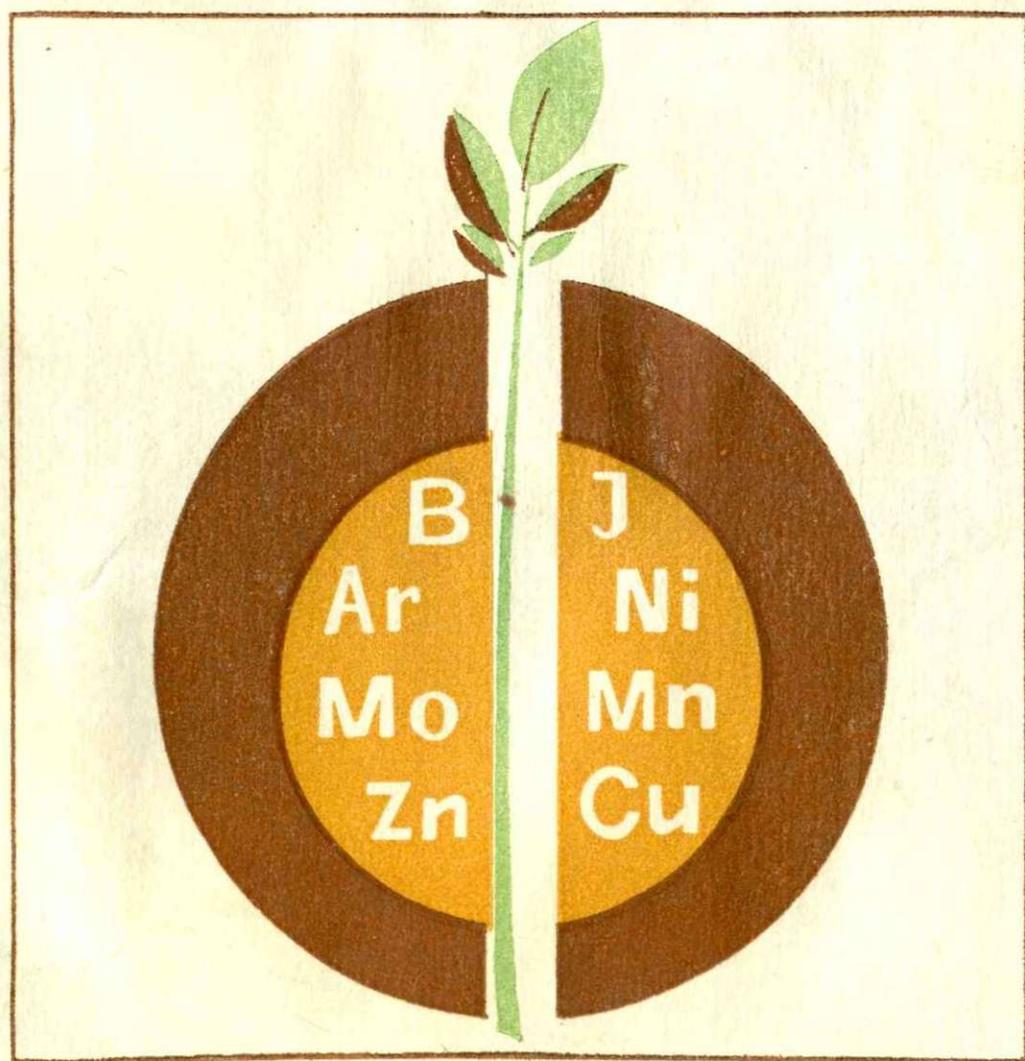
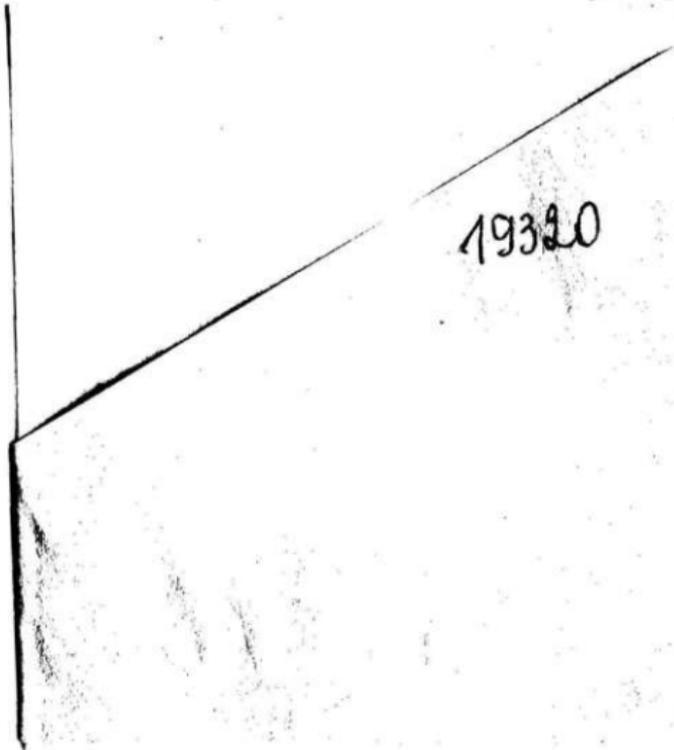


821.13
0-68

И. К. ВОЛОДЬКО

**МИКРОЭЛЕМЕНТЫ
И УСТОЙЧИВОСТЬ
РАСТЕНИЙ
К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ
ФАКТОРАМ СРЕДЫ**





19320

АКАДЕМИЯ НАУК БЕЛОРУССКОЙ ССР
ЦЕНТРАЛЬНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

И. К. ВОЛОДЬКО

**МИКРОЭЛЕМЕНТЫ
И УСТОЙЧИВОСТЬ
РАСТЕНИЙ
К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ
ФАКТОРАМ СРЕДЫ**

МИНСК «НАУКА И ТЕХНИКА» 1983

631, 524, 85

УДК 581.192.1; 581.522.4

Володько И. К. Микроэлементы и устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды.—Мн.: Наука и техника, 1983.—192 с.

В работе обобщены результаты исследований влияния микроэлементов на адаптацию и устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды: низким и пониженным температурам, засухе и жаре, засоленю и др. Особое внимание уделено физиолого-биохимическим механизмам положительного действия микроэлементов на устойчивость растений. Сделана попытка выявить специфичность действия некоторых микроэлементов в этом аспекте. Обсуждается перспектива практического применения микроэлементов в целях снижения повреждающего действия на растительный организм экстремальных факторов среды.

Рассчитана на физиологов и растениеводов. Представляет интерес для широкого круга специалистов биологического профиля.

Табл. 32. Ил. 23. Библиогр.: с. 162—191.

Научный редактор

М. Я. Школьник, д-р биол. наук

Рецензенты:

М. П. Гончарик, чл.-кор. АН БССР,

Ж. А. Рупасова, канд. биол. наук

19320

Библиотечно-
Академии нау.
БССР

ВУЗОВСКИЙ
ОТДЕЛ
УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ

2001050000—128

В 62—83

М316—83

934

© Издательство «Наука и техника», 1983.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Условия внешней среды — температура, свет, увлажнение, почвенное питание и др. — во многом обуславливают ареалы культурных растений. В нашей стране практически нет территории, где бы ни сказывалось в той или иной степени отрицательное действие на растительный организм неблагоприятных факторов среды. Если в северных районах рост, развитие, а следовательно, и продуктивность растений лимитирует низкая температура, то в южных районах они обычно страдают от недостатка влаги и чрезмерно высоких температур. В связи с мероприятиями по орошению засушливых земель возникла проблема борьбы со вторичным засолением почв. Даже в средней полосе СССР возделываемые культуры периодически подвергаются воздействию неблагоприятных факторов среды.

Принятый партией и правительством курс на интенсификацию сельскохозяйственного производства требует снижения его зависимости от погодных условий. Нарушение физиологической активности растений в результате действия экстремального фактора на первый взгляд незаметное, однако в последующем оно может привести к значительным потерям конечной продукции.

Проблема приспособительных возможностей растительного организма достаточно традиционна для отечественной науки. В ее понимание внесли значительный вклад многие русские и советские ученые. И сегодня вопросы устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, разработка простых и доступных приемов ее повышения остаются одними из наиболее актуальных.

Способность растения противостоять влиянию окружающей среды, хотя и присуща ему генетически и выработана в процессе эволюции, однако во многом зависит от внутреннего состояния организма, комплекса внешних условий, в которых проходит его развитие.

Одним из элементов, осуществляющих связь растения с окружающей природой, является минеральное питание. Благодаря успехам биологической науки за последние десятилетия доказана необходимость для растений и живот-

ных не только макроэлементов, но и многих микроэлементов. Установлена роль отдельных микроэлементов в протекании главных жизненных процессов: фотосинтеза и дыхания, в функционировании ферментов, в элементах передачи генетической информации и др. Снабжение растений микроэлементами в значительной степени определяет их физиологическое состояние, что открывает возможность путем регулирования их питания направленно воздействовать на определенные стороны обмена веществ, которые могут оказаться полезными в развитии устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды.

Исследования по выяснению значения микроэлементов в устойчивости растений были начаты вслед за изучением их биологической роли. К настоящему времени накоплен достаточно обширный материал, углубивший наши представления о данном вопросе. К сожалению, до сих пор он не обобщен. Разрозненные сведения встречаются лишь в книге М. Я. Школьника «Микроэлементы в жизни растений» (1974) и в обзорной статье В. П. Боженко, опубликованной в 1976 г.

Мы взяли на себя смелость восполнить существующий пробел. В работе наряду с анализом литературных источников излагаются данные исследований автора, проводимых по проблеме морозо- и холодоустойчивость растений. Большое внимание уделяется физиолого-биохимическому обоснованию действия микроэлементов на устойчивость растений.

Автор выражает глубокую благодарность научному редактору профессору, доктору биологических наук М. Я. Школьникову за ценные указания и советы при подготовке монографии к печати. За просмотр рукописи и сделанные замечания автор искренне признателен члену-корреспонденту АН БССР М. Н. Гончарыку, кандидатам биологических наук Ж. А. Рупасовой и В. П. Боженко, а также всем товарищам, оказавшим помощь при подготовке рукописи к печати.

РОЛЬ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В МИНЕРАЛЬНОМ ПИТАНИИ РАСТЕНИЙ

Роль экологических условий в минеральном питании растений наименее изучена. Особенно это касается питания растений микроэлементами, а также таких факторов среды, как свет, увлажнение. Более полно исследовано влияние низких температур на поступление в растение азота, фосфора, калия (Дадыкин, 1952; Журбицкий, 1963; Штраусберг, 1965; Коровин, 1972 и др.), что дало основание указанным авторам разработать практические рекомендации по оптимизации минерального питания растений в районах Севера и повышению их устойчивости к низким температурам.

Важность исследований в указанном направлении определяется тем, что в случае замедленного или усиленного поступления того или иного элемента питания в растение вследствие изменения при этом как абсолютного содержания питательных элементов в организме, так и их количественного соотношения возможно нарушение функций последнего от недостатка либо избытка определенных элементов питания. В результате падает устойчивость растений к неблагоприятным факторам среды и в то же время возрастает их поражаемость болезнями и вредителями. Следовательно, первостепенное значение принадлежит выяснению воздействия экологических факторов на процессы поглощения и поступления в растение отдельных минеральных элементов.

По современным представлениям процесс поглощения растением питательных элементов протекает в несколько этапов, из которых первым является улавливание питательного элемента на поверхности корней и корневых волосков. В последующем он передается внутрь корней и далее по проводящим тканям в надземные органы. Природа первоначального этапа поглощения наиболее полно раскрыта исследованиями Д. А. Сабина (1940), который показал, что в основе этого процесса лежит явление обменной адсорбции.

В поступлении поглощенных ионов от поверхности клетки в глубь ее предполагается участие пассивного и активного механизмов соответственно без затрат энергии и с ее затратами. Механизм пассивного поглощения ионов связывается с наличием в растительных тканях «свободного пространства», тогда как активный транспорт может обеспечиваться либо за счет специфических переносчиков, либо путем электрохимического градиента (Вахмистров, Мазель, 1973).

Имеется много доказательств того, что поглощение ионов, особенно их активный транспорт, тесно связано с обменом этих элементов в клетках, с метаболизмом растения в целом. В частности, доказательством наличия метаболической фазы поглощения ионов служат факты снижения интенсивности поглощения ионов в присутствии разного рода ингибиторов (Колосов, 1962; Colclasure, Schmid, 1974). Энергетической основой поглощения питательных элементов в корнях являются реакции окислительного фосфорилирования, о чем свидетельствует подавление данного процесса под действием ДНФ и других дыхательных ядов (Renoit, Hourmant, 1974).

П. А. Власюк (1969) путем применения различных ядов выявил дыхательные системы, участвующие в поглощении цинка кукурузой и кормовыми бобами. Было установлено, что в данном процессе участвует не одна, а несколько дыхательных систем, специфичных для определенного вида растений. У кукурузы преимущественное значение принадлежит системе, связанной с окислительным фосфорилированием (ДНФ полностью подавлял поглощение цинка), тогда как у бобов — цитохромной системе.

Интенсивность поглощения элементов питания, а следовательно, и обеспеченность ими растения во многом зависят от состава почвенного поглощающего комплекса, от количества элементов в питательной среде, от доступности их. Последняя в свою очередь определяется влиянием совокупности внешних факторов (температуры, влажности, физико-химических свойств субстрата), а также взаимодействием самих элементов.

ЭДАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ СРЕДЫ

Среди эдафических условий, которые влияют на снабжение растения минеральными элементами, важная роль принадлежит механическому составу почвы, кислотности

среды, составу почвенного поглощающего комплекса, микроорганизмам. Каждый из перечисленных факторов способен оказывать воздействие на количественное содержание доступных для растения элементов питания, а также на их усвоение растительным организмом. Поскольку нас интересует в большей степени поступление в растения микроэлементов, остановимся преимущественно на их рассмотрении.

В работе П. Возэ (Vose, 1982), в которой обсуждаются вопросы питания растений железом, указывается, что на обеспеченность растений этим элементом большое влияние оказывают его химическая форма, кислотность среды и уровень других элементов в почве. При $pH > 7$ доступность железа резко снижается. Дефицит этого элемента может возникнуть и при высоких уровнях подвижного марганца в кислых почвах, при избытке меди, цинка или фосфора в нейтральной и слабокислой среде. Вместе с тем известно (Baruah, Singh, 1980), что высокие концентрации железа индуцируют недостаток цинка и меди в проростках риса.

На снабжение растений медью кроме железа влияют молибден и кадмий. Подвижность меди в торфе и поступление ее в растения находятся в большой зависимости от pH и содержания извести (Островская, 1955). Известь очень активно сорбирует медь и вместе с тем, подщелачивая среду, способствует образованию более прочных комплексов меди с органическим веществом почвы. Медь является синергистом по отношению к фосфору, причиной чему, по мнению С. А. Сташаускайте и Г. С. Навайтене (1973), служит активирование под ее действием ферментативных процессов, принимающих участие в поглощении и транспортировке фосфора. Токсическое действие избытка меди частично устраняется повышением концентрации железа (Берзиня, 1974).

Обеспеченность растений марганцем в значительной степени зависит от наличия в почве микроорганизмов. Скопываясь вокруг корней, они могут перехватывать усвояемый марганец, окисляя его до неусвояемых трех-, четырехвалентных соединений и вызывая тем самым у растений признаки марганцевого голодания.

Ф. Геррестен (Gerresten, 1937) один из первых установил роль микроорганизмов в возникновении марганцевого голодания. Почву, на которой у овса проявилось заболевание серой пятнистостью от недостатка марганца, простерилизовали формалином и после этого посеяли овес. Расте-

ния в этом случае нормально росли, но стоило добавить лишь 10% старой почвы, как у них вновь появились признаки марганцевого голодания. Важно отметить, что стерилизация не изменяла ни общего количества марганца в почве, ни его водорастворимой формы.

Доступность марганца для растений в сильной степени зависит также от реакции почвы. В кислой среде быстрее идет восстановление марганца и переход его в усвояемые формы, а в нейтральной и щелочной наблюдается окисление и уменьшение усвояемости этого элемента. При pH 5,5—7,0 происходит переход от оптимального содержания марганца в почве к его недостатку, а при pH < 5,5 — к избытку, который иногда даже отравляет растения. Поэтому в кислых дерново-подзолистых почвах марганец может накапливаться в токсических концентрациях. Токсичность марганца, как и меди, устраняется повышением концентрации железа в субстрате (Берзиня, 1974). Недостаток марганца в растениях снижает абсолютное поступление ионов натрия, калия, магния, кальция, фосфора, но повышает поступление цинка (Лисник, 1974).

Снабжение растений цинком во многом определяется механическим составом и физическими свойствами почвы. В связи с этим факты цинкового голодания чаще всего встречаются у деревьев, произрастающих на тяжелых почвах. Поступление цинка в растения снижается при больших дозах фосфора (Snehí Dwivedi, Randhava, 1974), а также в присутствии ионов железа и марганца (Brag, Sekhon, 1976; Reddy et al., 1978). Установлено конкурентное подавление поглощения цинка корневыми системами растений со стороны меди (Озолиня и др., 1975). По данным Т. И. Пилипенко и Н. С. Соловьевой (1979), потребление цинка растениями стимулируется бором.

Дефицит цинка в питании растений ведет к увеличению поглощения фосфора, железа, марганца, меди, молибдена (Парибок, Кузнецова, 1964). Под действием же дополнительного внесения цинка уменьшается поступление в растения бора (Школьник, Боженко, 1956), марганца, меди (Haldar, Mandal, 1981). Однако, по данным других авторов (Singh, Lág, 1976), избыточные количества цинка в почве, еще не оказывающие серьезных повреждений, вызывают увеличение содержания в растениях марганца, не влияя при этом на утилизацию железа, меди, фосфора, калия, магния, кальция. Согласно Дж. Розену с соавторами (Rosen et al., 1977), токсическое действие цинка устраняется

добавлением в питательный раствор железа в концентрации 1,4—150 мг/л.

В. Ф. Мойсейченко (1963), используя ^{32}S , показал, что накопление серы однолетними сеянцами яблони усиливается под влиянием марганца, бора, молибдена. П. Е. Рогалев (1964) тем же методом установил, что у яровой пшеницы и томатов поглощение серы из сульфата натрия усиливается при наличии в питательном растворе нитрат-ионов и угнетается при наличии ионов хлора. Явление «серного голодания» растений при хлоридном засолении почв в настоящее время стало общеизвестным фактом (Шевякова, 1979). В свою очередь А. Валлас с сотрудниками (Wallace et al., 1974) отметили, что добавка в почву серы значительно увеличивает концентрацию марганца, цинка, меди, кобальта и снижает содержание молибдена.

В отношении бора известно (Власюк, 1969), что он положительно влияет на поступление в растения фосфора и калия. Являясь антагонистом меди, бор смягчает ее токсичность (Школьник, Макарова, 1950). По данным А. П. Кибаленко (1965), бор снижает поступление марганца в растения.

Количество подвижного алюминия в почве в значительной степени определяется кислотностью субстрата. Согласно данным М. Я. Школьника с соавторами (1970), уже при рН 6,4 в черноземной почве наблюдается полное отсутствие подвижного алюминия.

Подкисление среды сильно увеличивает и поступление фтора в растения. В опытах А. Принса с соавторами (Prince et al., 1949) снижение рН глинистой почвы с 6,5 до 4,5 повысило содержание фтора в листьях томатов и гречихи в десятки раз.

Накоплению молибдена в растениях способствует фосфорно-калийное питание (Школьник, Боженко, 1956) и внесение извести (Пейве, 1958). В отношении действия железа на поступление молибдена мнения исследователей противоречивы. Я. В. Пейве (1958) считает, что обогащение почв окислами железа уменьшает подвижность молибдена и доступность его растениям, тогда как в опытах С. Каннана и С. Рамани (Kannan, Ramani, 1978) железо в отличие от других ионов увеличивало поглощение молибдена проростками фасоли и риса. Известно (Ратнер, 1965), что молибден ослабляет вредное действие кислотности почвы и повышенного содержания в ней подвижного алюминия и предположительно марганца.

Анализируя взаимодействие 12 элементов питания в многочисленных опытах с варьированием их концентраций, Г. Я. Ринькис и В. Ф. Ноллендорф (1977) пришли к выводу, что отклонение концентрации одного элемента на 30—100% от его оптимального содержания в субстрате вызывает изменения в поглощении растениями других элементов. Характерно, что увеличение недостаточной концентрации способствует поглощению других элементов (синергизм), а создание избытка препятствует поглощению тех же элементов (антагонизм). В случае же резкого недостатка или избытка (от 3 до 100 раз) одного из элементов питания и оптимуме других имеет место повышение концентрации остальных элементов, при этом значительно снижается продуктивность растений. Таким образом, результаты приведенных исследований показывают, что явления синергизма и антагонизма ионов непостоянны и зависят от степени отклонения концентраций взаимодействующих элементов от оптимальной для возделываемой культуры.

Частным случаем проявления избытка в питательном растворе одного из элементов может служить засоление почв, а также загрязнение среды тяжелыми металлами. Проведенные В. П. Тарабриным (1974) исследования установили, что повышение уровня содержания металлов в воздухе и почве способствует накоплению их в листьях растений. Однако как для отдельных микроэлементов, так и для разных видов растений характерна своя специфичность, которая и определяет максимальный уровень их содержания.

В неуравновешенных почвенных растворах, которые имеют место на засоленных почвах, преобладание ионов токсичных солей над другими минеральными элементами ограничивает доступность последних для растений. Установлено, что засоление нарушает поглощение растениями фосфора (Жуковская, 1973), калия, кальция, магния (Heikal et al., 1980), алюминия (Yeo, Flowers, 1977). В результате этого растения испытывают недостаток в необходимых для их роста и развития элементах питания, что является одной из причин угнетения растительного организма на засоленных почвах (Иванов, Иванова, 1976).

Согласно Х. Набхану и А. Коттени (Nabhan, Kottenie, 1974), при общем подавлении ростовых процессов на засоленных почвах вынос всех микроэлементов растениями возрастает при слабом засолении (0,75—1,5 г/кг) и резко снижается при более высоком его уровне (3 г/кг). Иногда при

засоления на фоне общего снижения поступления минеральных элементов в растения имеют место факты усиления поглощения отдельных микроэлементов. По данным Э. Хитбаева и других (1976), различные типы засоления благоприятствуют накоплению марганца в растениях в условиях высокой ионной токсичности почвы. В опытах Е. Мааса и соавторов (Maas et al., 1972) повышение засоления вело к увеличению содержания в листьях и корнях томатов, сои и тыквы железа и цинка на фоне снижения кальция, калия и магния.

Усиление поступления некоторых минеральных элементов в растение при засолении может быть связано как с повышенной потребностью в них растительного организма при изменившихся условиях, так и с нарушением механизмов поглощения, в частности с потерей корневой системой свойств избирательности и барьерности. Разрешение данного вопроса для каждого конкретного случая непременно требует учета физиологического состояния растения, его адаптационных способностей, а также напряженности стрессового воздействия. Если в условиях высокого уровня засоления это явление скорее всего связано с расстройством функционирования поглощающей системы, то при низких уровнях засоления, способствуя нейтрализации поступающих в клетки токсических ионов, оно будет носить защитно-приспособительный характер.

Таким образом, приведенные выше данные свидетельствуют, что усвоение растениями элементов питания, в частности микроэлементов, зависит от физико-химических свойств почвы, содержания в ней других элементов питания, а также от наличия в среде микроорганизмов. Повышение содержания в почве органического вещества, карбонатов и снижение ее кислотности, как правило, ведут к уменьшению аккумуляции растениями минеральных элементов. Исключением составляет, по-видимому, молибден, содержание которого в растениях при уменьшении кислотности субстрата увеличивается.

