистость головки представляет собой не болезнь, как считали ранее, а аномалию; 2) дуплистость головки приносит большой ущерб сельскому хозяйству и сахарной промышленности. Поэтому борьба с ней является первостепенной задачей; 3) образование дуплистости нельзя объяснить деятельностью микробиологических агентов и разрывом паренхимы в области головки, происходящим вследствие энергичного роста. Образование дуплистости представляет собой сложный биологический процесс разрушения клеток центральной паренхимы головки, а не механический разрыв ее. Об этом говорят следующие результаты исследований: в очаге образования дуплистости клетки обособляются и разрушаются. В выстилающей ткани дупла концентрируются минеральные вещества (зола), в полости дупла накапливается углекислый газ и в окружающей паренхиме дупла откладывается оксалат кальция как результат усиленного обмена веществ; 4) дупло образуется только в центральной паренхиме головки и за ее пределы не распространяется. Центральная паренхима сахарной свеклы отличается от основной паренхимы головки и корня; 5) последняя имеется не только у сахарной, но и у других разновидностей свеклы и корнеплодов. Проявление дуплистости у разновидностей свеклы не одинаково: больше у сахарной, меньше у кормовой и очень слабо проявляется у столовой свеклы; 6) процессу образования дуплистости противопоставляется ее заживление (рубцевание). Это процесс самозащиты дупла и растения от поражения гнилостными микроорганиз-

мами. Заживление открытого дупла бывает двух типов: без зарастания, когда его поверхность покрывается пробкой, и с зарастанием, когда оно зарастает новообразованиями. Закрытое дупло покрывается каллюсом; 7) химический состав дуплистых корней отличается от недуплистых довольно резко. Технологические свойства дуплистых корней ниже, чем недуплистых. Происхождение таких аномалий, как многоголовчатость и ветвистость кар» ней, имеет связь с дуплистостью головки.

В 60-х годах на кафедре начал работать доцент Ф.Д. Самуилов. После окончания Чувашского пединститута в 1950 г. он поступил в аспирантуру при Казанском институте биологии в лабораторию физиологии растений, которой заведовал проф. А.М. Алексеев и в 1954 г. защитил кандидатскую диссертацию в КГУ. В Казанском СХИ Ф.Д. Самуилов продолжил исследования по водному режиму растений. В области науки эти годы характеризовались укреплением творческих связей между биологией, физикой и химией, на стыке которых получили бурное развитие биофизика, биохимия и молекулярная биология. На основе исследований, проведенных с помощью новых физико-химических методов, – метода меченых атомов, ядерного магнитного резонанса, электронного парамагнитного резонанса, диэлектрической и гамма-резонансной спектроскопии, микрокалориметрии, Ф.Д. Самуилов разработал новые, оригинальные представления о водном обмене и состоянии воды в растениях. В исследованиях с применением тяжелой воды D_2O и метода ЯМР им впервые было сформулировано представление о динамичности состояния воды в растениях. Особое внимание было уделено связи обмена и состояния воды в растениях с биоэнергетическими процессами, с их обменом веществ. В аспекте взаимосвязи с энергетическими процессами им впервые изучалась зависимость водного режима растений от условий фосфорного питания, неблагоприятных условий увлажнения – засухи и затопления. Результаты исследований дали основание для вывода о том, что одним из путей ослабления действия засухи на энергетический обмен растений и повышения их устойчивости к засухе может быть создание повышенного уровня фосфорного питания растений. Другой путь улучшения водного режима растений, по данным Ф.Д. Самуилова, сводится к изменению водного режима почв путем орошения и других мелиоративных приемов. Одним из таких приемов в условиях песчаных и супесчаных почв может быть внесение в почву бентонитовых глин. При внесении бентонитовой глины в почву повышаются водоудерживающая способность и общее содержание воды в почве; затрудняется движение гравитационной воды, что снижает ее потери в результате просачивания в глубокие слои; улучшается

поступление воды в верхние слои почвы за счет капиллярного подъема. Все это способствует более стабильному водоснабжению растений и повышению их урожайности.