Помимо свойств почвы, наличия доступных форм элементов большое влияние на потребление растениями питательных веществ оказывают климатические условия. Интересные закономерности в изменении избирательной способности поглощения минеральных элементов под влиянием климатических факторов вскрыты в работах И. Ф. Бузанова (цит. по Власюку, 1969). В опытах с сахарной свеклой им было обнаружено, что по мере продвижения с севера

на юг (Киров—Киев—Ташкент) сахарная свекла одного и того же сорта поглощает из одной и той же питательной среды (песчаные культуры) больше кальция, хлора, фосфора, серы и меньше калия, натрия, азота. Аналогичная закономерность обнаружилась и при уменьшении высоты местности над уровнем моря (опыты в горных районах Казахстана), что, как известно, также сопровождается повышением температуры воздуха и снижением его влажности. Следовательно, размеры выноса минеральных элементов из почвы зависят не только от почвенных условий, но и от климатических факторов. Остановимся на влиянии температуры на этот процесс.

ТЕМПЕРАТУРА

Температура оказывает многостороннее влияние на процессы снабжения растений питательными веществами. Она воздействует как на почвенный поглощающий комплекс, на его взаимодействие с находящимися в почвенном растворе элементами питания, так и на механизмы поглощения ионов корнями и их транспортировку в надземные органы растения.

По данным А. И. Коровина (1972), который исследовал влияние температуры почвы на содержание в ней подвижных форм минеральных элементов, при снижении температуры почвы с 15—20 до 6—7 °С содержание подвижного алюминия в течение месяца повысилось в песчаной почве с 0,98 до 1,3 мэкв/100 г почвы, а в глинистой — с 2,6 до 3,9 мэкв/100 г почвы.

Понижение температуры почвы обычно ведет к ее подкислению под растением (Коровин, 1972), но это связывается не с прямым действием температуры на концентрацию ионов водорода, а с усилением поглощения в этих условиях катионов и снижением поглощения анионов. Согласно исследованиям Д. В. Штраусберга (1965), катионы вступают в менее прочную связь, чем анионы, с органическим веществом почвы, что и обуславливает меньшую зависимость их поглощения от температуры.

Температура, по-видимому, не оказывает существенного влияния на первый этап поступления ионов в растение — адсорбцию их на поверхности корней. Однако она значительно влияет на проникновение ионов в корни и дальнейшее их передвижение по растению.

Изучая процесс поглощения радиоактивного кобальта

(⁶⁵Co), Г. Колклазюр и В. Шмид (Colclasure, Schmid, 1974) отметили полное подавление его при 0 °С. Аналогичную картину наблюдали М. Пенот и А. Хаурмант (Penot, Hourmant, 1974) для молибдена. В опытах Т. А. Парибок и Г. А. Кузнецовой (1963) с фасолью, ячменем, томатами уже снижение температуры выращивания с 26—30 до 12—18 °С вело к уменьшению поглощения растениями бора, марганца, цинка, причем это явление было сильнее выражено у более теплолюбивой фасоли, чем у более холодостойкого ячменя. Содержание же меди и молибдена, как правило, не зависело от температуры в пределах изучавшегося диапазона. Примечательно, что в опытах Д. Адриано с соавторами (Adriano et al., 1980) содержание меди в макрофите *Typha lotifolia* в отличие от других элементов питания также оставалось неизменным в пределах 18—32 °С, что, очевидно, указывает на определенную специфичность зависимости поступления этого микроэлемента в растения от температуры среды. Однако для окончательного суждения по этому вопросу требуются дополнительные исследования.

Еще в 1948 г. Х. Ваннер (Wagner, 1948) высказал мнение о том, что поглощение солей из растворов с более высокой концентрацией меньше зависит от температуры, чем поглощение из растворов с низкой концентрацией, обосновав его тем, что с повышением последней уменьшаются затраты энергии на поглощение солей корневыми системами. Позднее было получено экспериментальное подтверждение этого предположения. Г. Бендж и Р. Оверстрит (Wange, Overstreet, 1960) в опытах с ячменем наблюдали значительное поглощение цезия из раствора с высокой концентрацией элемента (5 мг/л) при снижении температуры до 1 °С, которое было даже выше, чем поглощение этого элемента при температуре 25 °С из раствора с низкой концентрацией (0,01 мг/л). Данное явление авторы объяснили тем, что в случае высокой концентрации внешнего раствора при пониженной температуре, когда ингибирован активный процесс поступления ионов в клетки, поглощение осуществляется пассивным путем по градиенту концентрации. Эту точку зрения разделяет А. И. Коровин (1972), считая, что снижение зависимости поглощения корнями растений питательных элементов от температуры при повышении их концентрации во внешней среде обусловлено усилением роли механизма поступления ионов путем диффузии через свободные пространства. В пользу этого мнения говорят и результаты исследований П. А. Власюка (1969). Им изу-

Влияние температуры и концентрации раствора сернистого цинка на поглощение цинка изолированными корнями проростков растений, мг/кг сырого вещества (Власюк, 1969)

Культура	Концентрация					
	10^{-5} м		10^{-4} м		10^{-3} м	
	22 °С	2 °С	22 °С	2 °С	22 °С	2 °С
Кукуруза	9,6	1,0	44,6	28,5	93,4	59,2
Озимая пшеница	10,0	12,7	119,5	156,9	229,5	345,9

чалось действие низкой температуры (2 °С) на поглощение цинка двумя различающимися по холодостойкости культурами: холодостойкой — озимой пшеницей и нехолодостойкой — кукурузой (табл. 1).

Как видно из представленных в табл. 1 данных, у кукурузы снижение температуры с 22 до 2 °С значительно сильнее тормозило поглощение цинка изолированными корнями при низких его концентрациях в растворе (10^{-5} М), чем при более высоких (10^{-4} , 10^{-3} М). У озимой пшеницы независимо от концентрации цинка в растворе снижение температуры вело даже к более интенсивному поглощению этого элемента изолированными корнями.

Таким образом, при низких концентрациях цинка в растворе, когда очевидно преобладают процессы активного поглощения, вызванные низкой температурой нарушения в метаболической активности теплолюбивой культуры — кукурузы подавляют процессы поглощения элементов питания. При высоких концентрациях, когда ведущая роль принадлежит процессам пассивного поглощения, действие температуры сказывается в меньшей степени. У более холодостойкой озимой пшеницы, обмен веществ которой лучше приспособлен к низкой температуре, поглощение ионов цинка меньше подвержено действию температуры. Подтверждением наличия активного и пассивного механизмов поглощения цинка из растворов с различной его концентрацией явился дополнительный опыт, проведенный автором с живыми и убитыми путем замораживания при -70 °С изолированными корнями проростков кормовых бобов. Так, при концентрации цинка в растворе 10^{-5} М живые корни поглощали этого элемента на 19% больше, чем убитые, в то время как из растворов с высокой концентрацией (10^{-3} М) в

живые и убитые морозом ткани поступало одинаковое количество цинка.

О преобладании пассивного механизма поглощения цинка при высоких концентрациях элемента в питательном растворе свидетельствуют также данные опытов К. Редди и соавторов (Reddy et al., 1974), в которых при концентрации цинка в среде 5 мг/г ДНФ ингибировал его поглощение корнями сои всего лишь на 2%. Следовательно, влияние температуры на поглощение растениями элементов питания проявляется посредством воздействия на метаболический путь поглощения ионов; на поглощение же путем диффузии температура влияет слабо.

Мнения исследователей относительно механизма подавления низкой температурой метаболического пути поглощения ионов расходятся. Одни авторы (Парибок, Кузнецова, 1963) связывают его с подавлением процессов дыхания, тогда как другие (Cagey, Baggu, 1978) — с повреждением мембран либо переносчиков ионов.

Отмеченное явление лучшего усвоения растениями при пониженных температурах элементов питания из более концентрированных растворов послужило теоретической основой разработки «северной» нормы удобрений (Коровин, 1972). Чтобы ликвидировать недостаточное поступление в растения фосфора, а также усилить питание их калием, которому принадлежит важная роль в повышении их морозо- и холодостойкости, предложено вносить в почву в районах Севера в более высоких по сравнению с обычными дозами фосфор и калий в следующем соотношении 1 N : 3 P : 1, 5 K.

Исследованиями Дж. Эдвардса и Э. Кемпрета (Edwards, Kamprath, 1974) показано, что понижение температуры подавляет не только поглощение корнями ионов цинка, но и его передвижение в надземные органы. В результате этого дефицит цинка у растений чаще всего проявляется в условиях холодной погоды (Fawusi, Ormrod, 1975).

Рассматривая вопрос о роли температуры в минеральном питании растений, следует иметь в виду, что и потребность растений в минеральных элементах находится под контролем температурного фактора. Показательны в этом смысле факты, отмеченные в опыте М. Я. Школьника и Т. В. Чирковой (1958). Так, под действием предпосевной обработки семян кукурузы борной кислотой в концентрации 0,2 г/л наблюдалось угнетение молодых растений, развивающихся при пониженных температурах (3—10 °C). Однако дальнейшее выращивание растений при более высо-

ких температурах не только устраняло отмеченную токсичность примененной концентрации бора, но даже стимулировало развитие растений. Такое явление, очевидно, обусловлено тем, что при высоких температурах резко обостряется потребность растений в боре (Школьник, 1939б; Школьник, Давыдова, 1959). Следовательно, в зависимости от температурных условий одна и та же концентрация бора может оказаться оптимальной, токсичной или недостаточной.

Потребность растений в меди также зависит от погодных условий. Из практики ведения сельского хозяйства известно, что растения хорошо отзываются на внесение медных удобрений преимущественно в жаркое и сухое лето (Маленев, 1961). Этим, по-видимому, объясняется факт повышения токсичности высоких концентраций меди для растений в условиях засушливой погоды (Кудло, Кудло, 1978). Низкие же температуры, напротив, уменьшают токсическое действие на растения высоких концентраций медных удобрений.

УВЛАЖНЕНИЕ

Не меньшее влияние на обеспечение растений минеральными элементами оказывают условия увлажнения. Ряд экспериментальных данных свидетельствует о том, что в условиях избытка влаги в почве резко возрастает содержание подвижных форм марганца (Dionne, Pesant, 1976), железа (Rashid et al., 1976), кремния (Takahashi, 1975). Дефицит влаги в почве, напротив, снижает содержание доступных форм микроэлементов. По данным Г. Н. Попова (1970), снижение влажности пахотного горизонта в обыкновенном черноземе с 34—35% в мае до 17,5—18% в июле—августе привело к уменьшению содержания доступного растениям бора в почве с 0,8 (в мае) до 0,3—0,4 мг/кг (в августе). Параллельно происходило снижение подвижности в почве марганца и молибдена. Таким образом, условия увлажнения оказывают значительное влияние на количественное содержание в почве доступных для растений форм минеральных элементов.

Обеспеченность растений водой имеет важное значение для поглощения ими питательных веществ из почвы. Даже кратковременное завядание резко снижает адсорбционную способность тканей, тормозит синтетические процессы, что

ведет к ослаблению поглотительной деятельности корневых систем (Петин, Берко, 1961; Dunham, Nye, 1974). Аналогичное действие на поступление в корни катионов из почвы оказывает и переувлажнение (Никонова, 1973). По данным Е. Д. Остаплюка (1977), в результате затопления почвы наряду с уменьшением содержания в тканях ячменя азота, фосфора, калия резко падает поглощение растениями железа и марганца.

Интересные исследования по вопросу влияния влажности субстрата на поглощение растениями элементов питания

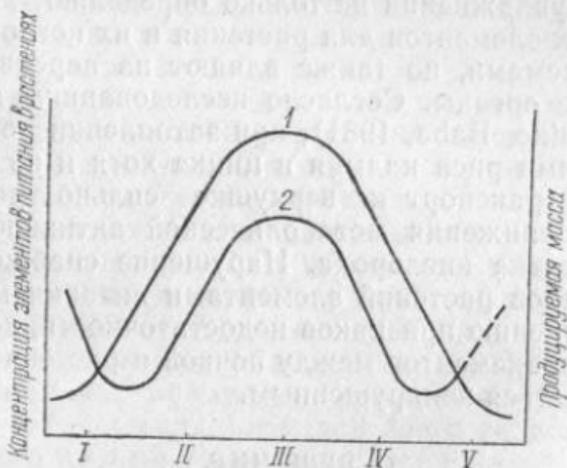


Рис. 1. Изменение продуцируемой массы (1) и концентрации элементов питания (2) в растениях при различной влажности субстрата: I — резкий недостаток (20% ПВ); II — средний недостаток (35% ПВ); III — оптимум (60—65% ПВ); IV — средний избыток (80% ПВ); V — резкий избыток (90% ПВ) (Ринькис, Ноллендорф, 1977)

проведены Г. Я. Ринькисом с сотрудниками (Ринькис, Ноллендорф, 1977). В модельных опытах на кварцевом песке с салатом и шпинатом ими изучалось влияние влажности в пределах 20—80% полной влагоемкости (ПВ) при концентрации элементов питания в субстрате 50—200% от оптимальной. Выявилась весьма любопытная закономерность. Отклонение влажности субстрата от оптимальной (60—65% ПВ) как в сторону среднего недостатка (35% ПВ), так и избытка (80% ПВ) снижает содержание элементов питания в растениях, а также их продуктивность (рис. 1). При усилении же недостатка или избытка влаги наблюдается дальнейшее снижение продуктивности, однако концентрация элементов в растениях увеличивается.

19320
БИБЛИОТЕКА
АНТОНОВ

Аналогичного характера данные получены и другими авторами. В опытах Е. Такахаши (Takahashi, 1975) с рисом затопление растений вело к увеличению потребления ими кремния. Э. Намбиар (Nambiar, 1976), используя ^{65}Zn , показал, что из сухой почвы при незначительном поглощении воды растениями овса поглощение ^{65}Zn составляло до 40% такового в условиях влажной почвы. По-видимому, благодаря корневым выделениям растение оказывается способным извлекать питательные вещества даже из сухого субстрата.

Условия увлажнения не только определяют доступность минеральных элементов для растения и их поглощение корневыми системами, но также влияют на передвижение их в надземные органы. Согласно исследованиям М. Чино и А. Баба (Chino, Baba, 1981), при затоплении почвы поглощение корнями риса кадмия и цинка хотя и не прекращается, но их транспорт к верхушке сильно замедляется вследствие снижения метаболической активности корней из-за недостатка кислорода. Нарушение снабжения надземных органов растений элементами питания может привести к появлению признаков недостаточности, хотя баланс минеральных элементов между почвой и растением в целом может оставаться ненарушенным.

ОСВЕЩЕНИЕ, ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ СРЕДЫ И ДРУГИЕ ФАКТОРЫ

Роль световых условий в потреблении растениями элементов питания изучена крайне слабо. Опытами Дж. Эдвардса и Э. Кемпрета (Edwards, Kamprath, 1974) показано, что снижение интенсивности освещения уменьшает поглощение цинка проростками кукурузы. При сочетании же низкой освещенности с низкой температурой накопление в проростках этого микроэлемента вообще прекращалось. По данным Т. Н. Шманаевой с соавторами (1973), длительное затемнение (96 ч темноты) резко снижает поглощение фосфора растениями томата вплоть до его выделения в раствор.

В последнее время появились сведения о влиянии загрязнения окружающей среды на минеральный обмен растений. В опытах А. Немеца (Nemes, 1958, цит. по: Кондратюк и др., 1980) накопление листьями растений из атмосферы сернистого газа способствовало поглощению из поч-

вы цинка, алюминия, меди, свинца. Н. Фаллер (Faller, 1970) также наблюдал некоторое увеличение содержания микроэлементов в растениях подсолнечника и кукурузы при окулировании их SO_2 . Аналогичные данные в отношении железа получены при обработке растений каштана сернистым газом и окислами азота (Кондратюк и др., 1980; Игнатенко, 1981), что согласуется с выводом, сделанным ранее В. П. Тарабриным (1974), об увеличении коэффициента биологического поглощения для этого элемента при действии техногенного фактора.

Условия внешней среды, воздействуя на процессы поступления минеральных элементов в растения, служат одним из факторов, обуславливающих различную потребность последнего в питательных элементах при изменении внешних условий. Более сильное торможение поступления в растения одного из элементов может стать причиной его недостаточности. В случае же усиленного притока одного из элементов, особенно если он сопровождается торможением ростовых процессов, возможно проявление токсичности данного элемента. Последнее, очевидно, имело место в опытах Э. Д. Орловой и Ю. И. Ермохина (1978), где одна и та же доза марганца (120 мг/кг) на черноземе обыкновенном вызвала значительное повышение урожая сахарной свеклы, а на светло-серой лесной почве при более низком количестве подвижного марганца оказалась токсичной.

Для создания оптимальной системы минерального питания растений необходимо знать не только потребность культуры в элементах питания, но и ее зависимость от внешних условий. Биологические особенности растения определяют его способность потреблять необходимые минеральные элементы из питательной среды при изменении внешних условий. Показательны в этом смысле результаты опытов В. И. Разумова и Н. Д. Феофанова (1958). Используя радиоактивный изотоп фосфора ^{32}P , они установили, что поглощение этого элемента из раствора при снижении температуры до $5^{\circ}C$ уменьшается у различных сортов пшеницы неодинаково. При этом была выявлена четкая зависимость между морозостойкостью сорта и степенью подавления процесса поглощения фосфора: чем выше морозостойкость сорта, тем относительно на более высоком уровне сохраняется поглощение данного элемента проростками при низкой температуре. Аналогичная зависимость в поглощении кукурузой калия, фосфора, цинка и кобальта обнаружена в опытах Д. Буйкан (1962).

Активная роль в поглощении растением элементов питания принадлежит корневой системе. Выделяя продукты обмена, она может в определенной степени управлять состоянием прикорневой среды, в которой происходит обмен ионами между почвой и растением, а также может оказывать воздействие на состав почвенного поглощающего комплекса.

Итак, анализ приведенных выше данных показывает, что неблагоприятные факторы среды, воздействуя на почвенный поглощающий комплекс, на процессы поглощения ионов корневыми системами и их дальнейшее передвижение по растению, нарушают нормальное питание последнего микроэлементами. Применение в этих условиях микроэлементов будет способствовать ликвидации возникшего их дефицита, а также восстановлению соотношения в потреблении других элементов питания. Однако необходимость использования микроэлементов в условиях действия неблагоприятных факторов среды определяется не только оптимизацией питания растений, но и тем обстоятельством, что некоторые из них положительно влияют на устойчивость растений к воздействию экстремальных факторов. Этот вопрос будет освещен при дальнейшем изложении материала.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНОМУ ВОДНО-СОЛЕВОМУ РЕЖИМУ

Минеральное питание, включая питание микроэлементами, является одним из быстродействующих факторов, оказывающих влияние на обмен веществ, рост и развитие растений. Именно высокая его эффективность в воздействии на протекание жизненных процессов растительного организма привлекала внимание исследователей, занимающихся вопросами повышения устойчивости растений к экстремальным условиям среды.

Практически одновременно с выяснением физиологической роли микроэлементов в жизни растений началось изучение возможности применения их в целях повышения устойчивости последних к неблагоприятным факторам среды. Ниже мы остановимся на рассмотрении накопленных к настоящему времени экспериментальных данных по этому вопросу.

ВОДНЫЙ ДЕФИЦИТ

Еще К. А. Тимирязев (1948) отмечал, что к числу внешних факторов, с помощью которых человек может снизить непроизводительную трату воды растением, прежде всего относится применение удобрений. С развитием науки о роли микроэлементов в жизни растений было определено место и значение их в повышении засухоустойчивости растений и ослаблении губительного действия засухи на конечную продукцию культурных растений.

Впервые исследования по выяснению влияния микроэлементов на засухоустойчивость растений были проведены М. Я. Школьником в 1937—1938 гг. (Школьник, 1939а). Опыты велись вегетационным методом в почвенных культурах с пшеницей и ячменем. Микроэлементы вносили в почву при посеве, а их действие на засухоустойчивость растений оценивали по урожаю зерна. В результате двухлетних исследований было установлено, что марганец ведет к повышению засухоустойчивости растений, особенно если они

подвергаются засухе в периоды кущения и выбрасывания колоса. Вследствие такого действия марганца было получено повышение урожая у растений, подвергавшихся засухе, на 70,9%. Бор не всегда повышал засухоустойчивость растений. Положительный эффект от его применения наблюдался лишь тогда, когда засуха создавалась в период кущения (у ячменя при этом повышение урожая составило 65,2%). Медь оказывала положительное влияние на урожай зерна пшеницы преимущественно в условиях постоянного дефицита влаги (40% ПВ). Наблюдаемые в некоторых случаях факты снижения урожая зерна пшеницы при внесении микроэлементов автор склонен объяснять тем, что при засухе происходит сильное повышение концентрации питательного раствора, достигающей токсического действия, которое и обуславливает угнетение растений. Хотя эти первые исследования имели скорее поисковый характер, однако именно они определили развитие целого направления в физиологии устойчивости растений.

В 1940 г. Ф. Н. Доминиковский (1948) под Москвой в вегетационных опытах на среднеподзолистой пылевато-суглинистой почве провел испытание действия медных, борных и марганцевых отходов промышленности на урожай яровой пшеницы сорта Лютеценс 062 и красного одноукосного клевера при различной влажности почвы: 60 и 30% ПВ. Оказалось, что микроудобрения действуют по-разному на указанные культуры при недостаточном увлажнении. Если для пшеницы их действие носило явно отрицательный характер, то для клевера — преимущественно положительный. Лучше других в повышении засухоустойчивости клевера проявилось действие марганца (прибавка урожая составила 23%). Отрицательные результаты в опытах с пшеницей в данном случае также объяснялись токсическим действием повышающихся в условиях засухи концентраций микроэлементов.

Одновременно с опытами Ф. Н. Доминиковского велись исследования В. Г. Зеленова (1940) по выяснению действия медных удобрений на торфянистых почвах Подмосковья при различной их влагообеспеченности. Заслуживает внимания установленный автором факт, что внесение меди в почву вело к повышению урожая овса исключительно при выращивании его в условиях пониженной влажности (30% ПВ). В опыте со льном медь также оказала положительное действие на развитие растений в условиях засухи. Если контрольные растения при 30%-ной влажности почвы пре-

кратили развитие, не дойдя до фазы цветения, то в варианте с внесением меди они успешно завершили цикл развития и дали даже урожай семян. Вместе с тем применение кобальта в данных опытах не принесло ощутимого эффекта в повышении засухоустойчивости растений. Таким образом, на торфянистых почвах, которые отличаются низким содержанием меди, применение последней положительно сказывается на повышении засухоустойчивости культурных растений.

Несколько позже в исследованиях зарубежных авторов (Scharrer, Agenz, 1941) были получены положительные результаты в повышении устойчивости растений к недостаточному водоснабжению с помощью бора и цинка. Определенную значимость имела и работа Ц. Хамнера (Hamner, 1942), в которой было показано, что применение хлористой платины значительно повышает устойчивость фасоли и томатов к завяданию.

Особенно широко исследования по выяснению роли микроэлементов в повышении засухоустойчивости растений велись в послевоенное время.

Опытами М. М. Окунцова и О. П. Левцовой (1952) было подтверждено положительное действие меди на засухоустойчивость пшеницы. Растения, получавшие этот микроэлемент, значительно позднее завядали в условиях засухи, чем контрольные.

Вопросу о действии микроэлементов, главным образом бора, на продуктивность и химический состав растений на черноземных почвах в условиях сухого земледелия посвящены многочисленные работы М. Я. Школьника и его сотрудников (Школьник, Макарова, 1958; Макарова, 1955; Новицкая, 1956).