В 1969 г. Ф.Д. Самуилов защитил диссертацию и ему была присуждена ученая степень доктора биологических наук. Материалы исследований в последующем были опубликованы в монографии Ф.Д. Самуилова – «Водный обмен и состояние воды в растениях». С 1978 г. он стал заведующим кафедрой ботаники и физиологии растений.

В последующие годы заслуженным деятелем науки РФ и РТ Самуиловым Ф.Д. были изучены изменения в метаболизме, водообмене и состоянии воды в семенах при различных предпосевных воздействиях – импульсном световом и лазерном облучении, обработке физиологически активными веществами, микроэлементами, термической обработке, позволяющих повысить продуктивность растений (в среднем на 15 %). Полученные данные были использованы, в частности, при предпосевной обработке семян сахарной свеклы на Набережно-Челнинском семенном заводе. Одновременно изучались продукционные и физиологические процессы яровой пшеницы различных экотипов.

С 1998 г. по настоящее время кафедрой ботаники и физиологии растений заведует д.б.н., проф. Пахомова В.М. Интересно, что будучи студенткой Горьковского госуниверситета она выполняла курсовые и дипломные работы в Институте фотосинтеза и почвоведения АН СССР (ныне Институте фундаментальных проблем биологии РАН). Именно в этом институте с 1972 по 1977 гг. работал Ю.С. Карпилов.

В дальнейшем Пахомова В.М. прошла следующие этапы научного становления: аспирантура в Казанском институте биологии КНЦ РАН (1981–1985 гг.); защита кандидатской диссертации и присуждение ученой степени канд. биол. наук (1985 г.); младший научный сотрудник (1985–1988 гг.), а затем научный сотрудник (1988–1994 гг.) этого же института; старший научный сотрудник Ботанического сада при Казанском госуниверситете (1994–1997 гг.), присвоение ученого звания старшего научного сотрудника по специальности 03.00.12 – физиология и биохимия растений (1996 г.); доцент кафедры ботаники и физиологии растений Казанской государственной сельскохозяйственной академии – КГСХА (1997–1998 г.г.); защита докторской диссертации (1998 г.), заведующая этой же кафедрой (с 1998 г. по настоящее время) Казанского государственного аграрного университета (бывшей КГСХА), присуждение ученой степени доктора биол. наук (1999 г.), присвоение ученого звания профессора по кафедре ботаники и физиологии растений (2000 г.).

Научные работы Пахомовой В.М. посвящены изучению механизмов стресса и устойчивости растений. Ею установлены неспецифические и специфические характеристики экстремального состояния растительных клеток, разработаны методы диагностики стрессового состояния и резервного потенциала растений, проведен скрининг и предложен способ применения стресс-лимитирующих соединений анаболического, антиоксидантного и мембранотропного механизма действия, повышающих устойчивость и урожайность сельскохозяйственных культур и качество сельскохозяйственной продукции.

В работах использованы манометрический, микроэлектродный, микроскопический, спектрофотометрический, радиоизотопный, электрофоретический, денситометрический, цитогенетический и микрокалориметрический методы, пламенная фотометрия, ВЭЖХ, микроспектральные измерения клеток, метод культуры тканей, индуцированный мутагенез и др. Пахомовой В.М. установлен ряд важнейших закономерностей, составляющих значительное отечественное и мировое научное достижение и имеющих большое значение для развития сельского хозяйства. Пахомова В.М. с общебиологических позиций на основе изучения проблемы адаптации растений к экстремальным условиям существования обосновала защитно-адаптивное значение состояния физиологической депрессии клеток в условиях стресса, образование в ходе катаболизма полифункциональных соединений, обладающих стресс-лимитирующим действием и регулирующих анаболические процессы клеток в стадии резистентности, описала общие закономерности функционирования биосистем в условиях голодания, разработала теоретические основы использования отсеченных корней растений как простой и удобной модели изучения патологического стресса биосистем, сформулировала принцип детерминированности физиологического состояния клеток и их реактивности от структурно-функционального состояния мембран и степени энергизации клеток, разработала авторскую концепцию фитостресса и концепцию адаптивных стратегий при интродукции растений. Ею впервые получены данные о возможности развития кетоза растительных тканей в условиях голодания и предложена его экспресс-диагностика; о возможности перехода митохондрий в клетках растений в стрессовое состояние; о существовании белка, гиперполяризующего клетки в условиях стресса и повышающего их резистентность; о регуляции стресс-рекции и устойчивости растений с помощью адаптогена дибазола и биопрепарата на основе метаболитов силикатных бактерий. Доказано, что в стрессовых условиях (в культуре *in vitro*) наблюдается изменение морфогенеза проростков гороха – ветвление побега, обусловленное изменением выделительной функции (выделением проростком в среду культивирования термостабильного фактора/ов предположи-