В деляночных опытах, проведенных в Каменной степи (Воронежская область) на обыкновенном черноземе в течение ряда лет, было показано (Школьник, Макарова, 1958), что при внесении в почву бора положительное его действие на урожай яровой пшеницы и ячменя, а также подсолнечника проявляется только на фоне высоких доз азота, фосфора, калия. Прибавка урожая в этих опытах достигла 12—17%. Помимо бора положительное влияние на урожай яровой пшеницы на фоне внесения основных микроэлементов оказали марганец и сочетание бора с медью. В некоторых случаях микроэлементы положительно воздействовали на продуктивность растений и по неудобренному фону. В частности, прибавка урожая была получена при внесении

в почву цинка у подсолнечника и цинка, марганца, меди у люцерно-пырейной смеси.

В своих исследованиях в Каменной степи М. Я. Школьник и Н. А. Макарова обратили внимание на то, что поверхностное внесение микроэлементов в почву мало пригодно для районов сухого земледелия, так как быстрое высыхание верхнего слоя почвы делает их малодоступными. В связи с этим они решили испытать действие метода предпосевного закаливания растений в растворах микроэлементов, который, как было показано ранее в условиях вегетационного опыта (Школьник, 1939а), дает почти такие же, а иногда и лучшие результаты, чем внесение микроэлементов в почву. Получаемый при этом эффект, по мнению М. Я. Школьника (1940), является суммарным, а именно эффектом самого намачивания и подсушивания семян (метод П. А. Генкеля, 1937) и эффектом действия находящихся в растворе микроэлементов, что предполагало повышение результативности метода закаливания семян по П. А. Генкелю.

Это предположение подтвердилось опытами в условиях сильнозасушливых 1950 и 1955 гг. При закаливании семян в растворе борной кислоты у растений яровой пшеницы сорта Лютесценс 62, подсолнечника, люцерны, костра безостого и эспарцета были получены лучшие результаты в отношении повышения урожая семян и зеленой массы, чем при закаливании по методу П. А. Генкеля. При применении марганца аналогичные результаты были получены для ячменя и проса. Наилучший эффект в повышении урожая зеленой массы и семян эспарцета наблюдался при совместном применении для закаливания борной кислоты и молибденовокислого аммония.

Ю. В. Новицкая (1956, 1958) серией опытов, проведенных также в Каменной степи, особенно убедительно подтвердила преимущество предпосевного закаливания семян ячменя в растворе борной кислоты по сравнению с закаливанием по методу П. А. Генкеля.

М. Я. Школьник и Н. А. Макарова (1958) осуществили производственные испытания эффективности действия закаливания семян в растворе борной кислоты на засухоустойчивость растений. Опыты проводились в Воронежской и Херсонской областях на больших площадях и показали, что намачивание семян в растворе борной кислоты с последующим их подсушиванием дает достоверное повышение урожая зерновых культур по сравнению с тем, который был получен с применением метода П. А. Генкеля.

Положительное действие бора на засухоустойчивость растений отмечалось в опытах и других исследователей. Так, С. Г. Еникеев (1952) обнаружил, что в условиях жаркого и засушливого климата Киргизии применение бора благоприятно влияет на завязывание плодиков люцерны при недостаточном орошении, а также эспарцета, выращиваемого на богаре. В результате урожай повышался соответственно на 25 и 96%.

Л. Г. Добрунов и другие (1957) в условиях сильной засухи в Казахстане получили повышение урожая пшеницы под действием предпосевного закаливания семян в растворе бора у сорта Акмолинка 1 на 13%, а у сорта Горденформе 10 на 18%. Сочетание этого приема с рядковым внесением фосфора еще больше повысило урожай: соответственно на 23 и 37%.

В опытах А. Г. Силина (1956), проведенных на выщелоченных черноземных почвах Южного Зауралья, положительное влияние на семенную продуктивность люцерны в условиях засушливого лета оказали предпосевные обработки семян бором, медью, магнием и в меньшей степени марганцем. В зависимости от микроэлемента и условий погоды прибавка урожая составляла от 14 до 62%.

Кафедрой агрохимии Саратовского сельхозинститута в течение длительного времени велись опыты по выяснению отзывчивости отдельных культур на различные микроэлементы, а также по установлению наиболее эффективного способа их применения в условиях засушливого юго-востока (Попов, Бунтяков, 1967; Загубина, 1967). Наибольший эффект для яровой пшеницы, ячменя, проса дало применение бора, а для гороха — молибдена. Они повышали урожай зерна и зеленой массы на 7—19%. Самым эффективным способом применения микроэлементов на обыкновенном черноземе также оказалось предпосевное намачивание семян в их растворах. Прибавка урожая от такой обработки дала чистый доход с каждого гектара посевов проса 17—29 руб., гороха 16—26 руб., кукурузы 6—11 руб.

Д. Ф. Проценко с сотрудниками (1964) установили повышение засухоустойчивости двух сортов пшеницы с помощью предпосевной обработки семян цинком и марганцем. В условиях засушливой второй половины вегетации под действием этих микроэлементов была получена прибавка урожая на 13,5—18,4%. Марганец повысил, кроме того, устойчивость сои к искусственной засухе, что сопровождалось повышением урожайности на 7%.

В работе Н. А. Макаровой (1955) сообщается о том, что марганец и медь повысили урожай картофеля в засушливый год соответственно на 50 и 13%. Положительные результаты в повышении урожая при недостаточном водоснабжении под действием намачивания семян в растворах меди, цинка, бора и других микроэлементов были получены и на кукурузе, выращиваемой на щелочных, обыкновенных и карбонатных черноземах (Акимцев, Шакури, 1963; Власюк, 1963). Однако в опытах Г. Н. Попова и С. И. Бунтякова (1973) применение бора в виде внекорневой подкормки слабо сказалось на урожае зеленой массы кукурузы, которая попала под воздействие сильной почвенной и атмосферной засухи. Результаты этих опытов свидетельствуют, очевидно, о низкой эффективности действия бора на засухоустойчивость растений при высокой напряженности метеорологических факторов.

Между тем в работах М. Я. Школьника и его сотрудников (Школьник, Боженко, 1959; Школьник и др., 1966; Боженко, Школьник, 1963), а также Г. Н. Попова (1970) было показано, что кобальт, молибден и особенно алюминий оказывают лучшее, чем бор, влияние на засухоустойчивость растений.

Эффективность действия алюминия в повышении засухоустойчивости растений проверялась и в условиях производственного опыта (Школьник и др., 1966). Для этого в одном из колхозов Саратовской области в сухое и жаркое лето 1960 г. были заложены опыты с предпосевным закаливанием семян яровой пшеницы сорта Горденформе 42 в растворе азотнокислого алюминия. В результате проведения такой обработки была получена прибавка урожая в среднем на 2,3 ц/га, или на 12%, при этом зерно отличалось повышенным содержанием белка. При сочетании предпосевной обработки семян с подкормкой прибавка урожая оказалась еще выше — 3,1 ц/га, или 16,5%.

Замачивание семян в растворах солей микроэлементов представляет значительные трудности для широкого внедрения в практику сельского хозяйства вследствие потребности в больших объемах их растворов. Особенно усложнены операции по последующему подсушиванию семян. Начались поиски новых путей применения микроэлементов в целях повышения засухоустойчивости растений. Ориентиром в этом плане послужили ранние опыты М. Я. Школьника и Н. А. Макаровой (1958), проведенные в Каменной степи, в которых было обнаружено, что намачивание семян

Влияние опрыскивания семян растворами микроэлементов
на урожай яровой пшеницы и ячменя
в условиях засухи (Школьник и др., 1966)

Вариант опыта	Урожай зерна, ц/га	Прибавка урожая	
		ц/га	%
<i>Яровая пшеница Мелянопус 26</i>			
Контроль	21,5	—	—
Алюминий	24,6	3,1	14,4
Кобальт	23,8	2,3	10,7
<i>Ячмень Нутанс 187</i>			
Контроль	18,4	—	—
Алюминий	20,8	2,4	13,0
Кобальт	20,1	1,7	9,2

в значительно меньшем объеме раствора борной кислоты (7% веса семян) дает ощутимую прибавку урожая.

В связи с тем что намачивание семян в указанном объеме раствора не снимает необходимость их подсушивания, было решено испытать метод опрыскивания семян меньшим количеством раствора микроэлементов (2% их веса) при соответствующем повышении в 15—20 раз его концентрации, что позволило бы освободиться от операции подсушивания.

Такие опыты были проведены М. Я. Школьников и его сотрудниками (1966) в Саратовской области в полевых условиях с яровой пшеницей и ячменем при опрыскивании их семян 0,25%-ным раствором азотнокислого алюминия и кобальта. В этих опытах растения в течение длительного времени испытывали действие засухи. Представленные в табл. 2 результаты учета урожая свидетельствуют, что опрыскивание семян микроэлементами, особенно алюминием, значительно повысило урожай обеих культур. Примечательно, что полученная прибавка урожая была сопоставима с той, которая наблюдалась при предпосевном замачивании семян в растворах этих микроэлементов.

Последующие опыты М. Я. Школьника и его сотрудников (Школьник и др., 1970, 1973), а также Г. Н. Попова и С. И. Бунтякова (Попов, 1970; Попов, Бунтяков, 1973), проведенные в условиях засушливого климата Саратовской и Оренбургской областей, подтвердили пригодность пред-

лагаемого метода для сельскохозяйственного производства. В них, кроме того, было выявлено положительное действие на засухоустойчивость растений опудривания семян микроэлементами с применением талька в виде наполнителя, а также содержащими смесь микроэлементов промышленными отходами ПМУ-1, ПМУ-2, ПМУ-7. Прибавка урожая при опрыскивании семян, а также при их опудривании микроэлементами обычно была одинакова или даже выше, чем при намачивании в растворах последних. Важно отметить, что эффект действия микроэлементов не зависел практически от наличия в почве их подвижных форм (Школьник и др., 1970). В этих опытах нашло подтверждение положение о том, что в условиях острodefицитной засухи алюминий имеет некоторое преимущество перед другими микроэлементами, в частности бором, в повышении засухоустойчивости растений.

Разработка удобного способа применения микроэлементов определила перспективность их использования в практике сельского хозяйства в целях повышения засухоустойчивости растений. Этот метод оказался единственно возможным способом применения микроэлементов под кукурузу в Алтайском крае, специфические условия которого (сочетание недостаточной влажности почвы в начальный период развития растений с низкими температурами) делали неэффективным применение микроэлементов под данную культуру в виде предпосевного замачивания семян, поскольку при этом резко снижалась дружность всходов, тормозилось развитие растений и, как следствие, падал урожай (Марочкина, 1969; Макарова, Марочкина, 1966).

Согласно исследованиям Л. М. Кудиновой (1972а), проведенным с клещевиной, применение микроэлементов (Мо, Мп, В) не только повышает устойчивость растений к водному дефициту, но и способствует более успешному протеканию у них репарационных процессов. Растения, получавшие микроэлементы, быстрее выходили из подавленного состояния и лучше преобразовывали морфофизиологическую структуру.

В ряде работ приводятся сведения о действии на засухоустойчивость растений других менее изученных в физиологическом отношении микроэлементов. По данным О. С. Игнаевой и И. П. Быкова (1969), полученным в условиях резко континентального климата Бурятии, положительное действие на засухоустойчивость яровой пшеницы наряду с кобальтом и цинком оказывает никель. В. К. Кашин (1973)

путем применения никеля получил повышение урожая кукурузы в условиях засухи на 16—20%.

М. В. Ефимов и В. В. Однопалый (1969), изучая действие йода на засухоустойчивость растений, выявили неодинаковое его влияние на данный показатель в онтогенезе. Если в начальных фазах развития он влиял положительно на показатели водного обмена, то в конце вегетации снижал устойчивость растений к недостатку воды. Этим, очевидно, объясняется отмеченный Д. Ф. Проценко с соавторами (1964) факт отсутствия эффекта в действии йода при засухе, которая приходилась на вторую половину вегетации пшеницы.

Специальные исследования по выяснению характера действия микроэлементов на устойчивость хлебных злаков к почвенной засухе в онтогенезе были проведены в 50—60-е годы Д. Ф. Сказкиным и его сотрудниками. В этих опытах испытывались различные способы применения микроэлементов: путем внесения в почву, в виде внекорневой подкормки, а также путем предпосевного замачивания семян в их растворах.

Опыты, проведенные совместно с В. Г. Рожковой (Сказкин, Рожкова, 1956; Рожкова, 1959), показали, что при недостатке воды в почве в критический для растений период, который приходится на время образования мужского гаметофита (Сказкин, 1971), бор положительно влияет на урожай ячменя лишь при внесении его в почву перед посевом и непосредственно при засухе. Наибольший эффект был получен при внекорневой подкормке бором за 5 дней до наступления критического периода.

Повышение урожая зерна ячменя и овса при засухе, особенно если она приурочена к критическому периоду, наблюдалось также при внесении в почву меди (Свидерская, 1959а; Сказкин, 1971), цинка (Говырина, 1959), алюминия (Рубинчикова, 1968), марганца (Фомина, 1959). Указанные выше микроэлементы повышали устойчивость растений к засухе в критический период и при использовании их в виде предпосевного замачивания семян в растворах их солей (Свидерская, 1959б).

Существенным достижением проведенных исследований явилось установление зависимости действия микроэлементов от сроков их внесения в онтогенезе. Оказалось, что несвоевременное применение бора и марганца может привести к отрицательным результатам.

С выводами исследований Д. Ф. Сказкина и его сотруд-

ников о том, что наибольший эффект в действии микроэлементов на засухоустойчивость растений имеет место при засухе в критический период, согласуются данные других авторов. Так, в опытах Е. В. Дьяковой (1952) наибольшая эффективность в действии бора на семенную продукцию клевера и люцерны проявилась в том случае, если в период цветения и завязывания семян стояла сухая и жаркая погода. Согласно данным М. Я. Школьника и Р. А. Азимова (1959), при попадании растений земляники в период формирования репродуктивных органов под засуху эффективность действия микроэлементов на конечную продукцию этой культуры значительно возрастала. В этом случае двукратное внекорневое питание растений бором, цинком, марганцем, медью и особенно совместно бором и цинком повышало урожай плодов на 76—187%. При благоприятных же погодных условиях прибавка урожая от применения микроэлементов не превышала 32%. А. П. Алексеев (1973) отметил положительное действие предпосевной обработки семян растворами бора, марганца, цинка, кобальта, йода и хрома на ростовые процессы у кукурузы при наступлении критических периодов в ее водообеспечении.

Итак, результаты многочисленных опытов свидетельствуют, что микроэлементы оказывают положительное влияние на устойчивость растений к водному дефициту. Характерно, что даже на черноземных почвах, отличающихся относительно хорошей обеспеченностью большинством микроэлементов, применение последних, особенно в виде предпосевной обработки семян, позволяет получить прибавку урожая в условиях засушливого летнего периода, что, собственно, и говорит о способности микроэлементов повышать засухоустойчивость растений.

Вместе с тем в некоторых случаях не удалось с помощью микроэлементов повысить засухоустойчивость растений. Например, в работе П. А. Власюка (1952) сообщается о том, что в условиях суховея и вообще в засушливых районах марганец оказывает отрицательное действие на урожай свекловичных семян. Такое его действие автор объясняет следующими причинами. В начальные периоды роста растений марганец усиливает развитие кустов высадок. Мощно развитые кусты требуют большого количества влаги. Однако, не имея достаточного запаса воды в почве, они очень быстро высыхают под действием суховея, и в результате резко падает урожай. На этом основании автор рекомендует отказаться от использования марганцевых

удобрений в засушливых районах. Нам представляется возможным разрешение возникшей проблемы не путем отказа от использования указанных удобрений, а путем изменения способа воздействия ими. В данной ситуации, по-видимому, следовало бы испытать действие внекорневой подкормки этим микроэлементом в засушливый период.

В литературе имеется ряд других данных, указывающих на отсутствие эффекта действия микроэлементов на повышение засухоустойчивости растений (Власюк, Ленденская, 1950; Школьник, Макарова, 1958; Макарова, Марочкина, 1966 и др.). В одних случаях это объясняется токсическими дозировками микроэлементов (Школьник, 1939а; Макарова, 1955), в других — неэффективностью способа их применения (Школьник, Макарова, 1958; Марочкина, 1969), в третьих — слабой отзывчивостью растений на внесение микроудобрений ввиду высокого содержания микроэлементов в почве (Власюк, Ленденская, 1950), в четвертых — различной реакцией растений на воздействие микроэлементами в онтогенезе (Сказкин, 1971).

Следует учитывать, что в каждом конкретном случае, особенно при проведении полевых опытов, могут сложиться специфические условия, которые способны наложить определенный отпечаток на характер действия микроэлементов. Существенную роль в этом явлении могут играть меняющиеся под влиянием засухи физико-химические свойства почвы. Показательны в этом смысле результаты опытов А. Ф. Маринчика и Ф. И. Куринного (1973), которые установили, что эффективность повышенных доз микроэлементов зависит от соотношений и доз других питательных элементов. Показано, что 6-кратная концентрация бора повышает устойчивость сахарной свеклы к засухе лишь при условии приведения в соответствие доз остальных 11 элементов.

Действие микроэлементов на засухоустойчивость растений наряду с другими факторами определяется и биологическими особенностями растительного организма. Известно, что потребность в микроэлементах у растений различна, и они неодинаково реагируют на их недостаток и избыток. Иллюстрацией этому служат опыты В. П. Боженко с соавторами (Боженко, Школьник, 1963; Боженко и др., 1963), в которых было показано, что для ячменя наиболее эффективным из изучавшихся микроэлементов в повышении засухоустойчивости является алюминий, тогда как для овса — молибден.

В теоретическом аспекте особый интерес представляет познание физиологических механизмов, лежащих в основе положительного действия микроэлементов на засухоустойчивость растений. К настоящему времени накоплен значительный экспериментальный материал по данному вопросу.

Рассмотрим прежде всего влияние микроэлементов на водный режим растений. Известно, что нарушение водоснабжения растений сопровождается снижением оводненности тканей, которое и обуславливает их завядание. Как показали исследования А. Х. Таги-заде и С. А. Ахундовой (1955), внесение микроэлементов (В, Мп, Сu, Zn) в почву или опрыскивание ими растений значительно повышает содержание воды в листьях хлопчатника в засушливый период. По мере развития разница между контрольными и опытными растениями по этому показателю возрастала, достигая 11—17%.

Большое значение для адаптации растений к недостатку влаги придается состоянию воды в клетках. Повышение засухоустойчивости у большинства растений сопровождается увеличением фракции связанной воды и снижением фракции свободной воды, что обеспечивает более экономное ее расходование в процессе транспирации. Вопросу о влиянии микроэлементов на состояние воды в растениях посвящены исследования многих авторов.

И. М. Васильева (1960) установила, что уже при оптимальном увлажнении бор, медь и молибден изменяют соотношение между свободной и связанной водой в пользу последней, увеличивая фракцию коллоидно-связанной воды в тканях. Эти микроэлементы повышали также степень гидратации коллоидов протоплазмы, снижали осмотическое давление клеточного сока. В условиях засухи изменения в водном обмене растений под действием микроэлементов носили аналогичный характер, но были выражены значительно сильнее. Сходные закономерности в действии микроэлементов на водный режим растений при засухе были получены в работах других авторов (Новицкая, 1958; Школьник, Макарова, 1958; Школьник, Боженко, 1959; Лукина, 1965 и др.).

В тесной связи с состоянием воды в клетках находится транспирация, которая также зависит от внешних условий. В самые жаркие часы суток в связи с обезвоживанием тканей транспирация обычно падает. Многочисленными опытами показано, что повышающие засухоустойчивость растений микроэлементы снижают ее интенсивность в дневные

часы, предотвращая тем самым непродуктивную потерю воды.

В. Дорфмюллер (Dorfmueller, 1941) в опытах с горохом, фасолью и клевером наблюдал повышение интенсивности транспирации под влиянием бора в нормальных условиях водоснабжения и ее снижение при ограниченном водоснабжении. По данным М. Я. Школьника и Н. А. Макаровой (1957), обработка пшеницы бором повышает интенсивность транспирации листьев растений в утренние часы и снижает ее в послеобеденное время при напряженном водно-тепловом режиме. В. М. Икнеджян (цит. по: Школьник, Макарова, 1958) установил резко выраженное снижение интенсивности транспирации в дневные часы под действием бора, а также молибдена у люцерны и эспарцета в условиях засушливого климата Каменной степи. Согласно Д. Ф. Проценко с соавторами (1962), в условиях водного дефицита применение марганца уменьшает интенсивность транспирации у сои.

Известно также о снижении под действием микроэлементов (Cu, Mn, Zn, B, Mo) интенсивности полуденной транспирации у древесных растений (Всеволожская, 1960; Гусейнов, Гусейнов, 1963; Побегайло, 1964 и др.).

Наблюдаемое снижение интенсивности транспирации растений под действием микроэлементов в условиях затруднительного водоснабжения имеет важное биологическое значение, состоящее в предохранении растений от избыточной потери влаги и более экономном ее расходовании. Причиной такого действия микроэлементов на транспирацию растений может служить более полное закрытие устьиц при засухе (Гусейнов, Гусейнов, 1963), а также их положительное влияние на водоудерживающую способность листьев (Школьник, Макарова, 1957; Ездакова, 1962; Кудинова, 19726). Повышение водоудерживающей способности листьев растений под воздействием микроэлементов в свою очередь возможно как вследствие повышения концентрации клеточного сока (осмотического давления) (Кудинова, 19726), так и в результате увеличения содержания в клетках гидрофильных коллоидов: белков, органических соединений фосфора (Школьник, Боженко, 1959; Васильева, 1960, 1963) и повышения степени гидратации белковых соединений (Васильева, 1960).

И. М. Васильева (1963) считает, что действие микроэлементов на водный режим растений осуществляется в основном посредством их участия в процессах обмена ве-

ществ. Прямому ионному воздействию микроэлементов на коллоиды плазмы отводится незначительная роль ввиду того, что применяемые дозировки очень низки для того, чтобы оказать существенное влияние на биокolloиды.

М. Г. Абуталыбов (1956) выявил специфические особенности в действии микроэлементов на водный режим листьев пшеницы в условиях недостаточного водоснабжения. Так, под действием марганца, меди, бора и цинка увеличивалось содержание воды в листьях пшеницы в дневные часы и уменьшалась интенсивность транспирации в условиях завядания. Но марганец и медь в отличие от бора и цинка вызывали при этом повышение концентрации клеточного сока. Автор приходит к выводу, что рост водоудерживающей силы листьев под влиянием бора и цинка, с одной стороны, и марганца, меди, с другой, осуществляется разными путями: в первом случае вследствие увеличения количества гидрофильных коллоидов, а во втором еще и в результате повышения осмотического давления.

Однако в работах других авторов не было выявлено специфических особенностей в действии отдельных микроэлементов на осмотическое давление клеточного сока. По данным И. М. Васильевой (1963), медь так же, как бор и молибден, снижает осмотическое давление клеточного сока. М. Я. Школьник и В. П. Боженко (1959) наблюдали снижение осмотического давления клеточного сока в условиях засухи под действием молибдена, кобальта и алюминия.

Снижение осмотического давления клеточного сока под действием микроэлементов обычно объясняется способностью их усиливать отток сахаров из листьев в другие органы и превращать эти вещества в иные соединения (Новицкая, 1958; Школьник, Боженко, 1959; Васильева, 1963).

Засухоустойчивость растений определяется многими сторонами водного обмена, в том числе и способностью протоплазмы переносить длительное обезвоживание. В работах некоторых исследователей нашло отражение влияние микроэлементов и на этот важный показатель. И. В. Горидько (1972) установил, что кобальт повышает устойчивость листьев картофеля к обезвоживанию при действии засухи в сочетании с высокой температурой.