тельно пептидной природы, выступающего в качестве специфического регулятора процессов клеточного деления и дифференциации).

Данные, полученные Пахомовой В.М. при использовании адаптогенов, дают возможность решать важные задачи практического растениеводства, в первую очередь такие, как регуляция основных физиологических функций растений (фотосинтеза, дыхания, минерального питания и др.) при неблагоприятных условиях возделывания сельскохозяйственных культур. Проведена диагностика резервного потенциала ряда сортов пшеницы различных экотипов к экстремальным условиям существования. Показана зависимость ответной реакции дыхания клеток на действие фунгицидов в зависимости от фазы неспецифического адаптационного синдрома растений. Пахомовой В.М. с сотрудниками кафедры получены достоверные результаты о повышении устойчивости, продуктивности и урожайности с/х культур путем оптимизации минерального питания через некорневые подкормки хелатными формами микроудобрений марки ЖУСС (содержащими цинк, медь, марганец, железо, бор и молибден). Изучено, что данный доступный и простой агротехнический прием является экономически эффективным. Показано, что эти препараты являются полифункциональными соединениями, проявляющими адаптогенное, мембраностабилизирующее, регуляторное, протекторное и ростстимулирующее действия. Активизация ростовых процессов в значительной мере обусловлена изменением энергетических процессов клеток за счет снижения дыхания поддержания и активизации дыхания роста и фотосинтетической деятельности. Важно, что фотосинтетическая деятельность яровой пшеницы оценивается Пахомовой В.М. по таким показателям, как хлорофилльный индекс, хлорофилльный фотосинтетический потенциал и др. Данные показатели предложены Ю.Е. Андриановой и И.А. Тарчевским (2000) для более точной оценки фотосинтетической деятельности колосовых злаков. Зарегистрировано, что максимально эффективное действие обработки вегетирующих растений препаратами ЖУСС проявляется при неблагоприятных условиях существования (в том числе при засухе 2010 г.) в связи со снижением поглотительной активности корней в условиях действия экологических стресса. Установлено, что одним из наиболее выраженных эффектов ЖУСС является антистрессорный эффект, в основе которого лежит антиоксидантное действие. Показано, что некорневая обработка пшеницы препаратами ЖУСС приводит к обогащению вегетативной массы и зерна микроэлементами, увеличению содержания незаменимых аминокислот, снижению «агрессивных» форм кислорода и продуктов перекисного окисления липидов (малонового диальдегида), что повышает качество сельскохозяйственной про-

дукции. Доказано, что антистрессорный эффект ЖУСС имеет пролонгированное влияние (последствие), обусловленное антиоксидантным действием в связи с кумулятивным эффектом микроэлементов в семенах.

Пахомовой В.М. совместно с Пахомовым Д.В. обобщен теоретический и экспериментальный материал по агро- и биотехнологическим основам выращивания растений в гидро- и аэропонной культуре в условиях защищенного грунта, что отражено в изданном ею с соавт. научно-практическом справочном издании.