Таким образом, анализ приведенного выше материала показывает, что микроэлементы оказывают активное влияние на регулирование водного режима растений в условиях засухи. Повышая оводненность тканей растений, увеличи-

вая количество коллоидно-связанной воды в клетках, снижая интенсивность транспирации, повышая гидрофильность коллоидов и их устойчивость к обезвоживанию, микроэлементы тем самым создают более благоприятные условия для перенесения растениями водного дефицита.

Одну из ключевых ролей в метаболизме растений, а также в их устойчивости к неблагоприятным факторам среды играет азотный обмен. В литературе имеется ряд данных о влиянии микроэлементов на некоторые стороны азотного обмена растений, испытывающих действие недостаточного водоснабжения. Еще исследованиями М. М. Окунцова и О. П. Левцовой (1952) было показано, что под влиянием меди повышается содержание белка у пшеницы в условиях засухи на 22% по сравнению с контрольными растениями.

Выясняя причины повышения засухоустойчивости растений под действием алюминия, молибдена и кобальта, М. Я. Школьник с сотрудниками (Школьник, Боженко, 1959; Боженко, Школьник, 1963; Боженко и др., 1963) установили, что все три микроэлемента заметно повышают уровень белкового азота в молодых листьях овса при засухе, кобальт, кроме того, повышает содержание этой фракции в стеблях, а алюминий — в корнях. В опытах В. Н. Бредихина (1977) повышение засухоустойчивости гороха под действием молибдена сопровождалось изменениями не только количественного, но и качественного характера в белковом комплексе. На фоне повышения содержания белкового азота молибден повышал при засухе содержание водо- и солерастворимых белков, концентрация которых снижалась у контрольных растений. Приведенные данные указывают на способность микроэлементов (Cu, Co, Mn, Al) сохранять при засухе на более высоком уровне синтез белковых соединений.

В. П. Боженко и М. Я. Школьник (1963), анализируя содержание различных фракций азота в органах овса, обнаружили активирование гидролиза белка во время засухи в листьях, что сопровождалось усиленным накоплением аминного азота в стеблях (рис. 2) предположительно за счет транспортировки его из листьев. Авторы придают этому явлению большое значение, считая, что накопление аминного азота в стеблях является приспособительной реакцией растений не только для перенесения губительного действия засухи, но и для восстановления синтетических процессов при репарации. В условиях засухи алюминий и молибден

способствовали более сильному накоплению аминного азота в стеблях растений, благодаря усилению его передвижения из листьев, что предполагает создание более высокого резерва аминокислот для синтеза белка при восстановлении нормального водоснабжения.

Проведенный этими же авторами (Школьник, Боженко, 1959) хроматографический анализ состава свободных аминокислот обнаружил значительное накопление при за-

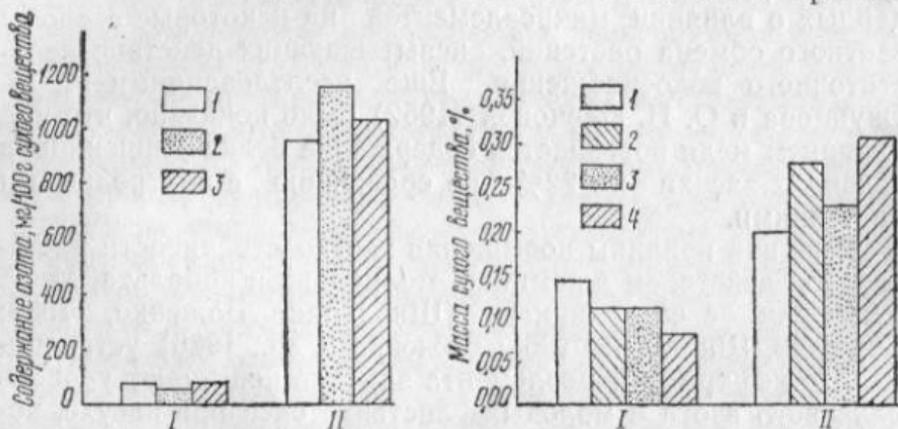


Рис. 2. Влияние алюминия и молибдена на содержание аминного азота в стеблях овса при нормальном водоснабжении (I) и в условиях засухи (II): 1 — контроль; 2 — алюминий; 3 — молибден (Боженко и др., 1963)

Рис. 3. Влияние микроэлементов на содержание аммиака (I) и амидного азота (II) в листьях овса при засухе: 1 — контроль; 2 — алюминий; 3 — молибден; 4 — кобальт (Боженко и др., 1963)

сухе глутаминовой кислоты, аланина, серина и особенно сильно пролина. Пролин представляет особый интерес, поскольку он является наиболее гидрофильным из всех аминокислот (Майстер, 1961), а следовательно, способен повысить гидратацию клетки, выполняя тем самым определенную защитную функцию против ее обезвоживания при засухе. Под влиянием изучавшихся микроэлементов (Co, Mo и особенно Al) содержание пролина при засухе повышалось еще более значительно, что можно рассматривать как усиление защитно-приспособительной реакции растений.

Ф. Д. Сказкин (1971) также отметил стимулирующее действие алюминия на накопление у растений при засухе таких аминокислот, как валин, глицин, аспарагин, гамма-аминомасляная кислота, а также пролина, которым автор

отводит роль аммиаксвязывающих агентов в процессе их синтеза. В пользу такой возможности говорят данные опытов В. П. Боженко и М. Я. Школьника (1963), которые установили, что алюминий, кобальт и молибден снижают содержание аммиака в листьях и стеблях растений при засухе (рис. 3). Как видно из рисунка, параллельно этому происходило повышение образования амидов, физиологическое значение которых также связывается со способностью обезвреживать аммиак. Амиды, кроме того, могут повышать гидратацию биокolloидов и выступать как резерв дикарбоновых кислот, необходимый для реакций переаминирования.

Итак, анализ баланса элементов азотного обмена показывает, что под влиянием микроэлементов, в частности алюминия, молибдена, кобальта и меди, снижаются процессы гидролиза белка в стеблях, сохраняются на более высоком уровне синтетические процессы и происходит накопление соединений, играющих защитную роль в условиях водного дефицита.

Согласно исследованиям В. В. Аникиева и И. П. Быкова (1973), благоприятное действие молибдена на азотный обмен при засухе проявляется и во влиянии на активность нитратредуктазы, участвующей в восстановлении нитратов. Внесение молибдена в почву и внекорневое питание растений ячменя раствором этого микроэлемента повышали активность нитратредуктазы как при нормальном увлажнении почвы, так и при кратковременной засухе, которая резко подавляет активность фермента.

Уменьшение содержания воды в клетках растений при засухе отрицательно сказывается на протекании многих физиологических процессов, в том числе и на фотосинтезе. Учитывая благоприятное действие микроэлементов на оводненность тканей при недостаточном водоснабжении, следует ожидать, хотя бы по этой причине, снижения отрицательного действия засухи на фотосинтез в случае применения некоторых микроэлементов. Это положение находит подтверждение в ряде экспериментальных данных.

С. А. Абаева (1956), по-видимому, одна из первых отметила снижение полуденной депрессии фотосинтеза у хлопчатника при внекорневой подкормке растений бором. В опытах М. Я. Школьника и В. С. Саакова (1964) опрыскивание растений фасоли растворами марганца, меди, молибдена, кобальта, цинка, бора, а также смесью бора с марганцем вело к повышению интенсивности фотосинтеза

и снижению дневной его депрессии, вызванной действием водного дефицита и высоких температур. В некоторые дни у растений, обработанных микроэлементами, интенсивность фотосинтеза в дневные часы была такая же или даже выше, чем у контрольных растений в утренние часы.

О положительном действии бора, марганца, цинка и меди на интенсивность фотосинтеза во время засухи сообщается в работе А. Х. Таги-заде (1962). Аналогичное действие кобальта у картофеля отмечено в опытах И. В. Горидько (1972).

Уменьшение дневной депрессии фотосинтеза под действием предпосевной обработки раствором молибденовокислого аммония получено в условия Орловской области В. А. Володиным (1972) в опытах с картофелем и В. П. Заслонкиным (1972) в опытах с горохом. Оба автора отмечают, что в условиях засушливой погоды влияние молибдена на фотосинтез становится особенно заметным.

По данным В. К. Кашина (1969), благоприятное влияние на фотосинтетическую активность листьев кукурузы в дневные часы оказывает предпосевная обработка семян никелем. В более ранних работах этот автор отмечал, что наряду с никелем йод снижает полуденную депрессию фотосинтеза (Ефимов, Кашии, 1966).

Заслуживают внимания результаты исследований Д. Ф. Проценко с соавторами (1960). В опыте с 4 сортами пшеницы ими было установлено, что внекорневая подкормка растений 0,05%-ным раствором сернокислого цинка, не оказывая существенного влияния на содержание воды в растениях при завядании, задерживает в то же время разрушение хлорофилла в листьях. Причину такой стабилизации хлорофилла цинком авторы видят в усилении прочности связи хлорофилла с белком. Известно также о способности кобальта повышать устойчивость хлорофилла против разрушения при засухе (Горидько, 1972). Отмеченное повышение стойкости фотосинтетических пластид под действием цинка и кобальта в условиях засухи может служить одним из факторов, обеспечивающих большую устойчивость фотосинтеза к воздействию водного дефицита.

Из других физиологических процессов, которые играют важную роль в жизнедеятельности растений, следует остановиться на дыхательном газообмене и активности окислительно-восстановительных реакций. В опытах М. Я. Школьников и Н. А. Макаровой (1958), а также Ю. Е. Новицкой (1958) отмечено снижение интенсивности дыхания во вре-

мя засухи у ячменя и пшеницы под влиянием предпосевной обработки семян бором. Такое действие бора сопровождалось повышением йодвосстанавливающей активности тканей. По данным М. Я. Школьника с сотрудниками (1958), в отличие от бора медь ведет не к усилению, а, напротив, к снижению йодвосстанавливающей активности у кукурузы и клевера при засухе. В другой работе этих же авторов (Школьник, Макарова, 1957) показано, что под влиянием бора параллельно снижению интенсивности дыхания и повышению йодвосстанавливающей активности происходит усиление накопления в тканях аскорбиновой кислоты, которой авторы придают большое значение в устойчивости растений. Ю. Е. Новицкая (1958) в опытах с ячменем установила, что помимо бора положительное действие на содержание аскорбиновой кислоты при засухе оказывает марганец. Более поздними работами М. Я. Школьника с сотрудниками (1960) было выявлено положительное влияние молибдена, кобальта и алюминия на уровень аскорбиновой кислоты в листьях растений независимо от условий увлажнения.

Г. Н. Попов (1970) обнаружил специфические особенности в действии отдельных микроэлементов на содержание аскорбиновой кислоты у кукурузы под влиянием засухи в онтогенезе. Если на ранних этапах развития растений (5-й лист) бор, марганец и алюминий согласованно повышали уровень аскорбиновой кислоты в листьях, то в фазе генеративного развития (цветение метелок) такой эффект продолжал вызывать только алюминий. Два других микроэлемента значительно повышали содержание аскорбиновой кислоты в метелках, где действие алюминия не проявлялось.

В. П. Боженко с соавторами (1963) изучали вопрос о влиянии микроэлементов на энергетику клетки при засухе. Было установлено, что обработка семян подсолнечника раствором бора повышает содержание АТФ в точках роста и корнях при почвенной засухе соответственно на 35—65 и 30—47%. Бор, а также алюминий и особенно кобальт увеличивали уровень макроэргических соединений в точках роста подсолнечника при сочетании почвенной засухи и высокой температуры. Следовательно, одной из причин положительного влияния этих микроэлементов на засухоустойчивость растений служит улучшение под их действием энергетического баланса растений при засухе.

В последнее время внимание исследователей обращено

на изучение особенностей действия микроэлементов на нуклеиновый обмен растений. Отправным моментом этих исследований послужила работа Б. Кесслера и Н. Т. Энгельберга (Kessler, Engelberg, 1962), в которой было показано, что с повышением водного стресса в листьях томатов возрастает активность РНК-азы и снижается содержание РНК.

Исследованиями В. П. Боженко (1968) выявлено участие микроэлементов в устранении нарушений в нуклеиновом обмене растений, возникающих при действии засухи. Оказалось, что предпосевная обработка семян подсолнечника алюминием и особенно кобальтом снижает активность РНК-азы и повышает содержание РНК и ДНК в точках роста растений при водном дефиците. Недавно обнаружено влияние микроэлементов на тонкую структуру ДНК (Боженко, 1978). В опытах указанного автора с подсолнечником отмечалось возрастание под действием алюминия и кобальта содержания 5-метилцитозина на 21—33% при засухе на фоне снижения его содержания у контрольных растений на 7—8% по сравнению с условиями нормального водоснабжения. Повышение степени метилирования первичной структуры ДНК должно иметь важное значение для устойчивости растений, поскольку 5-метилцитозину отводится роль «замка» в стабилизации структуры ДНК.

Приведенные многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о многостороннем действии микроэлементов на метаболические процессы и структурную организацию клетки в условиях недостатка влаги. Направленность изменений углеводного, азотного и нуклеинового обменов указывает на то, что воздействие микроэлементов заключается прежде всего в устранении вызванных действием водного дефицита нарушений в обмене веществ, в упорочении структурных элементов клетки, в усилении защитных реакций, что в совокупности обеспечивает более совершенную саморегуляцию растительного организма при наступлении засухи, а также более успешное протекание репарационных процессов при восстановлении водоснабжения растения.

Рассматривая механизмы действия микроэлементов на засухоустойчивость растений, Ф. Д. Сказкин (1971) на основании главным образом собственных исследований приходит к выводу о том, что общим свойством для всех микроэлементов является их воздействие на протоплазму, изменение структуры которой ведет в свою очередь к изменениям в водном режиме растений и обмене веществ.

При этом автор ссылается на тот факт, что под действием всех изучавшихся микроэлементов (бора, алюминия, марганца, меди, цинка) меняется вязкость плазмы как при оптимальных условиях водоснабжения, так и при недостатке воды в почве. Однако наряду с общими свойствами каждый из микроэлементов, как считает Ф. Д. Сказкин, обладает и специфическим действием на растительную клетку. Так, неоднозначное действие марганца в критический для растений период на урожай зерна при оптимальном и недостаточном водоснабжении связывается с его ролью в окислительно-восстановительных процессах, направленность которых в отмеченных условиях имела противоположный характер. В рассмотренном нами материале также встречались факты специфичности действия некоторых микроэлементов на водный режим, углеводный, белковый обмена и т. д. Вопрос о соотношении специфичности и неспецифичности в действии микроэлементов на засухоустойчивость растений представляет значительный интерес в теоретическом плане, однако он разработан недостаточно. Для его разрешения необходимо проведение специальных исследований.

ПЕРЕУВЛАЖНЕНИЕ

Избыточное увлажнение или временное затопление являются не менее опасными для растений, чем недостаточное водоснабжение. Они возникают в большинстве случаев вследствие обильного выпадения осадков, интенсивного таяния снежного покрова, разлива рек, чрезмерных поливов и встречаются преимущественно на почвах тяжелого механического состава (Остаплюк, 1977; Белецкая, 1979). Это явление наиболее характерно для районов Дальнего Востока, а также наблюдается на немелиорированных землях нечерноземной полосы. Иногда избыток влаги может иметь место и в условиях орошаемого земледелия при обильных поливах. Отрицательное действие переувлажнения на растения в конечном счете выражается в их вымокании.

Главной причиной страдания растений при затоплении является нарушение аэрации в прикорневой зоне, проявляющееся в изменении соотношения между содержанием кислорода и углекислого газа в пользу последнего, что ведет к созданию условий гипоксии. Под влиянием гипоксии нарушается направленность биохимических процессов, резко снижается аэробное дыхание, усиливаются процессы спир-

тового и молочно-кислого брожения, в результате чего накапливаются продукты аномального метаболизма (Белецкая, 1979), которые в высоких концентрациях оказывают токсическое действие на растительные ткани (Остаплюк, 1977).

Возможности применения удобрений, в том числе и микроудобрений, для снижения повреждаемости растений при затоплении и усиления репарационных процессов после устранения условий гипоксии изучены слабо. В опытах М. Я. Школьника (1939а), проведенных еще в 1938 г., отмечено положительное действие бора на устойчивость ячменя к избыточному увлажнению почвы, которое проявилось в значительном повышении урожая зерна (на 40%) по сравнению с контрольными растениями.

О значении меди для повышения устойчивости растений к избыточному увлажнению говорят результаты исследований М. М. Сторожевой (1956). В ее опыте с травосмесью, который был заложен на торфянике, на третий год жизни растений было отмечено выпадение из травосмеси лисохвоста на контрольных делянках, тогда как на делянках, удобренных медью, этот злак хорошо сохранялся. Выпадение лисохвоста в условиях опыта объясняется тем, что, являясь рыхлокустистым злаком, он требует хорошей аэрации, которая в условиях торфянистых переувлажненных почв отсутствует. Сохранение же этого злака в травосмеси в варианте с медью связано, по-видимому, с устранением кислородного голодания предположительно за счет активации обмена веществ и особенно окислительно-восстановительных процессов, в протекании которых медь играет большую роль.

Недавно Е. В. Зайцева (1976) установила повышение под действием меди устойчивости ячменя к затоплению. Характерно, что положительное действие этого микроэлемента на рост и урожай растений было более выраженным на фоне переувлажнения, чем при оптимальных условиях.

В опытах Л. И. Мусориной (1976б) положительное действие на ростовые процессы ячменя при избыточном увлажнении почвы (125% ПВ) оказало замачивание семян в 0,1%-ном растворе сернокислого марганца.

Известно, что при избыточном переувлажнении нарушается азотное питание бобовых растений. В связи с недостатком кислорода в почве интенсивность фиксации азота клубеньковыми бактериями сильно снижается. В. Е. Космакова (1973) проследила влияние внесения молибдена в

Влияние микроэлементов на развитие корневой системы растений сои и на урожай бобов в различных условиях увлажнения (Космакова, 1973)

Вариант опыта	Количество клубеньков на корнях в сосуде	Вес воздушно-сухой массы клубеньков, г	Вес бобов, г
Контроль (нормальное увлажнение)	920	3,6	134,4
Затопление почвы	800	2,5	105,3
Контроль + молибден	873	3,9	142,0
Затопление + молибден	850	2,6	122,0
Контроль + молибден + + медь	870	5,5	151,0
Затопление + молибден + + медь	850	3,1	123,9

отдельности и совместно с медью на развитие клубеньков корневой системы сои и ее урожай при избыточном увлажнении почвы (табл. 3). Как видно из данных таблицы, применение микроэлементов в условиях переувлажнения повысило количество клубеньков на корнях, вес их воздушно-сухой массы, а также вес бобов, что в совокупности свидетельствует о меньшем страдании опытных растений от избытка влаги.

Заслуживают внимания результаты исследований латвийских ученых (Ринькис, Ноллендорф, 1977), которые изучали возможность устранения отрицательного влияния неблагоприятного режима влажности субстрата в диапазоне среднего недостатка или избытка на продуктивность растений с помощью увеличения концентрации элементов питания. Оказалось, что при избытке влаги (80% ПВ) увеличение концентрации минеральных элементов до 150% в кварцевом песке и до 200% в почве сопровождается повышением урожая салата. Особенно эффективным этот прием оказался в почвенной культуре, где урожай повысился с 37 до 90% по сравнению с оптимальными условиями питания и влаги, т. е. практически устранился неблагоприятный эффект избыточного увлажнения. Между тем при недостатке или оптимуме влаги в субстрате снижение или повышение концентрации элементов по сравнению с оптимальными их дозами для нормального увлажнения вело к снижению продуктивности растений. Таким образом, результаты этих опытов свидетельствуют о возможности использования по-

вышенных концентраций минеральных элементов в субстрате для уменьшения отрицательного действия на растения избыточного увлажнения.

С этим положением согласуются данные опытов А. Валласа с соавторами (Wallace et al., 1980), которые показали, что отсутствие аэрирования питательного раствора в отличие от других стрессовых состояний (засоление, недостаток элементов питания, повышенная температура) переносится растениями более успешно при высоких потенциально токсичных концентрациях меди, чем при низких.

Остановимся на физиологических механизмах, участвующих в уменьшении страдания растений от переувлажнения при воздействии микроэлементов.

Работами Ф. Д. Сказкина и его сотрудников (Сказкин, Федорова, 1961; Савицкая, 1963 и др.) показано, что избыточное увлажнение почвы ведет к нарушению водного режима и азотного питания растений. Нарушение водного режима проявляется в снижении общей оводненности тканей и содержания свободной воды, в возрастании количества связанной воды, при этом ослабляется процесс поглощения воды корневыми системами. Основным механизмом регулирования водообеспечения листьев при затоплении, как показано В. Е. Космаковой (1973), служит транспирация.

В. Е. Космакова (1973) изучала влияние молибдена и его сочетания с медью на водный режим растений сои при переувлажнении почвы. В результате было выявлено регулирующее действие этих микроэлементов на водонасыщенность тканей листа, которое, по-видимому, осуществляется вследствие воздействия на содержание связанной воды. Такое действие меди подтвердилось в опытах Е. В. Зайцевой (1976) с ячменем. Растения, получавшие медь, отличались повышенным содержанием связанной и свободной воды, более высокой транспирацией в условиях затопления, что предположительно является результатом как более высокой поглощательной способности корневой системы, так и участия меди в регулировании обменных процессов.

При нарушении нормального водообеспечения у растений при затоплении изменяется метаболизм органических кислот: снижается их содержание, преимущественно за счет ди- и трикарбонновых кислот, что, как считают Н. С. Никонова с соавторами (1973), обусловлено уменьшением поступления в растения катионов, для нейтрализации которых и требуются органические кислоты.

Согласно А. Ф. Скрипченко и Н. С. Никоновой (1973), подкормка картофеля медью независимо от условий увлажнения снижает общее содержание органических кислот, но по-разному действует на наличие отдельных кислот у растений в зависимости от увлажнения. Если при оптимальном водоснабжении медь повышала уровень лимонной и яблочной кислот, то в условиях переувлажнения, наоборот, снижала. Неоднозначное действие меди на содержание органических кислот в различных условиях увлажнения объясняется различным ее влиянием на активность окислительно-восстановительных ферментов.

Тщательное изучение действия молибдена на метаболизм органических кислот у сои при переувлажнении провели Н. С. Никонова с соавторами (1973). Согласно полученным данным, применение молибдена повышает уровень органических кислот в растениях в условиях избыточного увлажнения, при этом изменяется по-разному содержание кислот. Так, при временном переувлажнении в листьях опытных растений отмечено снижение уровня молоновой кислоты, торможение накопления янтарной и фумаровой кислот, повышение содержания лимонной кислоты, а в корнях — лимонной, яблочной и молоновой. Увеличение общего количества органических кислот под действием молибдена может означать усиление активности цикла Кребса, что предполагает увеличение связывания углекислоты в клетках. Связывание углекислоты при образовании органических кислот должно вести в свою очередь к снижению ее токсических концентраций в почве, что, безусловно, служит защитной реакцией для растений. Более высокое связывание углекислоты может объяснить повышенное образование под действием молибдена при переувлажнении яблочной кислоты, которая, накапливаясь в виде яблочнокислого аммония, связывает образующийся после восстановления нитратов аммиак. Вместе с тем увеличение пула органических кислот может быть обусловлено улучшением газообмена в тканях. Снижение в этих условиях уровня янтарной кислоты, которая накапливается при анаэробнозе, как раз и свидетельствует об улучшении аэрации растений.