Научная и педагогическая работа Пахомовой В.М. поддержана на международном, всероссийском и региональном уровнях в виде грантов Международного научного фонда в области точных наук (ISSEP, 1994 г.), Международной Соросовской образовательной программы в связи с присвоением звания «Соросовский доцент» (1997 г.) и «Соросовский профессор» (2001 г.), а также государственной научной стипендии РАН, учрежденной для выдающихся ученых (научная область – общая биология и биологические проблемы сельского хозяйства, 2000–2003 гг.). Научная работа по теме «Физиолого-биохимические механизмы устойчивости сельскохозяйственных растений при оптимизации минерального питания» поддержана грантами НИОКР Академии наук Татарстана (№ 04-4.5-157/2005 (ф)) и Российского фонда фундаментальных исследований ((№ 03-04-96226 р-2005 татарстан а). В 2006 г. цикл работ по изучению физиологических механизмов адаптации растений к стрессовым факторам среды и разработке методов диагностики состояния и резервного потенциала растений (на примере яровой пшеницы) удостоен Россельхозакадемией Золотой медали им. К.А. Тимирязева. В 2007 г. Пахомова В.М. прошла научно-педагогическую стажировку в сельскохозяйственном колледже г. Чемсфорд в Великобритании и международной языковой школе г. Лондона при поддержке гранта Правительства РТ; в 2009 г. – в РГАУ-МСХА им. К.А. Тимирязева. Результаты научных исследований опубликованы в 5 монографиях.

Таким образом, очевидно, что успешное развитие физиологии и биохимии растений в КазГАУ было обязано «генеалогической» связи кафедры ботаники и физиологии растений с Казанским госуниверситетом и Казанским институтом биохимии и биофизики КНЦ РАН (бывшим Институтом биологии КФ АН СССР). Эта традиция продолжается сейчас и, хочется надеяться, будет продолжена в будущем. Научная работа кафедры всегда базировалась на 3 «ки-тах» – профессионализме, компетентности и фундаментальности. В преподавательской комнате кафедры висит известное изречение Н. Кладо: «Соблазнительны прожекты, обещающие быстрый эффект, но, увы, не подкрепленные се-

рьезной наукой, они зыбки, ненадежны и приводят к провалу. На нашей памяти таких увлечений было немало. И когда сегодня науке придается такое значение в нашем обществе, не надо забывать, что рядом бывает и лженаука, скороспелка». По сути, это высказывание является флагом отношения физиологов и биохимиков растений к научным исследованиям. И в заключении хочется выразить уверенность в том, что, славные научные достижения кафедры ботаники и физиологии растений Казанского ГАУ и общеизвестное представление о физиологии и биохимии растений как фундаментальной основе современного растениеводства и земледелия будут положены в основу сохранения и дальнейшего развития кафедры несмотря ни на какие реформы....



**Кафедра и агрофак начали свою славную историю в 1919 г.
Первый зав. кафедрой и декан – проф. А.Я. Гордягин.**



Проф. А.М. Алексеев заведовал кафедрой с 1937 по 1949 г.



Д.б.н., профессор, первооткрыватель C_4 -фотосинтеза, руководитель лаборатории углеродного метаболизма Института фотосинтеза и почвоведения АН СССР Ю.С. Карпилов – выпускник и гордость кафедры ботаники и физиологии растений Казанского государственного аграрного университета



Д.б.н., профессор Самуилов Ф.Д. – предшественник Пахомовой В.М.