Улучшение аэрации растений может происходить не только вследствие снижения содержания углекислоты, но и за счет кислорода, освобождающегося в результате восстановления нитратов в процессе «нитратного дыхания». Косвенным показателем усиления «нитратного дыхания» под воздействием молибдена служит полученное Л. Г. Про-

Таблица 4

Влияние молибдена на активность нитратредуктазы в растениях сои, мкг $\text{NO}_2/\text{г}$ сырой массы за 30 мин (Космакова и др., 1974)

Вариант опыта	Культура растений	Активность нитратредуктазы		
		листья	корни	клубеньки
Контроль (нормальное увлажнение)	Почвенная	4,81±0,5	1,30±0,06	56,55±0,91
	Водная	7,28±0,6	1,56±0,04	—
Контроль+молибден	Почвенная	5,72±0,5	1,82±0,0	74,49±1,35
	Водная	9,88±0,0	1,56±0,0	—
Затопление	Почвенная	1,04±0,03	3,38±0,36	73,45±0,52
	Водная	10,70±0,0	3,64±0,05	—
Затопление+молибден	Почвенная	2,21±0,15	1,56±0,02	131,82±6,4
	Водная	4,16±0,36	1,04±0,0	—

зуменщиковой с соавторами (Прокуменщикова, 1973; Космакова, Прокуменщикова, Скрипченко и др., 1974) в опытах с соей активирование нитратредуктазы при внесении этого микроэлемента (табл. 4).

Как видно из приведенных в таблице данных, само переувлажнение активирует нитратредуктазу, особенно заметно в клубеньках. Обработка молибденом в этом случае стимулирует активность фермента в клубеньках, но снижает в листьях и корнях. Падение активности нитратредуктазы в листьях при затоплении объясняется тем, что при высокой активности фермента в клубеньках весь азот поступает в надземные органы в восстановленной форме, и деятельность нитратредуктазы в них теряет свою значимость. Снижение же активности данного фермента под действием молибдена в листьях растений, выращиваемых в водной культуре, и в корнях в почвенной культуре связывается с быстрым исчерпанием запасов нитратов из питательной среды, в то время как клубеньки обеспечивают свою активность за счет фиксации атмосферного азота. Кроме улучшения аэрации тканей повышение активности нитратредуктазы при внесении молибдена способствует лучшему снабжению растения азотом, что, возможно, является одной из причин, обеспечивающих более высокий уровень содержания белка у этих растений при переувлажнении (Прокуменщикова, 1973).

Используя $^{14}\text{CO}_2$, В. Е. Космакова с соавторами (1974) установили, что молибден стимулирует ассимиляцию угле-

кислоты растениями сои при переувлажнении и способствует лучшему оттоку ассимилятов из листьев, который резко подавляется при анаэробнозе.

Проведенное в опытах Л. Г. Прозуменщиковой с соавторами (1973) и В. Е. Космаковой с соавторами (1974) определение интенсивности дыхания показало, что внесение молибдена не изменяет его интенсивности в корнях, которая падает при переувлажнении, но активизирует дыхание листьев при затоплении или в условиях искусственного анаэробноза в пределах 9—14%, повышая при этом долю апотомического пути окисления субстрата. Усилению интенсивности дыхания листьев под действием молибдена авторы отводят роль механизма, компенсирующего недостаток кислорода в корнях путем его передачи через надземные органы. Наличие такого механизма у растений при анаэробнозе продемонстрировано С. В. Солдатенковым и Т. В. Чирковой (1963). Увеличение доли апотомического пути окисления в варианте с молибденом также имеет важное биологическое значение, поскольку этот путь окисления субстрата является энергетически наиболее эффективным (Рубин, Ладыгина, 1974).

Таким образом, положительное действие молибдена на устойчивость бобовых культур к переувлажнению и временному затоплению проявляется в его многообразном влиянии на физиологические процессы. В частности, он снимает напряженность водного режима растений, изменяет количественный состав органических кислот, стабилизируя их обмен, активизирует нитратредуктазу в клубеньках, обеспечивая тем самым лучшую аэрацию корневой системы в процессе «нитратного дыхания» и снабжение растений источником азота, способствует ассимиляции углекислоты и оттоку ассимилятов из листьев в корни, повышает интенсивность дыхания в листьях и увеличивает долю апотомического пути окисления субстрата.

Согласно данным Л. И. Мусориной (1976а), марганец, подобно молибдену у сои, повышает активность нитратредуктазы в листьях ячменя и, кроме того, снижает повышенное содержание нитратов в тканях в условиях затопления. Учитывая, что при недостатке кислорода в тканях устойчивых к затоплению видов растений происходит активирование нитратредуктазы, а у неустойчивых, наоборот, — ингибирование ее активности (Чиркова, 1971), можно заключить, что отмеченное повышение активности нитратредуктазы под влиянием молибдена и марганца служит проявлени-

ем усиления защитно-приспособительных реакций организма.

В литературе имеются некоторые сведения о влиянии микроэлементов на фосфорный и нуклеиновый обмены растений, находящихся в условиях избыточного увлажнения.

В. Колев (1973), создавая условия анаэробнобиоза путем помещения семян в воду без доступа кислорода, установил усиление фосфорного обмена в зародышах фасоли при предпосевной обработке семян 0,001 М раствором сернокислого цинка. Под действием указанной обработки повышалась скорость включения радиоактивного фосфора в свободные нуклеотиды, которая сильно угнеталась с увеличением сроков анаэробнобиоза.

В опытах Е. А. Белявской (1973) внекорневая подкормка кормовой свеклы бором вела к некоторому уменьшению содержания неорганического фосфора и повышению уровня органического, главным образом за счет фосфорных эфиров сахаров, и содержания нуклеиновых кислот, особенно РНК, в листьях растений как в условиях естественного увлажнения почвы, так и при переувлажнении, причем во втором случае эффект был гораздо выше. Стимулирующее действие бора на фосфорный и нуклеиновый обмены в условиях избыточного увлажнения автор связывает с активацией под его действием ассимиляционного процесса и накоплением продуктов фотосинтеза. Этим же автором в опытах с картофелем показано, что внекорневая обработка растений медью снижает уровень ортофосфата и увеличивает содержание свободных нуклеотидов, включающих и макроэргические фосфаты, в условиях затопления, что свидетельствует об улучшении энергетического баланса клетки. В период последствий затопления уровень фосфорсодержащих компонентов (как органических, так и неорганических) под влиянием меди увеличивался, указывая на интенсификацию обменных процессов. Положительное действие меди на фосфорный обмен растений при затоплении отмечено также Е. В. Зайцевой (1976). Обогащение растений ячменя этим микроэлементом активировало поглощение фосфора из почвы, повышало содержание минерального и органического фосфора, в том числе фосфора нуклеотидов и липидов, в тканях при затоплении.

Итак, из приведенных выше данных видно, что повышение устойчивости растений к переувлажнению и временному затоплению под действием микроэлементов опосредуется направленным регулированием обмена веществ в над-

земных и подземных органах. Увеличение под их действием активности нитратредуктазы обеспечивает усиление «нитратного дыхания» и улучшение аэрации корневых систем. Интенсификация фосфорного и нуклеинового обменов, стабилизация белкового обмена, изменение количественного состава органических кислот—все это позволяет растениям лучше переносить временное переувлажнение и быстрее восстановить жизненные функции после его устранения.

ЗАСОЛЕНИЕ

Засоление почв чаще всего наблюдается в засушливом климате и связано с преобладанием испарения над процессом промывания почвы. В ряде районов Средней Азии и Азербайджана площадь засоленных почв достигает 30% (Генкель, 1975). В зависимости от химического состава почвенного раствора засоление может быть сульфатным, хлоридным, содовым либо смешанного вида.

В ходе эволюции ряд растений, относящихся к группе галофитов, приспособился к перенесению повышенных концентраций солей в питательном растворе. Настоящие галофиты накапливают в своих органах большие количества солей без ущерба для развития. Интересно отметить, что проросток галофита малосолеустойчив и приспособляется к нарастающему засолению в онтогенезе в результате направленного изменения в обмене веществ. Следовательно, познание процессов формирования солеустойчивости растений имеет не только теоретическое, но и важное практическое значение, поскольку оно определяет пути целенаправленного воздействия на растительный организм для повышения его устойчивости к высокой концентрации почвенного раствора. Одним из путей снижения вредного влияния солей на растения может служить использование антагонистически действующих химических элементов.

Именно на антагонизме ионов первоначально покоилось выяснение роли микроэлементов в солеустойчивости растений. А такой антагонизм был обнаружен Лебом и Гисом еще в начале нашего века (цит. по: Школьник, 1960). Ими было показано, что вредное действие раствора хлористого натрия на развитие яиц *Fundulus* ослабляется при введении в среду цинка и кобальта. Свинец, никель и уран оказывали слабое антагонистическое действие.

На наличие антагонизма между солями щелочных металлов и микроэлементами при засолении отчетливо ука-

зывали результаты исследований Ц. Липмана и В. Герике (Lipman, Gericke, 1918). В опытах с ячменем, проведенных на песчаных и глинистых почвах, было показано наличие антагонизма между солями натрия (NaCl , Na_2SO_4) и солями меди и цинка (CuSO_4 , ZnSO_4 , CuCl_2 , ZnCl_2 и CuCO_3). На основании полученных данных авторы пришли к заключению о возможности использования солей меди и цинка для мелиорации солонцов, особенно в тех случаях, когда уровень засоления не очень высок.

В работе А. Н. Гюльяхмедова (1961) делается ссылка на положительные результаты, полученные в 1919 г. Сельскохозяйственной опытной станцией штата Калифорния при испытании действия сульфатов меди, свинца, цинка, железа и марганца на рост и развитие ячменя, выращиваемого на почвах сульфатно-карбонатного засоления.

Исследованиями Е. В. Бобко и А. А. Агиняна (1939) установлено, что добавление бора или смеси микроэлементов положительно сказывается на прорастании семян пшеницы на растворе NaCl или Na_2SO_4 . Под действием микроэлементов снижалось поступление хлора в проростки. Положительное действие микроэлементов на солеустойчивость растений подтвердилось и в вегетационных опытах. Так, бор в оптимальной дозе (0,5 мг/кг почвы) повысил урожай зерна более чем в 2 раза по сравнению с засоленным контролем. Важно отметить, что при этом заметно снижалось поступление хлора в растения (с 3,4—6,4 до 2,8—4,3%).

В опытах М. Я. Школьника (1939а) кроме бора повышение солеустойчивости пшеницы было получено под действием марганца и алюминия. Цинк по сравнению с указанными микроэлементами оказал незначительное воздействие. Первые три микроэлемента, а также медь положительно влияли на растения, которые испытывали одновременно действие засоления и засухи. Позднее М. Я. Школьник с сотрудниками (1949) установили повышение солеустойчивости люцерны при внесении в почву бора, марганца и особенно алюминия.

По данным Г. Р. Матухина, С. К. Мерджаньяна (1959) и Л. Х. Слонова (1966), бор, марганец, медь, цинк, алюминий повышают солеустойчивость томата, проса, подсолнечника, выращиваемых на лугово-солончаковых почвах поймы Дона.

Исследованиями, проведенными Я. Г. Барканом с соавторами (1966) на лугово-черноземной солончаковой почве сульфатного засоления, установлено повышение соле-

Влияние подкормки молибденом на урожай растений фасоли при засолении (Мининберг, Ле Зу, 1974)

Вариант опыта	Количество бобов в одном сосуде, шт.		Вес воздушно-сухой массы бобов, г	
	контроль	молибден	контроль	молибден
Без засоления	32	36	56,865	63,370
Засоление:				
0,05% NaCl	19	25	25,885	38,225
0,10% NaCl	12	17	16,855	26,150
0,05% Na ₂ SO ₄	25	30	43,625	47,360
0,10% Na ₂ SO ₄	17	21	29,160	33,140

устойчивости кукурузы путем предпосевного закаливания семян в растворах сульфатов магния и цинка. Растения опытных вариантов дали прибавку урожая зеленой массы на 26—45%.

С. Я. Мининберг и Ле Зу (1973, 1974) в вегетационных опытах изучали влияние подкормки молибденом растений фасоли на ее устойчивость к сульфатному и хлоридному засолению (табл. 5). Из приведенных в таблице данных видно, что молибден значительно ослабил отрицательное влияние засоления на урожай растений, причем на фоне более угнетающего хлоридного засоления это действие проявилось особенно заметно.

Очень чувствительной культурой к засолению является хлопчатник. Уже при 0,05—0,1% содержании хлора в питательном растворе резко падает его урожайность. При увеличении концентрации до 0,2—0,25% рост растений замедляется, симподиальные ветви развиваются слабо, во многих случаях растения угнетаются (Новиков, 1936).

Из работы М. Я. Школьника (1939а) известно, что еще в 1915 г. Бушуев получил значительное повышение урожая хлопчатника и других культур в результате применения марганцевых удобрений на карбонатных, местами сильно засоленных сероземах опытной станции в Голодной степи.

В. А. Новиков (1936) один из первых испытал действие намачивания семян в растворах микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника. Под действием бора было получено резкое снижение поступления хлора в проростки и как следствие повышение их солеустойчивости. Наиболее

оптимальной его концентрацией, улучшающей рост растений на засоленных почвах, оказалась 0,4—0,7% (Новиков, Садовская, 1939). Использование ее вело к более мощному развитию растений при засолении, повышению общего урожая, а также сбора хлопка-сырца (на 47,1% при 0,4%-ном растворе борной кислоты). Примечательно, что относительное повышение урожая в варианте с бором было выше по засоленному фону, чем по незасоленному.

Согласно данным Х. Аманова (1942), повышение солеустойчивости хлопчатника достигается путем проведения яровизации семян в растворе перманганата калия и его смеси с суперфосфатом, а также при внекорневом питании слабыми растворами перманганата калия и борной кислоты.

О положительном действии бора на солеустойчивость хлопчатника свидетельствуют и результаты исследований О. М. Джумаева и А. К. Носова (1945), которые в вегетационных и полевых опытах получили достоверное повышение урожая хлопка-сырца на засоленных почвах при внесении борного удобрения.

А. Н. Гюльяхмедов (1961) в течение продолжительного периода времени (1932—1934, 1956—1957 гг.) изучал действие микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника в условиях Азербайджана. Исследования велись в лабораторных, вегетационных и полевых опытах с включением разных дозировок и способов применения микроэлементов. В результате выполненных работ установлено, что бор, марганец, медь и цинк ускоряют на 4—9 дней появление всходов на засоленном субстрате. Указанные микроэлементы, а также кобальт, молибден, кадмий, примененные посредством намачивания семян в растворах их солей или путем внесения в почву, благоприятно влияют на всхожесть и последующий рост растений на засоленных почвах. Так, если контрольные растения на засоленной почве прекращали развитие на стадии семядольных листьев, то растения, получавшие микроэлементы, в этих же условиях развивались нормально и через некоторое время в зависимости от варианта опыта у них появлялся первый лист.

Используя меченый хлор (^{35}Cl), А. Н. Гюльяхмедов доказал, что микроэлементы, особенно медь и молибден, действительно препятствуют поступлению хлора в растения и тем самым уменьшают его токсическое действие на протоплазму. Проведенный в вегетационном опыте на лугово-сероземной почве учет урожая показал, что внесение

Таблица 6

Влияние микроэлементов на рост и продуктивность хлопчатника на засоленной почве (Мамедов, 1963)

Вариант опыта (микроэлементы, кг/га)	Средний рост растений, см	Количество опавших завязей		Количество коробочек на растении		Урожай хлопка-сырца	
		шт.	% к контролю	шт.	% к контролю	ц/га	% к контролю
Контроль	31	22	100	10	100	15,2	100
Марганец, 10	54	10	46	15	150	16,6	109
Бор, 4	54	14	64	12	120	17,1	112
Медь, 8	58	10	46	14	140	17,5	115
Цинк, 2	59	10	46	14	140	19,8	130
Молибден, 2	59	11	50	16	160	18,5	121
Кобальт, 1	56	18	82	12	120	17,4	114

микроэлементов, особенно при совместном их применении, повышает урожай хлопка-сырца на 14—60%.

Изучению вопроса о влиянии микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника посвящены исследования З. И. Мамедова (табл. 6). Как видно из таблицы, применение микроэлементов оказало положительное влияние на рост растений, формирование генеративных органов и урожай хлопка-сырца. Особенно выделяется действие цинка, который повысил урожай на 30% по сравнению с контролем. Важным фактом, отмеченным в данном исследовании, является уменьшение под влиянием микроэлементов поступления хлор-иона в растения. Так, под действием бора поглощение хлора растениями по сравнению с контролем уменьшилось на 0,02—0,08%, под действием марганца — на 0,02—0,09, цинка и меди — на 0,02—0,11%.

Опытами Б. Г. Остроброд и Л. Ф. Литвиновой (1980) показано повышение урожайности хлопчатника на засоленных почвах (при слабом и среднем уровне засоления) при внесении йодных удобрений. В вегетационных опытах, используя 0,004%-ный раствор КJ, удалось получить нормальные всходы хлопчатника при такой высокой концентрации хлора в субстрате, как 0,2%.

Однако в отношении других микроэлементов известно, что их положительное действие на солеустойчивость растений проявляется преимущественно на слабо- или среднесоленых почвах. На сильнозасоленных они даже снижают ее (Носов, 1958; Гюльяхмедов, 1961). А. К. Носов (1958)

выявил специфику в действии некоторых микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника. Оказалось, что бор повышает солеустойчивость только на слабозасоленной почве, а медь и цинк — и на средnezасоленной. По данным Б. Н. Ягодина и К. Халилова (1978), действие микроэлементов (Zn, Cu, Mn, Mo, Co, J) на солеустойчивость хлопчатника наиболее эффективно при концентрациях хлора в почве 0,01—0,05%. В этом случае микроэлементы заметно снижают концентрацию хлора в растениях, способствуют их росту, плодоношению и повышению урожая хлопка-сырца. Увеличение концентрации хлора в почве до 0,07% значительно снижает эффективность их действия.

В опытах С. Дахия и М. Сингха (Dahiya, Singh, 1976) внесение железа в почву ослабляло отрицательное действие среднего уровня подщелачивания бикарбонатом кальция на растения гороха, но оказалось неэффективным при сильном подщелачивании или засолении.

Помимо перечисленных выше факторов действие микроэлементов на солеустойчивость растений определяется дозой и способом их применения. Об этом свидетельствуют результаты исследований А. Йё и Т. Фловенса (Yeo, Flowers, 1977), которые установили, что действие алюминия на развитие галофита *Suaeda maritima* неоднозначно и зависит как от фона, так и от дозы микроэлемента. На пресном фоне алюминий обычно угнетал растения. При засолении слабые добавки этого микроэлемента стимулировали рост растений, а сильные — угнетали его. По данным Г. П. Задорожного (1978), в условиях слабого хлоридно-сульфатного засоления сероземов Голодной степи бор и марганец улучшают рост и повышают урожай хлопчатника только в случае их применения в виде предпосевной обработки семян; внесение их в почву не давало положительного эффекта.

Что касается физиологических механизмов, определяющих положительное действие микроэлементов на солеустойчивость растений, то они могут быть ориентированы как на уменьшение поступления хлора в растения, так и на его интоксикацию в тканях. Особое место при этом отводится явлению антагонизма ионов. Согласно М. Я. Школьнику (1960), свойством ионов антагонистов является не только способность снижать поступление того или иного элемента в клетки растений, но и снимать отрицательное действие его токсических концентраций в тканях путем противоположного влияния на метаболические процессы.

Уменьшение поступления иона хлора в растения под действием микроэлементов, которое неоднократно отмечалось выше, может происходить вследствие снижения проницаемости протоплазмы. Такие данные имеются в отношении действия бора (Бобко, Агниян, 1939; Новиков, Садовская, 1939), а также марганца, меди и алюминия (Матухин, Мерджаньян, 1959).

Л. Х. Слонов (1966) исследовал влияние бора, марганца, алюминия, цинка при различных способах их примене-

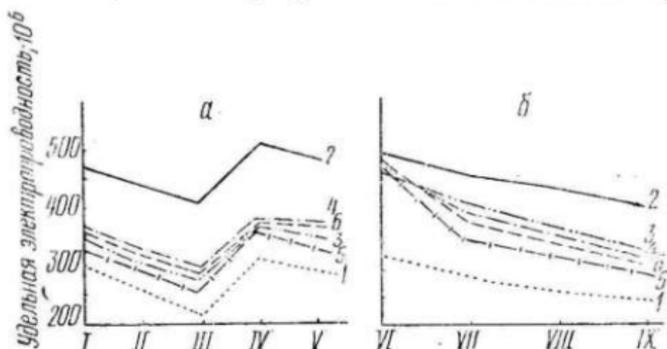


Рис. 4. Влияние микроэлементов на проницаемость протоплазмы клеток листьев подсолнечника (а) и проса (б) в различных фазах развития (I — настоящие листья, II — 6-я пара листьев, III — бутонизация, IV — цветение, V — молочная спелость, VI — кушение, VII — трубкование, VIII — выметывание, IX — молочная спелость) при действии засоления: 1 — контроль (пресный фон); 2 — контроль (засоленный фон); 3 — бор; 4 — марганец; 5 — алюминий; 6 — цинк (Слонов, 1966)

ния на проницаемость протоплазмы клеток листьев и корней подсолнечника и проса, которая определялась электрометрическим методом. Результаты опытов свидетельствуют (рис. 4), что применение микроэлементов в значительной степени устраняет повышение проницаемости протоплазмы, вызванное засолением. Характерно, что такое действие микроэлементов проявлялось вне зависимости от способа снабжения ими растений. Было обнаружено и повышение вязкости протоплазмы у растений, получавших микроэлементы.

Исследованиями ряда авторов (Кустова, 1966; Слонов, 1966) установлено, что наряду с задержкой поступления хлора в растения микроэлементы (Mn, Cu, Al, B, J) переводят его в клетках в связанную форму, что способствует предохранению структурных элементов протоплазмы от прямого и косвенного токсического влияния хлора. По мне-

нию Л. Х. Слонова (1966), связыванию проникающих в клетки токсических солей должно содействовать стимулирующее действие микроэлементов на синтез белковых соединений типа альбуминов и глобулинов. Усиление биосинтеза белка у растений при засолении установлено для цинка, алюминия, бора, марганца, молибдена, йода, меди, (Кустова, 1966; Мининберг, Ле Зу, 1974; Тайлаков, 1976).

Помимо воздействия на связывание токсических ионов увеличение в клетках белковых соединений может оказать влияние на состояние воды и ее фракционный состав. Учитывая роль коллоидно-связанной воды в защите коллоидов плазмы против воздействий высоких концентраций солей (Шахов, 1956), отмеченное повышение содержания гидрофильных коллоидов под воздействием микроэлементов при засолении (Матухин, Мерджаньян, 1959; Слонов, 1966), очевидно, также должно обеспечивать более высокую солевыносливость растений.

Из работы З. И. Мамедова (1963) известно, что в условиях засоления микроэлементы повышают содержание воды в листьях хлопчатника в дневные часы, увеличивают водоудерживающую способность листьев и, как следствие последнего, снижают транспирацию. В результате такого действия микроэлементов расходование воды растениями снижается, а следовательно, и концентрация солей в клетках будет поддерживаться на более низком уровне, что, безусловно, служит проявлением защитной реакции организма.

М. Я. Школьник с сотрудниками (1949) отметили повышение уровня растворимых углеводов и крахмала в листьях люцерны под действием бора, марганца и алюминия, оказавших положительное влияние на солеустойчивость растений. Алюминий увеличил содержание углеводов почти в 2 раза, а крахмала — в 7 раз по сравнению с засоленным контролем. А. Х. Кустова (1966) также сообщила о более высокой по сравнению с другими микроэлементами способности алюминия повышать накопление сахаров в растениях при засолении. По мнению М. Я. Школьника (1960), основная роль сахаров в механизме солеустойчивости растений состоит в стабилизации коллоидов плазмы.

Улучшение углеводного обмена под действием микроэлементов при засолении может быть связано с их положительным влиянием на ассимиляцию углерода в процессах фотосинтеза. В пользу этого говорит ряд экспериментальных данных. Так, в опытах А. Х. Кустовой (1966) внесение

алюминия, цинка, бора, йода в засоленную почву несколько увеличивало в листьях хлопчатника уровень хлорофилла и продуктивность фотосинтеза. С. Я. Мининберг и Ле Зу (1973) установили стабилизирующее действие молибдена на пигментный комплекс листьев фасоли при умеренном уровне засоления. Опытные растения отличались повышенным содержанием пигментов, более прочной связью хлорофилл-белок-липидного комплекса, пониженной активностью хлорофиллазы.

Сведения о влиянии микроэлементов на активность ферментов в условиях засоления весьма малочисленны и противоречивы. По данным З. И. Мамедова (1963), применение борных, медных, марганцевых и цинковых удобрений под хлопчатник ведет к повышению по сравнению с контролем активности каталазы, пероксидазы и полифенолоксидазы при засолении. Однако в опытах А. Х. Кустовой (1966) бор, цинк, а также алюминий и йод снижали активность пероксидазы у растений, росших на засоленном субстрате. Таким образом, вопрос о влиянии микроэлементов на ферментный аппарат растений, испытывающих действие засоления, далек от своего разрешения.

Суммируя рассмотренные выше экспериментальные данные, можно отметить следующие наиболее характерные черты в действии микроэлементов на солеустойчивость растений. Цинк, медь, железо, свинец оказывают положительное влияние на солеустойчивость ячменя, причем такое действие меди и цинка проявляется и при высоком уровне засоления. Произрастанию пшеницы на засоленном субстрате способствует применение борных, марганцевых и алюминиевых удобрений. Бор, марганец и особенно алюминий повышают устойчивость к засолению люцерны, томатов. Бор, марганец, цинк, медь, кобальт, молибден, алюминий, йод благоприятно действуют на развитие хлопчатника в условиях засоления.

Одной из причин положительного действия микроэлементов на устойчивость растений к засолению является их способность препятствовать поступлению хлор-иона в ткани последних. В случае же поглощения растениями засоряющих ионов микроэлементы переводят их в нетоксическую форму. Путем повышения содержания гидрофильных коллоидов, в частности белковых соединений, микроэлементы увеличивают содержание коллоидно-связанной воды, которой отводится важная роль в устойчивости протоплазмы против высоких концентраций солей. Они способствуют на-

коплению в тканях сахароз, защитная роль которых связана со стабилизацией коллоидов плазмы. В некоторых случаях микроэлементы повышают активность окислительно-восстановительных ферментов, активизируя тем самым жизнедеятельность организма. Чрезвычайно важна их способность увеличивать продуктивность фотосинтеза при засолении, что в конечном счете является определяющим фактором повышения урожая растений, произрастающих на засоленных почвах.

Однако вопрос о физиологических причинах повышения солеустойчивости растений под действием микроэлементов изучен еще недостаточно. Имеющиеся данные носят преимущественно характер единичных сообщений, что практически исключает возможность выявить специфичность в действии отдельных микроэлементов. Следует отметить, что наряду с биологическими особенностями растений действие микроэлементов определяется в значительной степени уровнем засоления, что также необходимо учитывать при разработке мероприятий по повышению солеустойчивости растений для конкретных территорий.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ЭКСТРЕМАЛЬНЫМ ТЕМПЕРАТУРАМ

ВЫСОКИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

В природной среде влияние теплового фактора, тесно связанного с интенсивностью солнечной радиации, часто маскируется одновременным действием обезвоживания, засоления и т. д. В связи с этим тепловые повреждения растений в чистом виде проявляются значительно реже, чем повреждения от низких температур, засоления. Эта особенность явилась, по-видимому, одной из причин, обусловивших слабую изученность действия элементов питания, в том числе и микроэлементов, на жаростойкость растений. В ряде работ, касающихся влияния микроэлементов на засухоустойчивость растений, авторами попутно отмечается, что растения испытывали действие не только водного дефицита, но и высоких температур, которое могло ослабляться микроэлементами.

К числу работ, в которых наиболее полно изучено действие микроэлементов на жаростойкость растений, следует отнести исследования Н. С. Петина с сотрудниками (Петин, Молотковский, 1956, 1962; Петин и др., 1963). Ими изучалось влияние цинка на жаростойкость ряда растений в условиях вегетационного и полевого опытов, а также на ход физиологических процессов при действии высокой температуры. В результате было выявлено положительное влияние цинка в виде внекорневой подкормки раствором сернокислой соли на жаростойкость дыни и сахарной свеклы (табл. 7). Как видно из данных таблицы, обработка цинком вдвое увеличила жаростойкость листьев, которая оценивалась по числу оставшихся в живых клеток после прогрева. Это привело к повышению урожая сахарной свеклы в условиях жаркого климата Киргизии на 37%.

Положительное действие цинка на жаростойкость растений первоначально объяснялось усилением под его влиянием образования в листьях органических кислот, способных связывать накапливающийся при высоких температурах токсичный для клеток аммиак (Петин, Молотковский,

Влияние цинка на жаростойкость листьев сахарной свеклы
(Петинов и др., 1963)

Дата	Вариант опыта	Температура, °С	Число живых клеток, %
13. VII	Контроль	40—44	19,2
	Цинк		45,2
15. VII	Контроль	40—45	49,7
	Цинк		100,0
24. VII	Контроль	40—45	44,7
	Цинк		82,9

1956). Позже было обнаружено (Петинов, Молотковский, 1963), что такое действие цинка связано и со снижением интенсивности дыхания при одновременном увеличении доли цианидустойчивой его части. Более высокая устойчивость дыхательного процесса к действию ДНФ предполагает усиление сопряженности дыхания с окислительным фосфорилированием. Наряду с этим отмечено повышение устойчивости дыхания к высокой температуре, предположительно за счет активирования «флавиновой» его фазы, обладающей повышенной устойчивостью к перегреву (Петинов и др., 1963).

Согласно данным, полученным М. Я. Школьником и Н. А. Макаровой (1957) в полевом опыте в Каменной степи, предпосевная обработка семян борной кислотой и медью, как и внекорневое питание этими микроэлементами, повышает жаростойкость листьев гречихи, которая определялась по температуре коагуляции белков. На жаростойкость подсолнечника ни бор, ни медь не оказали заметного влияния. Вместе с тем оба микроэлемента повысили вязкость протоплазмы в листьях как гречихи, так и подсолнечника. Отмеченный факт подтверждает мнение о том, что устойчивость растений к перегреву не определяется только вязкостью протоплазмы (Генкель, 1982).

В. П. Боженко (Bozhenko, 1965) в опытах с подсолнечником изучала действие ряда микроэлементов на энергетический баланс растений в условиях высокой температуры. Определялось содержание АТФ в точках роста растений, росших при нормальной температуре (20 °С), и после воздействия на них в течение 40 мин температурой 50 °С. Ре-

зультаты этого опыта сведены в табл. 8. Из представленных в таблице данных видно, что все изучавшиеся микроэлементы, за исключением цинка, повысили содержание АТФ в точках роста растений при 20 °С. Прогрев их при 50 °С в большинстве случаев вел к снижению содержания АТФ. Все микроэлементы противодействовали снижению АТФ после прогрева, а некоторые из них, в частности цинк, бор и кобальт, даже повышали содержание макроэргических соединений. В другом опыте этого автора алюминий, бор, кобальт повысили содержание АТФ (на 41—93%) в точках роста подсолнечника, испытывающих одновременное действие высокой температуры и низкой влажности почвы. На основании полученных данных В. П. Боженко приходит к выводу, что одной из причин повышенной жаростойкости растений под действием микроэлементов может служить способность последних улучшать энергетический баланс клетки.

В опытах П. А. Генкеля и К. А. Бадановой (1956) с двумя сортами подсолнечника обработка листьев в течение 30 мин хлористым алюминием в концентрации 0,05 М повысила на 2—3 °С жаростойкость растений, которую определяли по температуре отмирания клеток при прогреве. При обработке этим раствором растений *Elodea canadensis* жаростойкость их листьев увеличилась еще более значительно (с 41 до 47 °С). Отмечено, что такое действие алю-

Таблица 8

Влияние микроэлементов на содержание АТФ в точках роста подсолнечника при экспозиции их в течении 40 мин при температуре 20 и 50 °С, мкг Р/г свежей массы (Bozhenko, 1965)

Вариант опыта	20 °С		50 °С	
	мкг Р	%	мкг Р	%
Контроль	26,1	100	19,5	100
Алюминий	27,6	106	26,1	133
Контроль	23,1	100	19,5	100
Цинк	22,8	99	26,1	133
Контроль	18,6	100	17,2	100
Бор	21,5	115	24,8	144
Контроль	23,3	100	22,8	100
Медь	29,5	126	28,7	125
Контроль	12,9	100	16,0	100
Кобальт	14,4	111	19,6	122

миния сопровождалось существенным повышением вязкости протоплазмы (в 1,7—3,7 раза).

М. О. Экзарова (1965) проводила исследование жаростойкости кукурузы сорта ВИР 42 при предпосевном опудривании семян цинком, молибденом, бором, а также их смесью. Жаростойкость определялась по методу Ф. Ф. Мацкова. Согласно сообщению автора, под действием температуры 68—70 °С в течение 10 мин у обработанных микроэлементами растений побурение листьев было заметно меньшим, чем у контрольных. В этой работе, кроме того, указывается на положительную роль цинка в жаростойкости томатов. Так, если при прогреве растений в контроле отмечалось много бурых пятен феофитина на листьях, свидетельствующих о повреждении тканей, то у обработанных цинком растений листья оставались практически полностью зелеными. Этот факт указывает на способность цинка повышать устойчивость пластидного аппарата к повреждающему действию высокой температуры.

Выше нами приводились данные о способности микроэлементов устранять дневную депрессию фотосинтеза. Учитывая, что полуденные часы характеризуются не только напряженным водным режимом, но и высокими температурами, отмеченное явление в какой-то степени может быть связано с положительным влиянием микроэлементов на устойчивость растений к перегреву.

Интересные результаты в этом плане получены М. Я. Школьником с сотрудниками. В опытах с хлопчатником, проведенных в условиях жаркой погоды Таджикистана с использованием меченого углерода, было установлено (Школьник, Грешицева, 1958), что вискорневые подкормки растений медью и марганцем уменьшают или полностью устраняют депрессию фотосинтеза в дневные часы. Действие же цинка и молибдена носило менее определенный характер, хотя в большинстве случаев также уменьшало дневную депрессию фотосинтеза. Полученные противоречивые результаты в варианте с бором авторы склонны объяснять токсичностью примененной дозировки микроэлемента. В другой работе (Школьник, Давыдова, 1959) было установлено повышение интенсивности фотосинтеза под действием бора, меди и цинка в условиях высокой температуры окружающего воздуха (39 °С), которое авторы связывают со способностью этих микроэлементов повышать стойкость белка к высоким температурам, определившей меньшую степень деструкции пластидного аппарата.

В рассмотренных опытах М. Я. Школьника и его сотрудников установлена, кроме того, способность микроэлементов улучшать передвижение ассимилятов из листьев в другие органы, в том числе и в генеративные. Выявлена специфичность в действии отдельных микроэлементов на этот процесс. Так, если марганец улучшал передвижение ассимилятов из листьев в коробочки хлопчатника как в дневные, так и в утренние часы, то бор и в меньшей степени медь, молибден, цинк оказывали аналогичное действие на отток ассимилятов исключительно в жаркое дневное время.

В работе Л. А. Ездаковой (1962) констатируется положительное влияние лития на жаростойкость хлопчатника и табака, которое опосредуется повышением водоудерживающей способности листьев, вязкости протоплазмы, интенсивности фотосинтеза.

Анализ имеющегося экспериментального материала свидетельствует, что применение некоторых микроэлементов снижает негативное действие на растительный организм высокой температуры. Цинк оказывает положительное влияние на устойчивость к перегреву сахарной свеклы, арбузов, дыни, хлопчатника, кукурузы. Бор повышает жаростойкость гречихи и кукурузы, марганец — хлопчатника и кукурузы, медь — гречихи, кобальт и алюминий — подсолнечника, молибден — хлопчатника, литий — табака.

Положительное действие микроэлементов на устойчивость растений к высокой температуре связано с повышенной устойчивостью дыхательных систем к перегреву, с повышением сопряженности дыхания и окислительного фосфорилирования, с усиленным накоплением органических кислот, способных нейтрализовать накапливающийся аммиак, с защитным воздействием на пигментный аппарат, что делает фотосинтетический процесс менее зависимым от внешних условий (уменьшение или устранение дневной депрессии фотосинтеза), с улучшением передвижения ассимилятов из листьев в репродуктивные органы, создающим потенциальную возможность получения более высокого урожая элементов плодобразования и т. д. Характерно, что в некоторых случаях прослеживаются специфические особенности в действии отдельных микроэлементов. Это, по-видимому, касается влияния цинка на процессы дыхания и марганца на передвижение ассимилятов. В целом же вопрос о роли микроэлементов в устойчивости растений к высоким температурам еще далек от своего разрешения.

Необходимо привлечь к исследованию более широкий круг как биологических объектов, так и еще слабоизученных микроэлементов.

НИЗКИЕ И ПОНИЖЕННЫЕ ТЕМПЕРАТУРЫ

Современные взгляды на механизмы морозо- и холодоустойчивости растений

Механизмы адаптации растений к низким температурам изучаются уже длительное время, однако единой теории устойчивости до сих пор не выработано.

Остановимся кратко на причинах неблагоприятного действия низких температур на растения. Действие охлаждения на растительный организм довольно многосторонне, а в случае отрицательных температур опосредуется еще и действием образующегося в тканях льда. Принято считать (Самыгин, 1974), что внутриклеточный лед является губельным для растений, хотя в определенных условиях, как показали японские исследователи (Sakai, Otsuka, 1967), клетки способны переносить малые кристаллы льда. Гибель клетки при внутриклеточном льдообразовании рассматривается как результат «катаклизмического» механического стресса и обезвоживания, которые вызывают разрывы мембран, нарушают компартментацию органоидов и полупроницаемость протопластов, деформируют макромолекулы (Самыгин, 1974; Mazur, 1969).

Аналогичные явления лежат в основе повреждающего действия и внеклеточного льда (Самыгин, 1974). Среди вредных последствий обезвоживания протопластов внеклеточным льдом можно отметить повышение концентрации растворимых солей, сдвиг рН внутриклеточных растворов, изменение конформации макромолекул, а также структурные повреждения протоплазмы при оттаивании. Механическое воздействие внеклеточного льда заключается в деформации протоплазмы при сдавливании ее между стенками и вакуолью.

Согласно гипотезе Дж. Левитта (Levitt, 1962), повреждение клеток морозом обусловлено денатурацией белковых макромолекул вследствие перехода сульфгидрильных групп в дисульфидные. Однако в последнее время эта гипо-

теза встречает серьезные возражения со стороны ряда авторов (Mazur, 1969; Garber, Steponkus, 1976).

Некоторые исследователи (Самыгин, Лившин, 1971; Roberts, 1969) полагают, что к указанным выше повреждающим агентам присоединяется прямое действие низкой температуры на обменные процессы. Так, неодинаковая чувствительность к охлаждению водорастворимых и мембрансвязанных ферментов (Heber, 1968) может создать предпосылки для возникновения дисбаланса в обмене веществ и накопления продуктов аномального метаболизма. Данное явление, по-видимому, более характерно при действии холода на теплолюбивые растения. В случае повреждения растений морозом наибольшего проявления отрицательных последствий дисгармонии биохимических процессов, как считает О. А. Красавцев (1977), следует ожидать после оттаивания тканей.

В последнее время многие исследователи сходятся во мнении, что наиболее чувствительным участком клетки к воздействиям механического и обезвоживающего характера, а также непосредственно низкой температуры является мембранный аппарат (Пушкарь, Белоус, 1975; Williams, Marrayman, 1970; De la Roche, 1979 и др.). Это дало основание некоторым из них (Heber, Santarius, 1976; Wiest, Steponkus, 1978 и др.) заключить, что инактивация мембран служит первопричиной повреждения клетки низкой температурой. Установлено, что с нарушениями при замораживании интактности клеточных мембран связаны такие явления, как высвобождение гидролитических ферментов (Bolduc et al., 1978) и сопрягающих факторов фосфорилирования (Garber, Steponkus, 1976), потеря компартиментации (Самыгин, 1974), изменение состояния макромолекул (Mazur, 1969). В связи с этим уместно отметить, что высказанное еще Н. А. Максимовым (1929) положение о зависимости происходящих при замораживании разнообразных изменений от полупроницаемости клетки послужило основополагающим моментом ряда современных концепций повреждения растений низкой температурой (Шахбазов, 1975; Heber, Santarius, 1976).

В некоторых работах (Цингер, Петровская-Баранова, 1970; Persidsky, Ellet, 1969; Niki et al., 1978) обращается внимание на то, что нарушение при охлаждении компартиментации структур, содержащих лизисные ферменты, может привести к необратимому развитию в клетке автолитических процессов.

Хотя мембранному аппарату отводится первостепенное место в механизме устойчивости растений, однако многие аспекты повреждения мембран низкими температурами еще не раскрыты. Одни исследователи (Heber, Santarius, 1976; Volge et al., 1978) связывают инактивацию мембран с накоплением в окружающем пространстве токсических концентраций неорганических и органических веществ. Другие (Пушкарь, Белоус, 1975) полагают, что наблюдаемое при замораживании обезвоживание нарушает равновесие между системами липид — вода и белок — вода в структуре мембран.

Остается открытым вопрос о механизме инактивации мембран при действии низкой температуры. Наряду с деградацией составляющих компонентов мембран (Родионов, Захарова, 1978; Yamaki, Uritani, 1974) признается участие в этом процессе температуроиндуцированных фазовых переходов с липидной части (Raison et al., 1977).

Несмотря на то что нарушение мембранного аппарата является наиболее очевидным проявлением повреждения клетки низкими температурами, нельзя не согласиться с мнением М. Бурка с соавторами (Burke et al., 1976), что оно может представлять лишь одно из поврежденных мест клетки. В этом смысле характерно высказывание О. И. Красавцева (1977), сводящееся к тому, что не всякие структурные нарушения в клеточных мембранах при замораживании могут выступать в качестве повреждающего агента: лишь необратимые изменения имеют отрицательные последствия для клетки.

Особый интерес представляет вопрос о состоянии клеточных мембран при повреждении теплолюбивых растений низкими положительными температурами. Так, многочисленными исследованиями (Lyons, 1972; Raison, 1973; Simon, 1974 и др.) продемонстрировано наличие связи между повреждением растений холодом и температуроиндуцированными изменениями в структуре и функции клеточных мембран. Свидетельством изменений в мембранах при охлаждении служат факты повышенной их проницаемости для электролитов (Rikin, Richmond, 1979), нарушения структурного состояния органоидов (Кушниренко и др., 1969) и кинетики реакций с участием мембрансвязанных ферментов при температурах ниже критической для организма (Lyons, Raison, 1970; Bruini et al., 1975), а также структурных изменений составляющих компонентов мембран (Raison, Chapman, 1976).

В свете этих данных высказано предположение, что физиологические нарушения, возникающие при охлаждении, являются результатом нарушений в мембранном аппарате, в частности фазовых переходов в структуре липидов (Lyons, 1973; Raison, 1973 и др.). На этой основе построена концепция Дж. Лайонса (Lyons, 1973), согласно которой фазовый переход в мембранных липидах вызывает образование трещин или пор в структуре мембраны, ведущее к повышению проницаемости и потере компартментации, изменяет кинетику мембрансвязанных ферментов, что в свою очередь ведет к дискоординации в обмене веществ, накоплению токсичных продуктов аномального метаболизма, нарушению энергетического баланса, изменению физических свойств протоплазмы. Из трех основных элементов, включенных в механизм повреждения (дисбаланс в метаболизме, накопление токсических веществ, повышение проницаемости мембран), определяющим, по мнению автора, является накопление токсических веществ, поскольку, согласно данным В. Мак Глассона и Дж. Рейсона (Mc Glasson, Raison, 1973), различия в устойчивости растений к охлаждению определяются их способностью компенсировать возникающий при действии низкой температуры дисбаланс в метаболизме.

Концепция Дж. Лайонса получила дальнейшее развитие в работах Е. Симона и его сотрудников (Minchin, Simon, 1973; Simon, 1974). Ими постулировано участие в повреждении холодом двух механизмов: один из них связан с началом фазовых переходов в фосфолипидах и обуславливает изменение активности мембрансвязанных ферментов, второй — с переходом всей популяции фосфолипидов в гелевое состояние и вызывает потерю проницаемости и высыхание клетки. Основной причиной повреждения авторы считают потерю проницаемости мембран.

Выдвигаемая Дж. Лайонсом концепция согласуется с ранее предложенными теориями повреждения теплолюбивых растений холодом, такими, как накопление токсических веществ (Сергеев, 1953; Molisch, 1897), нарушение энергетического обмена (Жолкевич, 1955), изменение физических свойств протоплазмы (Генкель, Баданова, 1956), и объясняет многие физиологические нарушения, связанные с повреждением холодом: повышенную вытекку электролитов (Guinn, 1971), нарушение митохондриальной (Lyons, Raison, 1970; Stewart, Guinn, 1971) и фотосинтетической активности (Schneyour et al., 1973), а также белкового

синтеза (Towers et al., 1973) и водного обмена (Guiaquin-
ta, Gieger, 1973).

Однако Ш. Ямаки и И. Уритани (Yamaki, Uritani, 1974) считают, что в основе повреждающего действия холода лежат не фазовые изменения в мембранных липидах, а необратимые нарушения белковой части мембран, которые ведут к освобождению из их структуры фосфолипидов. Вследствие разрушения структуры мембран происходит высвобождение связанных с ними ферментов, изменение активности последних и, как следствие, нарушение физиологических функций.

Г. Гуинн (Guinn, 1971) и М. Райт (Wright, 1974) высказали предположение, что решающую роль в повреждении мембран при охлаждении играют условия водного стресса, возникающего вследствие превышения транспирации над поступлением воды. Однако недавно А. Рикин и А. Ричмонд (Rikin, Richmond, 1979) показали, что повреждение клеточных мембран при охлаждении не является функцией дегидратации клеток.

Таким образом, приведенные факты указывают, что наряду с процессами фазового перехода в липидах охлаждение вызывает довольно разнообразные физико-химические изменения в составляющих элементах клеточных мембран. Недостаточная изученность этих изменений, по-видимому, служит одной из причин отсутствия единого мнения относительно механизма повреждения теплолюбивых растений низкими положительными температурами. Между тем анализ накопленного экспериментального материала подтверждает мысль о том, что повреждение холодом представляет определенную последовательность между первичными физико-химическими изменениями в клетке и дальнейшими процессами, имеющими значительно большую длительность и часто играющими решающую роль в окончательном эффекте внешнего воздействия (Веселовский, Джанумов, 1974; Удовенко, 1979; Mc Glasson, Raison, 1973).

Переходя к вопросу о механизмах устойчивости растений к низким температурам, необходимо подчеркнуть, что они составляют комплекс адаптивных реакций, выработанных в процессе эволюции в результате приспособления организма к изменяющимся температурным условиям среды (Лархер, 1978). Однако следует учитывать, что свойство устойчивости выражает лишь потенциальную возможность: в основе его лежит активный адаптивный процесс, именуемый «закаливанием». Существенно, что способ-

ностью к закаливанию обладают не только холодостойкие, но и теплолюбивые растения (Дроздов и др., 1977б; Stewart, Guinn, 1969).