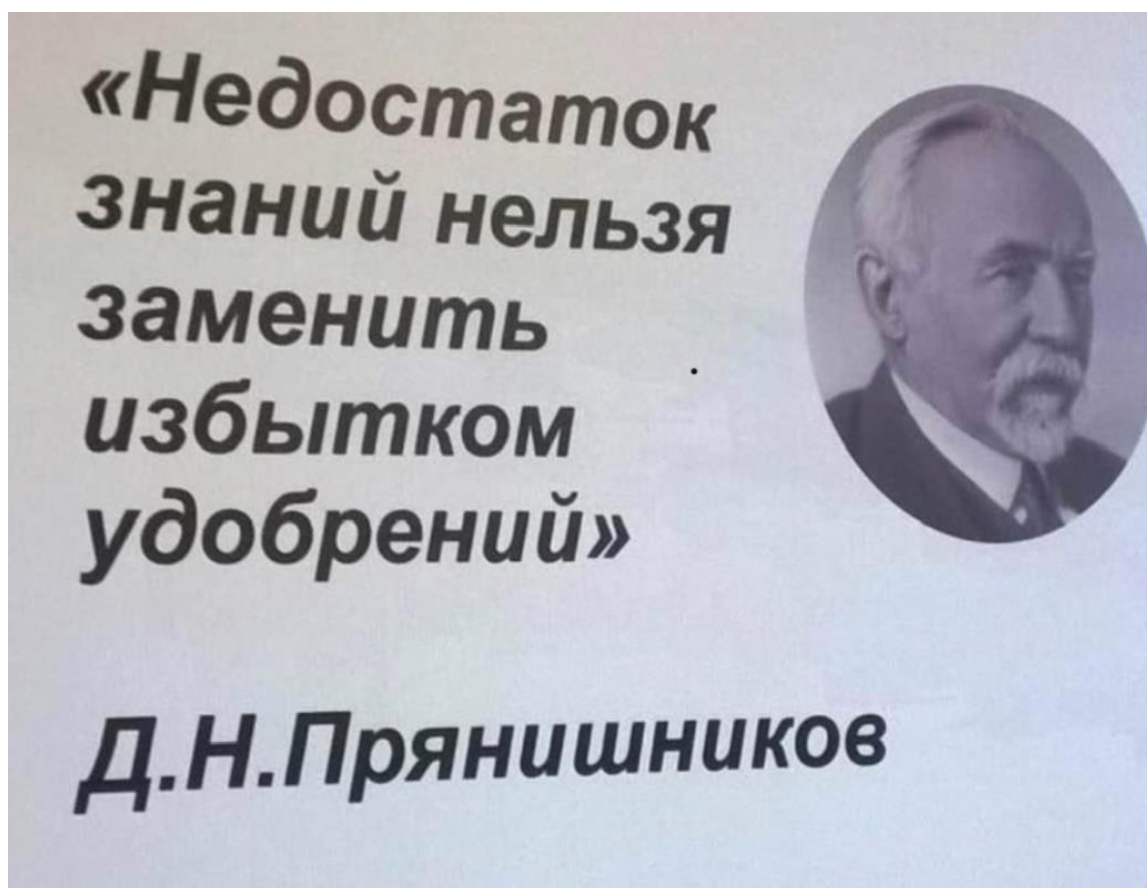
Проф. Пахомова В.М. «у руля» кафедры ботаники и физиологии растений с 1998 по 2012 гг.

**Кафедра ботаники и физиологии растений под руководством
В.М. Пахомовой в разные годы и в разном составе. Времена меняются...**



Использованные источники: 1) Л.П. Хохлова. Алексей Михайлович Алексеев (1893–1971). Казань: КГУ, 2005; 2) Ю.С. Карпилов: ученый и человек. Избранные труды. Пушкино-Москва, 2007; 3) Проф. С.Г. Еникеев. Аномалии корня сахарной свеклы и пути их устранения. Казань: КСХИ, 1972; 4) Ф.Д. Самуилов. Водный обмен и состояние воды в растениях. Казань: КГУ, 1972; 5) Казанская государственная сельскохозяйственная академия (исторический очерк). 75 лет. Казань: КГСХА, 1997.

Р.С. К сожалению, в декабре 2012 г. кафедра прекратила свое существование из-за недальновидных реформ аграрного образования. Что имеем – не храним, потерявши – плачем. Возможно ли возрождение кафедры в будущем, покажет его величество ВРЕМЯ



Научное издание

Пахомова Валентина Михайловна
Пахомов Дмитрий Викторович
Даминова Аниса Илдаровна
Кузнецова Наталия Анатольевна
Галияхметов Ильдар Валяяхметович

**ВОДА В РАСТЕНИЯХ:
РЕГУЛЯЦИЯ ФУНКЦИЙ
ИМЕХАНИЗМЫ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ**

Компьютерная верстка
Т.В. Уточкиной

Подписано в печать 25.02.2022.
Бумага офсетная. Печать цифровая.
Формат 60x84 1/16. Гарнитура «Times New Roman». Усл. печ. л. 25,8.
Уч.-изд. л. 19,7. Тираж 300 экз. Заказ 49/2

Отпечатано в типографии Издательства Казанского университета

420008, г. Казань, ул. Профессора Нужи́на, 1/37
тел. (843) 233-73-59, 233-73-28