Показано (Сулейманов, 1972; Сергеев, 1975), что закаливанию способствуют сложные изменения биохимического и структурного характера, которые направлены, как считает И. И. Туманов (1967), на изменение физического состояния плазмы в сторону усиления ее гелификации. Последнее, по мнению О. А. Красавцева (1977), стабилизирует ферментные системы и поддерживает согласованность метаболических процессов.

Для стабилизации внутриклеточных структур существенное значение имеет накопление защитных веществ (Красавцев, 1977), а также упрочение связи между белками, липидами и хлорофиллом, комплексообразование белков и т. д. (Сулейманов, 1972). В качестве защитных веществ выступают сахара, водорастворимые белки, фосфолипиды, аминокислоты. Механизмы действия их разнообразны и связаны со спецификой того или иного соединения. Установлена их способность снижать вероятность внутриклеточного льдообразования (Williams, 1972), участвовать в структурной перестройке протоплазмы (Васильева, Лебедева, 1963), оказывать стабилизирующее действие на клеточные мембраны, защищая их от повреждения (Heber, 1968; Volge et al., 1978).

Развитию морозо- и холодостойкости растений способствует также адаптивное изменение физических свойств цитоплазматических белков (Shomer-Non, Weisel, 1975). По мнению одних исследователей (Барышева и др., 1975), сущность этого явления заключается в структурирующем воздействии на состояние воды, которой отводится важная роль в определении интенсивности физиологических процессов (Гусев, 1974). Другие (Chou, Levitt, 1972) считают, что изменение качественного состава водорастворимых белков важно с точки зрения функционирования их в качестве ферментных компонентов, поскольку даже незначительные нарушения в структуре белковой молекулы, если это касается ключевых белков или активного центра фермента, могут оказать значительное влияние на каталитические свойства белка и определить характер обменных процессов.

Явление адаптации ферментного аппарата известно из литературы под разными терминами: «повышение качества ферментов» (Благовещенский, 1946), «закалка ферментов»

(Рубин, Соколова, 1949), «изозимное замещение» (Roberts, 1969), «полиморфизм ферментных систем» (Титов, 1978). Сущность его состоит в увеличении метаболического потенциала организма и в защите последнего от утраты ряда функций при стрессовом воздействии (Лебедева и др., 1977; Титов, 1978).

Известно (Кулаева, 1973), что важная роль в регуляции активности ферментов принадлежит веществам гормональной природы. Исходя из этого, Э. Либберт (1976) считает, что стимулирующее действие цитокининов на синтез белка может обусловить повышение морозостойкости растений. Предполагается, что закаливание связано с перестройкой функциональной активности генома, и выдвигается положение о существовании строгого генетического контроля над приспособительными реакциями растений (Титов, 1978; Li, Weiser, 1969). Включение механизма индуцированного синтеза ведет к образованию новых иРНК, а затем в полисомах — новых ферментных белков (Хочачка, Сомеро, 1977; Титов, 1978).

Однако некоторые исследователи (Morton, 1969) отрицают возможность включения генной регуляции в адаптацию белкового комплекса к низкой температуре. Основанием для этого служит положение о том, что различия в активности ферментов обуславливаются не только изменениями первичной структуры, но и конформационными превращениями макромолекулы (Roberts, 1969; Huner, Macdowall, 1978).

Наряду с адаптацией ферментного аппарата первостепенная роль в закаливании растений отводится адаптации мембранного аппарата (Яковенко, Ходос, 1974; Лархер, 1978; Heber, 1968; Мооге, 1975 и др.), которая достигается как за счет перестройки его структуры (Хохлова, 1975), так и путем накопления защитных веществ (Heber, Santagius, 1976; De la Roche, 1979).

Многие авторы связывают адаптацию мембран к низкой температуре с увеличением ненасыщенности жирных кислот мембранных липидов (Родионов, 1978; Smolenska, Kuiper, 1977). Это положение основывается на фактах увеличения степени ненасыщенности указанных соединений при закаливании растений (Нюппиева и др., 1978; Kuiper, 1970), а также на корреляции между степенью ненасыщенности липидов у растений и рангом их холодостойкости (Lyons et al., 1964; Clay et al., 1976). Г. Гренье с соавторами (Grenier et al., 1973) доказали, что усиление синтеза

ненасыщенных жирных кислот является активной приспособительной реакцией растений и находится под генетическим контролем. Сущность отмеченного явления, по мнению одних авторов (Хохлова, 1975), заключается в повышении проницаемости мембран для воды и направлена на устранение возможности внутриклеточного льдообразования, по мнению других (Lyons, Raison, 1970), состоит в обеспечении эластичности мембран, устраняющей фазовые переходы в липидах либо снижающей их температурную границу.

Определенный вклад в адаптацию клеточных мембран может вносить и трансформация белковой части (Roberts, 1969; Hatano et al., 1976). На такую возможность указывают факты изменения электрофоретического спектра белков хлоропластов (Garber, Steponkus, 1972), а также физико-химических свойств митохондриальных белков при прохождении растениями закалывания (Хохлова и др., 1975).

Закалыванию растений сопутствует накопление в их тканях значительных количеств липидов и фосфолипидов (Siminovitch et al., 1968; Grenier, Willemot, 1975). По мнению О. А. Красавцева (1977), синтез фосфолипидов обеспечивает новообразование мембранной системы, являющейся характерным признаком структуры протоплазмы, адаптированной к низкой температуре (Новицкая и др., 1975; O'Neill et al., 1981 и др.).

Функция липидов в механизмах устойчивости растений к низким температурам не исчерпывается их ролью в качестве структурообразователей мембран. Им отводится немалое значение в стабилизации структуры ДНК (Виноградова и др., 1976), в изменении свойств протоплазмы в сторону усиления ее эластичности (Ketchie, 1966), в образовании надмолекулярных комплексов мембран и цитоплазматического матрикса, обладающих способностью функционировать при низкой температуре и сохранять устойчивость к промораживанию (Тюрина, 1975). Важность указанных явлений становится понятной с позиции выдвигаемого О. А. Красавцевым (1977) положения о том, что главенствующая роль в определении важнейших изменений, связанных с температурной закалкой, принадлежит перестройке как мембранного аппарата, так и цитоплазматического матрикса.

Между тем процессы структурной перестройки требуют значительного притока энергии. Необходимо учитывать

также, что с понижением температуры обменные процессы протекают с большей ее затратой (Сулейманов, 1964). Определенное количество энергии требуется и для поддержания структурной организации протоплазмы (Сабинин, 1940; Семихатова, 1974). Следовательно, энергетическому обмену должна принадлежать важная роль в механизмах устойчивости.

Дж. Стьюарт и Г. Гуинн (Stewart, Guinn, 1969) считают, что при снижении запаса энергии ниже предельного уровня клетка не сможет в дальнейшем поддерживать метаболические процессы и интегральность протоплазмы, структурные повреждения не будут репарированы, и в результате наступит общая дезорганизация клеточных структур и обменных процессов. В этом смысле стимулированное накопления АТФ в процессе закаливания и более экономная его трата при охлаждении и промораживании выступают в качестве важнейших предпосылок формирования высокой устойчивости растений к низким температурам.

Развитию высокой устойчивости способствует и возрастание функциональной стойкости фотосинтетического аппарата в процессе закаливания растений, что обеспечивается путем сдвига температурного оптимума фотохимических реакций в сторону низких температур (Кузьмина, 1978; Sawada, Miyachi, 1974), снижения их чувствительности к охлаждению (Михалева и др., 1974; Хисамутдинова и др., 1977), а также упрочения структурных элементов пластидного аппарата (Васильева и др., 1977).

Создание высокого энергетического и восстановительного потенциала возможно и вследствие того, что при снижении температуры световые реакции фотосинтеза тормозятся в меньшей степени, чем темновые, и поэтому в клетках создаются условия для накопления АТФ и НАДФ·Н₂ (Климов и др., 1981; Levitt, 1972).

В процессе прохождения растениями закаливания имеют место адаптивные изменения и в дыхательном аппарате, которые основываются на его гетерогенности (Рубин, Ладыгина, 1974). Показано, что адаптация дыхания к низким температурам включает несколько путей. Она может происходить за счет перехода митохондрий с энергетической регуляции на регуляцию посредством щавелевоуксусного ингибирования сукцинатдегидрогеназы (Войников и др., 1977), а также посредством включения альтернативных путей окисления субстрата, минуя митохондрии (Бакуненко, 1974), и перехода к анаэробнозу (Новицкая,

1971). При этом считают, что в первом случае изменения направлены на сохранение митохондриальных структур (Войников, Усова, 1977), а во втором случае они представляют возможность избежать отрицательного действия низких температур на мембрансвязанные ферменты (Бакуменко, 1974).

Рассмотренный материал, естественно, не охватывает всего многообразия физиолого-биохимических изменений, участвующих в создании устойчивого к низким температурам состояния растений. Тем не менее даже из приведенных источников видно, что явление морозо- и холодостойкости растений определяется как структурно-функциональными особенностями организма, так и его способностью к глубокой перестройке физиологических процессов, связанных с изменениями на молекулярном, субмолекулярном и клеточном уровнях.

Подчеркивая ведущую роль в механизмах адаптации и устойчивости растений к низким и пониженным температурам генетической и энзиматической систем, мы вместе с тем учитываем большую важность и других эволюционно выработанных перестроек (молекулярных, биохимических, физиологических), проявление которых, согласно А. Ф. Титову (1978), зависит от характера экстремальных воздействий. Если при кратковременном действии неблагоприятного фактора доминирующая роль принадлежит молекулярно-биохимическим механизмам, то при длительных экспозициях — генетическим и энзиматическим.

Влияние микроэлементов на повышение устойчивости растений к низким и пониженным температурам

Существует несколько приемов повышения устойчивости растений к низким и пониженным температурам. Это температурная закалка, γ -облучение, применение регуляторов роста, вымораживание клеток и др. Однако не все приемы достаточно надежны и удобны для использования в производственных масштабах. Одним из доступных способов повышения морозо- и холодостойкости растений является регулирование минерального питания, в том числе включая его микроэлементный состав.

Возможности повышения устойчивости растений к неблагоприятным низким температурам с помощью микро-

элементов изучались многими авторами. Впервые широкие исследования в этом направлении были проведены М. Я. Школьником (1955) во Всесоюзном научно-исследовательском институте влажных субтропиков в Сухуми в 1936—1938 гг. Объектами изучения служили саженцы апельсина, пандерозы, помпельмуса. Во всех сериях опытов автором получены положительные результаты в действии марганца, цинка и меди, внесенных в почву, на устойчивость растений к искусственному промораживанию. Бор оказался менее эффективным в этом отношении. Характерно, что влияние микроэлементов на повышение морозостойкости растений проявилось в большей степени без внесения фосфорно-калийных удобрений, чем на их фоне, а также при менее низких отрицательных температурах промораживания, чем при более высоких.

Позже В. Лоулесс и А. Кемп (Lowless, Камп, 1940) подтвердили повышение морозостойкости листьев апельсина, а также абрикоса при внесении в почву меди и цинка.

В это же время К. С. Семакин (1940) испытывал действие некоторых микроэлементов, примененных в сочетании с азотным удобрением, на морозостойкость лимона. В одном из опытов выдерживание растений в течение 6 ч при -6°C привело к полному повреждению листвы контрольных растений. В варианте с алюминием сохранилось 12% листьев. Цинк, медь, марганец, уран, примененные совместно с азотом, хотя и повысили морозостойкость листвы, однако снизили значительно положительный эффект, получаемый от действия одного азота. Как видим, данные этого опыта указывают на неэффективность применения микроэлементов для снижения повреждающего действия отрицательных температур на растения лимона на фоне азотных удобрений.

Обширные исследования по выяснению действия микроэлементов на морозостойкость лимона выполнены К. Ф. Пачулия (1968). В результате было установлено, что эффективность того или иного микроэлемента зависит от способа его применения. Так, при однократной внекорневой подкормке более результативным в повышении морозостойкости растений оказался молибден, тогда как при однократном внесении микроэлементов в почву — медь и бор, а при двукратном — бор и марганец. Существенно, что, как и в опытах М. Я. Школьника (1955), при усилении повреждения растений низкими температурами положительный эффект от применения микроэлементов заметно падал. Так,

в зиму 1959/60 г., когда у контрольных растений подмерзли только листья и старые побеги, применение микроэлементов, особенно в виде однократной подкормки, существенно снизило степень страдания растений. В более же суровую зиму 1963/64 г. они не оказали защитного действия: как контрольные, так и опытные растения вымерзли до корневой шейки.

По данным К. Шира (Shear, 1953), питание тунга повышенными дозами цинка способствует развитию его морозостойкости. Об увеличении морозостойкости грецкого ореха под действием сернокислого цинка сообщается в работе И. Н. Коновалова с сотрудниками (1958).

Известно о повышении зимостойкости яблони при обработке ее бором (Васильева, Сафонова, 1973) и марганцем (Пелгонен, 1965б). В работе Ф. Е. Маленева (1961) делается ссылка на опыт зарубежных ученых, выявивших, что нормальное питание плодовых растений бором повышает их морозостойкость. При недостаточном снабжении растений этим микроэлементом наблюдается обмерзание ветвей и коры, в результате растения оказываются восприимчивыми к заражению грибковыми болезнями.

Согласно исследованиям П. Р. Загриценко и В. И. Комаровой (1969), с помощью полимикродобренний (ППМУ) удается спизить подмерзание кустов смородины в условиях Казахстана.

С. Я. Мининберг (1960) изучал морозостойкость виноградной лозы при внесении в почву марганца и бора. Оказалось, что оба микроэлемента повышают морозостойкость как надземных, так и подземных органов виноградного куста независимо от степени его повреждения в разные годы. Более поздними работами О. К. Добровольского и соавторов (1981) доказана эффективность микроэлементов в повышении морозостойкости винограда при использовании их в виде опрыскивания. Так, внекорневая подкормка винограда сорта Алиготе марганцем и цинком уменьшила гибель глазков с 34 до 24%, что сопровождалось повышением степени вызревания лозы с 88 до 92%.

Как показывает анализ приведенных данных, цинк, медь, алюминий, а в ряде случаев бор, молибден и марганец способствуют повышению морозо- и зимостойкости плодовых культур и винограда. Эффективность их действия определяется многими факторами, среди которых можно назвать напряженность температурного воздействия, способ их применения, соотношение с макроэлементами.

Довольно многочисленны сведения о влиянии микроэлементов на морозо- и зимостойкость озимых и многолетних трав. Данные, свидетельствующие о способности меди повышать морозостойкость озимой пшеницы и ржи, приводятся в работах М. М. Окунцова и М. Н. Силевой (1950), Е. Е. Очеретенко (1951), Л. А. Лебедевой (1969). В опытах А. Г. Михаловского и М. М. Сопильняка (1954) положительное влияние на зимостойкость озимой пшеницы наряду с медью оказала предпосевная обработка семян марганцем. П. А. Власюк с сотрудниками (1959) провели специальные исследования по изучению действия марганца на перезимовку озимой пшеницы в условиях Украины. Предварительно в вегетационных опытах ими было установлено, что внесение этого микроэлемента на фоне органо-минеральной смеси в почву обеспечивает максимальное выживание растений при промораживании их в холодильной камере. Полевые опыты с 6 сортами пшеницы в основном подтвердили положительное влияние марганца на зимостойкость растений. При этом оказалось, что наибольший эффект от действия микроэлемента приурочен к середине зимовки, т. е. к периоду частых температурных флуктуаций, ведущих к потере морозостойкости.

М. М. Володько с соавторами (Володько, Биглов, 1968; Володько, Файзуллин, 1978) наблюдали повышение морозо- и зимостойкости озимых культур в условиях Башкирского Предуралья под действием меди, марганца и молибдена. Наибольшая эффективность меди и марганца среди изучавшихся микроэлементов (Zn, Cu, Mn, B) в повышении морозостойкости озимой пшеницы получена также в опытах М. Г. Абуталыбова (1956) и Н. Д. Рзаева (1962). В последнем случае указанные микроэлементы в значительной степени устраняли отрицательное действие на морозостойкость повышенных доз азота.

В литературе представлены также сведения о повышении морозостойкости озимых культур под действием цинка (Васильева, Лебедева, 1963; Хисамутдинова, 1970), алюминия (Сергеев, Сергеева, 1939; Сергеев, 1953; Гринфельд, 1964), молибдена (Буркин, Цховребовшвили, 1963), кадмия (Смолянинов и др., 1971). Аналогичное действие марганца, меди, молибдена в отношении пшеницы получено в опытах Д. А. Алиева (1959), марганца, меди, цинка — в опытах С. Н. Смолянинова (1964), Л. А. Лебедевой и И. М. Васильевой (1969), марганца, меди, цинка, кобальта, алюминия и бора — в опытах П. В. Полякова (1975).

Вместе с тем, по данным Л. В. Гавриловой (1962), положительное влияние на морозостойкость проростков озимой пшеницы оказывают марганец и цинк, тогда как действие меди малоэффективно.

Данные о неоднозначном влиянии микроэлементов (Mn, Cu, Zn, Co, J) на морозо- и зимостойкость озимых приводятся в работах Д. Ф. Проценко с соавторами (Проценко и др., 1964; Проценко, Колоша, 1969). Так, в опытах с опудриванием семян озимого рапса солями микроэлементов повышение зимостойкости растений было получено под действием марганца и меди, тогда как применение цинка не дало положительных результатов (Проценко и др., 1964). Однако при опудривании семян озимой пшеницы сорта Одесская 16 положительное влияние на зимостойкость растений оказали как марганец, так и цинк (соответственно 53 и 66% перезимовавших растений против 48% в контроле). В то же время в этих опытах отрицательно сказалась на зимостойкости обработка семян бурой (Проценко, Колоша, 1969). При внесении же микроэлементов в почву под пшеницу стабильный положительный эффект в повышении морозостойкости был получен от внесения марганца (100% выживших растений после промораживания при -18°C против 87% в контроле). Внесение в почву кобальта оказало неопределенное влияние, а йод даже снизил морозостойкость (Проценко и др., 1964).

Действие микроэлементов изучалось также в целях повышения зимостойкости многолетних трав. В опытах М. М. Сторожевой (1954), поставленных в условиях Северного Зауралья, в одну из суровых зим отмечалось полное выпадение клевера на контрольных делянках, в то время как на делянках, удобренных медными удобрениями и смесью медных и борных, выпадение оказалось незначительным. Повышение морозостойкости клевера под действием марганца получено в опытах В. Н. Рыбака (1958).

В ряде работ (Дробков, 1952; Боженко, 1956; Буркин, Цховребошвили, 1963) отмечается повышение зимостойкости клевера под влиянием молибдена, причем особенно на неудобренном фоне (Буркин, Цховребошвили, 1963). Согласно данным последних авторов, внесение молибдена в почву в столь ничтожно малых дозах, как 15 г/га, дает положительный эффект, что, безусловно, свидетельствует о высокой эффективности этого микроэлемента для бобовых культур. О положительном влиянии молибдена, а также бора и особенно меди на зимостойкость клевера в условиях

Украины сообщается в работе А. Г. Михаловского и М. М. Социльяка (1953).

Нами (Володько, 1981; Володько, Школьник, 1981) в течение 1976—1978 гг. в Ботаническом институте АН СССР в Ленинграде изучалось влияние микроэлементов на устойчивость к низким температурам газонного растения — райграса пастбищного. Обработку микроэлементами осуществляли путем предпосевного замачивания семян в растворах солей следующих концентраций: 0,02% $ZnSO_4$, $MnSO_4$, H_3BO_3 , $CoSO_4$, $(NH_4)_2MoO_4$ и 0,01% $CuSO_4$, $Al_2(SO_4)_3$. Продолжительность обработки составляла 24 ч. Исследования велись в лабораторных и мелкоделяночных опытах. В первом случае растения выращивали в люминистате и в двухнедельном возрасте проростки подвергали искусственному промораживанию в факторостатной камере «Feutron». Опыты ставились в почвенной культуре. Почва отличалась высоким содержанием подвижных форм фосфора, марганца, цинка, средне обеспечена калием и слабо обеспечена азотом и медью.

Результаты одного из опытов с промораживанием проростков в факторостатной камере при -5 , -6 °С в течение 4 ч представлены в табл. 9. Как видно из таблицы, данный режим промораживания сильно повредил проростки: в контроле выжило только 7% растений. Из микроэлементов наиболее значительно снизили повреждение растений медь и марганец (13 и 17% неповрежденных растений соответственно). Бор, напротив, повысил чувствительность проростков к отрицательной температуре (3% неповрежденных растений).

Таблица 9

**Влияние микроэлементов на устойчивость
2-недельных проростков райграса к промораживанию**

Вариант опыта	Растения, подвергавшиеся промораживанию, шт.	Выжившие растения	
		шт.	%
Контроль	172	12	7,0
Цинк	141	14	10,0
Медь	158	21	13,3
Марганец	172	29	16,9
Кобальт	173	12	6,9
Алюминий	167	18	10,7
Молибден	167	15	9,0
Бор	157	5	3,2

Медь и марганец, которые оказались наиболее результативными в опытах с искусственным промораживанием проростков, а также цинк затем были испытаны в условиях мелкоделяночного опыта. Размер делянок составлял 1 м², повторность 4-кратная. Опыт был заложен 25 мая 1976 г. Данные прироста надземной массы растений за вторую половину первого года вегетации (табл. 10) свидетельствуют

Таблица 10

Влияние микроэлементов на прирост надземной массы райграса во второй половине вегетации

Вариант опыта	Прирост надземной массы за сроки, г сырой массы/100 раст. за 1 сут	
	15.VIII—5.VIII	6.VIII—14.IX
Контроль	1,7±0,1	1,8±0,1
Цинк	2,0±0,2	2,0±0,1
Медь	1,8±0,2	1,6±0,1
Марганец	2,0±0,2	1,9±0,1

о различии в действии изучавшихся микроэлементов на ростовые процессы в период подготовки растений к зимовке. Если цинк и в меньшей степени марганец с понижением температуры воздуха в августе — сентябре усиливали ростовые процессы, то медь, наоборот, значительно их тормозила.

В середине октября резко похолодало, температура снизилась до -8°C , выпал снег. В результате растения получили повреждения, причем наибольшие из них в виде отмирания верхушек листьев, а иногда и целых листьев были зарегистрированы в контроле, тогда как на делянках с медью видимых повреждений не отмечалось. Варианты с марганцем и цинком заняли промежуточное положение. Важно подчеркнуть, что наблюдаемый эффект в повышении морозостойкости растений под действием меди был сопряжен с торможением ростовых процессов в период предшествующий резкому похолоданию.

В течение зимы температура воздуха хотя и снижалась до -24°C (середина января), однако благодаря наличию мощного снежного покрова (до 40 см) она не опускалась ниже -8°C на поверхности почвы, что, очевидно, и обус-

ловило успешную перезимовку растений. Приведенные в табл. 11 данные свидетельствуют, что под действием меди и в меньшей степени марганца наблюдается тенденция снижения выпадения растений в зимний период. Однако ввиду того что различия по вариантам опыта лежат ниже порога учета различий в перезимовке растений (10%), у нас нет достаточных оснований говорить о повышении в

Таблица 11

**Влияние микроэлементов
на перезимовку райграса
в первый и второй год жизни**

Вариант опыта	Выпадение растений, %	
	в первый год зимовки	во второй год зимовки
Контроль	2,9±0,5	31,1±3,4
Цинк	1,6±0,6	40,2±6,1
Медь	0,4±0,1	24,2±1,5
Марганец	1,3±0,4	37,1±3,4

данном случае под действием марганца и меди зимостойкости райграса.

Изучение действия микроэлементов на зимостойкость райграса было продолжено на втором году жизни растений. Как видно из табл. 11, во второй год зимовки растения пострадали значительно сильнее, чем в первый (34% выпадений в контроле по сравнению с 2,9% в первый год). В этих условиях влияние микроэлементов оказалось различным: если в варианте с медью получено статистически достоверное снижение выпадения растений на 10%, то в вариантах с марганцем и цинком, напротив, оно даже несколько повысилось. Как в первый год зимовки, так и во второй повышение зимостойкости райграса под действием меди сопровождалось усиленным торможением ростовых процессов в предзимний период. Отмеченный факт, согласно концепции И. И. Туманова (1979), играет важную роль в повышении морозостойкости травянистых растений, поскольку торможение ростовых процессов рассматривается как необходимое условие успешного их закалывания. Установленное в наших опытах положительное действие меди на зимостойкость райграса согласуется с аналогичным действием этого микроэлемента на другие многолетние травы

и озимые культуры (Окунцов, Силева, 1950; Очерстенко, 1951; Сторожева, 1954; Лебедева, 1969 и др.).

Н. П. Петухова (1960) в условиях Урала изучала влияние микроэлементов на зимостойкость декоративных лиан. В отношении действия цинка были получены следующие результаты. Он значительно повысил зимостойкость представителей рода *Clematis*, у которых увеличил число перезимовавших растений на 60%. У рода *Lonicera* его эффект оказался значительно слабее (повышение зимостойкости составляло всего 5%), а у лиан родов *Solanum* и *Vitis* намачивание наклюнувшихся семян в растворе цинка дало отрицательный результат. Что касается марганца, то, по данным автора, он повысил количество перезимовавших растений у рода *Clematis* на 39%, у рода *Solanum* на 4%, а у двух остальных родов дал отрицательный эффект. Бор в высокой концентрации (2 г/л) положительно влиял только на перезимовку представителей рода *Clematis*. Отсутствие положительного эффекта от применения всех микроэлементов у представителей рода *Vitis* объясняется высокими их концентрациями, хотя может быть связано и с биологическими особенностями растений. В рассматриваемых опытах повышение зимостойкости растений было получено и при внекорневом питании микроэлементами, однако, по словам автора, результат от их действия был ниже, чем при замачивании семян в растворах микроэлементов.

Положительное действие цинка на зимостойкость декоративных растений подтверждено опытами О. А. Фишер (1955). В результате предпосевной обработки семян его раствором гибель колокольчика среднего в зимнее время удалось снизить с 60% в контроле до 16,7%.

Нами (Володько, Школьник, 1981) были продолжены исследования по изучению действия микроэлементов на зимостойкость декоративных растений. В опытах с двумя видами колокольчика (гарганским и продырявленным) изучалось действие предпосевной обработки семян растворами меди и цинка. Представленные в табл. 12 данные свидетельствуют, что статистически достоверное повышение зимостойкости получено только под действием меди у колокольчика продырявленного: 7% выпадений против 15% в контроле (повторность опыта 3-кратная). Действие цинка ни у одного из видов не проявилось.

Результаты перезимовки растений определенным образом отразились в последующем на процессе их цветения (табл. 13). Анализ табличных данных показывает, что у

Таблица 12

Влияние микроэлементов на перезимовку двух видов колокольчика

Вариант опыта	Колокольчик			
	продырявленный		гарганский	
	среднее количество растений на делянках	выпадение растений, %	среднее количество растений на делянках	выпадение растений, %
Контроль	84	15,4±2,4	90	14,4±1,9
Цинк	90	21,4±6,0	90	13,3±3,3
Медь	88	6,8±1,7	90	16,7±1,8

Таблица 13

Влияние микроэлементов на переход к цветению перезимовавших растений двух видов колокольчика (состояние на 6 июня)

Вариант опыта	Количество цветущих растений, %	
	колокольчик	
	продырявленный	гарганский
Контроль	47,8±2,1	7,9±3,2
Цинк	32,2±4,3	10,8±2,7
Медь	62,2±3,5	10,2±2,6

колокольчика продырявленного в варианте с медью, растения которого перезимовали лучше других, цветение было более дружным, тогда как в варианте с цинком, где отмечалось некоторое повышенное повреждение растений, цветение явно задерживалось. У колокольчика гарганского, у которого микроэлементы не оказали влияния на зимостойкость, не наблюдалось различий между вариантами опыта и в цветении растений. Как видно, медь, повышая устойчивость растений к низким зимним температурам, тем самым оказывает благоприятное влияние на формирование их декоративности.

Обращает на себя внимание факт, что, как и в опытах с райграсом, положительное влияние на перезимовку колокольчика оказала медь, тогда как действие цинка проявилось слабо. Отсутствие эффекта в действии микроэлементов на растения колокольчика гарганского свидетельствует о том, что влияние микроэлементов на зимостойкость расте-

ний наряду с другими факторами определяется биологическими особенностями объекта.

Для многих хозяйственно-ценных растений низкая зимостойкость является одним из главных препятствий на пути успешной их интродукции в северные районы. Это, в частности, касается и такого перспективного в зеленом строительстве растения, как виноград девичий. Нами изучалась возможность использования микроэлементов для повышения зимостойкости данной культуры. Испытывали действие меди, цинка, марганца, бора, молибдена, кобальта, алюминия. Перед посевом семена замачивали в растворах солей указанных микроэлементов. Эффект был получен уже на ранних этапах развития растений. Так, бор и алюминий повысили всхожесть семян; медь и цинк ускорили появление всходов; бор, цинк, медь, а также кобальт стимулировали развитие молодых растений. Несмотря на отмеченное влияние отдельных микроэлементов на рост и развитие растений в течение вегетации, ни один из них не смог оказать защитного действия в суровую зиму 1977/78 г. Следовательно, при сильном повреждении теплолюбивых растений отрицательными температурами обработка микроэлементами не дает положительного эффекта.

Согласно существующему мнению (Степанов, 1948; Дроздов и др., 1977б), каждому генотипу растений в пределах по крайней мере одного поколения соответствует определенный диапазон устойчивости, контролируемый, как считает А. Ф. Титов (1978), генетическим аппаратом. Амплитуда и направленность изменений уровня устойчивости в пределах данного диапазона определяется комплексом как внутренних, так и внешних факторов (Дроздов и др., 1977б). Таким образом, говоря о способности микроэлементов повышать устойчивость растений к низким температурам, а возможно, и к другим неблагоприятным факторам, необходимо учитывать, что они могут оказывать свое действие в пределах конкретного диапазона устойчивости, который специфичен для каждого генотипа. Этим обстоятельством, очевидно, и объясняется неудача в попытке обезпечить с помощью микроэлементов перезимовку в условиях Ленинграда винограда девичьего.

Суммируя литературные сведения, а также результаты собственных исследований, можно констатировать, что применение микроэлементов служит одним из способов повышения устойчивости к низким температурам плодовых деревьев и кустарников, винограда, озимых культур и много-

летних трав, а также декоративных растений. Существенно, что их действие проявляется не только в год применения, но и в последующем. Несмотря на то что влияние микроэлементов на различные культуры неоднозначно, все же прослеживается тенденция более благоприятного действия меди и марганца на перезимовку большинства растений, что, возможно, объясняется спецификой этих микроэлементов. Выявилось, кроме того, что в условиях сильного повреждающего действия низкой температуры микроэлементы не способны обеспечить надежную защиту растений. Это следует учитывать при подборе культур и разработке способов повышения морозо- и зимостойкости растений для конкретной климатической зоны.

Значительный ущерб сельскому хозяйству приносят не только зимние повреждения растений, но и заморозки, которые бывают фактически на всей территории нашей страны. Согласно оценке сибирских ученых (Родченко, 1980), заморозки в фазе колошения, молочной и восковой спелости снижают урожай зерновых культур на 29—65%. Ухудшая посевные качества семян, они наносят в то же время ущерб и урожаю будущего года. Для многих теплолюбивых культур выращивание в северных районах вообще невозможно из-за недостатка тепла.

К настоящему времени получен ряд данных о влиянии микроэлементов на устойчивость активно вегетирующих растений к заморозкам и на развитие теплолюбивых растений при низких положительных температурах. В опытах Н. Коженяну (Соженецу, 1953) применение алюминия привело к повышению холодостойкости огурцов и гречихи до -4°C . По данным других авторов (Сенчук, 1969; Абаева, Ходжаев, 1970; Лебедева, Пальм, 1971; Лебедева, 1976), помимо алюминия положительное влияние на холодостойкость огурцов оказывают медь и цинк.

И. А. Буркин (1968) повысил устойчивость гречихи и цветной капусты к заморозкам с помощью обработки растений раствором молибдена. Однако данный прием оказался неэффективным в отношении томатов при сильных осенних заморозках. Это дало основание автору заключить о слабом действии молибдена на заморозкостойкость теплолюбивых растений.

Изучением вопроса о влиянии предпосевных обработок семян растворами микроэлементов на холодостойкость кукурузы специально занимался С. А. Абдурашитов (1957). В результате проведенных им исследований было выявлено

положительное действие меди, цинка, молибдена и особенно алюминия на повышение холодостойкости молодых растений этой культуры. Марганец и бор оказались менее эффективными.

К. И. Кириллова (1967) проследила влияние молибдена на устойчивость кукурузы к естественным понижениям температуры в условиях Красноярского края. В ее опытах подтвердилось положительное действие этого микроэлемента. В результате предпосевного замачивания семян в растворе молибдата аммония устойчивость проростков к низким температурам, определяемая по числу поврежденных проростков, повысилась на 19—30%. Важно отметить, что последствие повторной обработки семян проявлялось в двух последующих поколениях.

Работами П. А. Власюка и его сотрудников (Власюк и др., 1967; Власюк, 1969), а также Д. Ф. Проценко и соавторов (1964) показана возможность повышения холодостойкости кукурузы посредством опудривания семян солями марганца, цинка, алюминия, молибдена и бора. В табл. 14 представлены данные одного из опытов этих авторов с промораживанием молодых растений двух сортов кукурузы при температуре -1 , -2 , -3 °С в течение 6 ч, из которых видно, что наибольшее количество жизнеспособных растений сохранилось в вариантах с обработкой семян марганцем, алюминием и бором. Положительное действие цинка отчетливо проявилось только у сорта ВИР 42. В варианте с молибденом по мере усиления температурной нагрузки повреждаемость растений снижалась меньше и приближалась к уровню контроля. Таким образом, как и в опытах И. А. Буркина (1968), положительное

Таблица 14

**Влияние микроэлементов на холодостойкость кукурузы
(Проценко и др., 1964)**

Вариант опыта	Выжившие растения, %					
	Буковинский 3			ВИР 42		
	-1 °С	-2 °С	-3 °С	-1 °С	-2 °С	-3 °С
Контроль	75	73	65	65	60	52
Марганец	94	86	80	84	80	73
Цинк	78	73	68	80	78	72
Алюминий	82	80	71	82	81	80
Бор	93	86	80	76	60	56
Молибден	91	72	61	65	68	50

действие молибдена проявляется только при слабых заморозках.

По данным украинских авторов (Власюк, 1968; Мишустина и др., 1971), применение медных удобрений для повышения холодостойкости кукурузы особенно эффективно на болотных почвах, что, по-видимому, связано с низкой обеспеченностью их подвижными формами этого микроэлемента.

Многолетние наблюдения Е. Л. Елькиной с соавторами (1961) выявили некоторые специфические особенности в действии микроэлементов на холодостойкость кукурузы в условиях Сибири. Установлено, что при пониженном температурном режиме в период прорастания семян цинк и кобальт ускоряют на 3—4 дня появление всходов, тогда как бор такого действия не оказывает. И в дальнейшем цинк и кобальт, с одной стороны, и бор, с другой, влияли по-разному: в холодные годы первые, как правило, стимулировали первоначальный рост, в результате чего опытные растения выгодно отличались от контрольных. Действие же бора проявлялось только в годы с благоприятными температурными условиями. Однако в опытах Г. П. Высокоса и Б. И. Герасенкова (цит. по: Шевчук и др., 1974), проведенных также в Сибири, применение бора в сочетании с марганцем повысило холодостойкость проростков кукурузы. Под действием предпосевной обработки семян смесью указанных микроэлементов всходы кукурузы сорта Белоярое оказались примерно в 3,5 раза более стойкими к низким температурам, чем всходы из контрольных семян. Отмеченный факт свидетельствует о том, что эффект в действии микроэлементов на холодостойкость растений, кроме всего прочего, определяется и сочетанием с другими микроэлементами.

Заслуживает внимания и сообщение М. В. Ефимова (1962) о действии никеля на холодостойкость кукурузы. В опытах, поставленных автором в одном из районов Бурятии, было обнаружено, что растения, обработанные 0,02%-ным раствором хлористого никеля, выдерживают почти без повреждений двукратный снегопад и заморозки до $-3,5^{\circ}\text{C}$.

В работе А. Дикуса (Dycus, 1969) сообщается о положительном влиянии цинка на повышение холодостойкости томатов и об отсутствии такого действия со стороны меди и железа.

Широкие исследования по изучению возможности использования микроэлементов для повышения холодо-

стойкости хлопчатника проведены в Средней Азии С. С. Абаевой и ее сотрудниками (Абаева, Мардиев, 1961; Абаева, 1962; Абаева и др., 1967; Ходжасв, 1968), которые установили высокую эффективность цинка, марганца и особенно меди для этих целей.

Положительные результаты получены в повышении заморозкоустойчивости картофеля при обработке клубней раствором марганца (Ананьина, 1960). По данным С. Н. Дроздова и других (1977б), устойчивость ботвы картофеля к заморозку (в пределах 8—10%) увеличивает смазывание его клубней в период прорастивания растворами медного купороса и борной кислоты. В то же время действие обработки сернокислым цинком находилось в пределах ошибки опыта. Интересно, что в опытах В. В. Нестерева (1961), поставленных в Бурятии (цит. по: Шевчук и др., 1974), внекорневая подкормка картофеля 0,1%-ным раствором сернокислого цинка даже повысила чувствительность ботвы к раннеосенним понижениям температуры и, как следствие, снизила урожай клубней и надземной массы.

По данным Л. П. Тропиной (1963), положительное влияние на холодостойкость проростков бахчевых культур оказывает применение цинка, кобальта и бора в сочетании с температурной закалкой.

Исследованиями В. А. Воробьева, А. И. Коровина и соавторов (Коровин, Воробьев, 1965; Воробьев, 1969, 1971; Воробьев и др., 1969; Воробьев, Пигарева, 1980) показано благоприятное действие кобальта, бора, ванадия и молибдена на развитие бобовых культур и их азотфиксирующую активность при пониженной температуре (5—7 °С). Особое внимание в этих исследованиях уделено выяснению действия молибдена, поскольку этот микроэлемент играет важную роль в жизни бобовых, в частности в фиксации азота. Отмечено (Воробьев, 1971), что за исключением бора все микроэлементы действуют более эффективно на инокуляцию растений при пониженных температурах, чем при оптимальных. Например, применение молибдена при оптимальных температурах привело к повышению продуктивности растений всего лишь на 4%, а размеров азотфиксации на 18%, тогда как при температуре 5—7 °С — соответственно на 14 и 37% (Воробьев, Пигарева, 1980). Существенно, что эффективность молибдена возрастала по мере снижения дозы вносимого азота (Воробьев, 1969).

Однако при действии заморозка (—6, —8 °С) влияние

той же дозы молибдена носило иной характер, о чем свидетельствуют результаты опытов с кормовыми бобами (табл. 15). Как видно из приведенных в таблице данных, применение молибдена в данном случае привело к снижению устойчивости к действию заморозка, что особенно ярко проявилось у растений, прошедших предварительное закалывание при низкой положительной температуре. В результате у них в последующем отмечалось наиболее сильное по

Таблица 15

Влияние условий питания и предшествующей температуры на устойчивость кормовых бобов к заморозку ($-6, -8^{\circ}\text{C}$)
(Коровин, Воробьев, 1965)

Вариант опыта	Поврежденные растения при предшествующей температуре, %	
	18—22°C	5—7°C
РК (фон)	52	45
Фон + 50 N	45	32
Фон + 50 N + 15 Мо	55	60

отношению к варианту без заморозка снижение как размеров азотфиксации, так и урожая. В связи с этим интересно отметить, что в опытах В. Е. Шевчук (1966) молибден, как и бор, оказал меньшее действие, чем марганец, в повышении устойчивости гороха и люпина к весенним заморозкам в Иркутской области. Это еще раз свидетельствует о невысокой эффективности этого микроэлемента в повышении устойчивости растений к заморозкам.

А. И. Коровин (1972), руководствуясь положением о том, что морозостойкость растений находится в обратной зависимости от интенсивности ростовых процессов, связывает отрицательное действие молибдена на заморозкоустойчивость бобовых с его свойством интенсифицировать ростовые процессы, особенно у растений, произрастающих при низкой положительной температуре. Однако анализ полученных В. А. Воробьевым (1969) данных указывает на то, что рассматриваемое явление носит более сложный характер. Об этом свидетельствует установленный факт обратной зависимости действия молибдена от величины вносимой дозы минерального азота. Оказалось, что наблюдаемое снижение заморозкоустойчивости растений в ре-

зультате применения молибдена происходит в случае использования низкой дозы минерального азота (1/10 нормы). Применение его при более высокой дозе азота (1/5 нормы), судя по размерам накопления растениями азота и его фиксации, заметно уменьшает отрицательное действие заморозка. Учитывая, что при низкой положительной температуре малые дозы азота и молибден стимулируют фиксацию атмосферного азота, автор рассматриваемой работы заключает, что в снижении устойчивости бобовых к заморозку в большей степени ответствен биологический азот, чем молибден. За последним признается лишь косвенное участие, состоящее в стимулировании поступления в растение азота. Остается, однако, неясным, в чем состоит специфичность в действии биологического азота на заморозкоустойчивость, поскольку повышенные дозы минерального азота способствовали повышению устойчивости растений к заморозку.

О роли микроэлементов в повышении холодостойкости растений свидетельствует и ряд других сведений. Так, В. П. Дадыкин (1952) установил, что применение марганца, бора и особенно платины может служить одним из способов устранения вредного влияния холодных почв на развитие ячменя. В опытах А. И. Коровина (1972) микроэлементы (В, Zn, Cu) благоприятствовали развитию пшеницы исключительно при выращивании ее на «холодных» почвах песчаного механического состава. В результате сокращался у растений на 5 дней вегетационный период и повышался урожай зерна с 7,0 до 9,5 г/сосуд. На глинистой почве внесение микроэлементов не влияло на указанные параметры. Эти данные, по мнению автора, указывают на то, что внесение микроэлементов в условиях недостатка тепла значительно приближает бедные песчаные почвы к богатым глинистым. Аналогичного характера данные получены А. А. Шаховым (1962) и С. В. Зайцевой с соавторами (1962). В их опытах внесение бора на фоне северной дозы основных микроэлементов повышало плодородие почв Крайнего Севера до уровня Подмосковья.

Косвенным свидетельством положительного действия марганца и бора на холодостойкость гречихи могут служить результаты исследований Н. Я. Коккина (1956). Путем намачивания семян в растворе сернокислого марганца и опрыскивания растений борной кислотой им было получено повышение урожая этой культуры в условиях холодного лета Карелии соответственно на 26 и 38%. Однако

при использовании микроэлементов путем внесения их в почву эффект был незначителен.

Интересные соображения о причинах преимущества предпосевной обработки семян микроэлементами перед их внесением в почву высказал А. И. Коровин (1972). Он считает, что это обусловлено тем, что переход проростков с гетеротрофного к самостоятельному автотрофному питанию представляет своеобразный «критический период» в жизни растений, когда они, израсходовав минеральные вещества семени и не будучи еще способны удовлетворить свои потребности за счет минеральных веществ почвы, испытывают в них временный недостаток. В это же время растения обладают пониженной устойчивостью к неблагоприятным факторам среды, в том числе и к низким температурам. В связи с этим обогащение зародыша микроэлементами должно улучшить питание растений в этот критический период, а следовательно, и обеспечить их более высокую устойчивость к экстремальным условиям.

Известно также о повышении под действием микроэлементов заморозкоустойчивости декоративных растений. По данным О. А. Фишер (1955), микроэлементы положительно влияют на устойчивость настурции к осенним заморозкам. В ее опытах контрольные растения этой культуры оказались полностью поврежденными действием первого осеннего заморозка (-1°C). В вариантах с цинком, бором и марганцем растения перенесли этот заморозок без значительных повреждений и продолжали цветение еще в течение 23 дней до установления морозной погоды (-3°C). Таким образом, повышая заморозкоустойчивость растений, микроэлементы тем самым продлевают период их жизни, что имеет важное значение в озеленении городов.

И. П. Петухова (1960), изучая действие марганца и цинка на устойчивость лиан к низким температурам, отметила его неоднозначность. Если марганец снижал повреждение растений весенними заморозками, то о цинке этого нельзя сказать.

В наших опытах (Володько, 1981; Володько, Школьник, 1981) обнаружены специфические особенности в действии меди и цинка на заморозкоустойчивость декоративных растений. В табл. 16 представлены данные о влиянии этих микроэлементов на устойчивость двух сортов фиалки садовой к весенним заморозкам (до -8°C), которые вызвали необратимые повреждения значительной части генеративных органов и розетки листьев.

Влияние микроэлементов на устойчивость фиалки садовой к весенним заморозкам

Вариант опыта	Среднее количество растений на делянке, шт.	Число делянок	Растения с поврежденными вегетативными органами, %	Среднее количество цветков на делянке, шт.	Из них повреждено заморозками, %
<i>Ночная королева</i>					
Контроль	87	3	18,3±3,7	28	39,2±1,8
Цинк	85	3	16,4±1,7	40	27,5±2,9
Медь	90	3	20,0±2,6	63	19,0±5,5
<i>Гелиос</i>					
Контроль	87	3	18,3±3,3	15	80,0±12,4
Цинк	89	3	3,3±1,7	22	31,8±9,3
Медь	88	3	18,1±2,4	18	44,4±5,6

Данные таблицы свидетельствуют о значительном повышении под действием цинка устойчивости к заморозкам вегетативных органов у сорта Гелиос; медь же не оказала подобного влияния. Между тем оба микроэлемента снизили повреждение заморозками генеративных органов растений, при этом действие меди проявилось в большей степени у сорта Ночная королева, тогда как действие цинка — у сорта Гелиос. Отмеченное положительное влияние микроэлементов на устойчивость генеративных органов к отрицательной температуре сказалось в последующем на процессе цветения (табл. 17). Так, оба микроэлемента стимулировали переход растений к цветению в весенний период и положительно влияли на его обильность. Характерно, что, как и для заморозкоустойчивости, действие меди на процесс цветения более эффективно для сорта Ночная королева, а действие цинка — для сорта Гелиос. Таким образом, микроэлементы, повышая устойчивость растений к весенним заморозкам, благоприятно влияют на формирование их декоративности.

В опытах с колокольчиком продырявленным действие меди и цинка на устойчивость его к заморозкам изучалось на втором году жизни (табл. 18). В середине октября растения, проходившие цикл вторичного цветения, подверглись действию заморозка до -5°C . Повреждения получали не только генеративные органы, но и вегетативные. Как свидетельствуют данные табл. 18, оба микроэлемента значи-

тельно повысили устойчивость растений к заморозку. Так, в варианте с цинком повреждаемость вегетативных органов снизилась на 14%, а генеративных — на 25%, в варианте с медью — соответственно на 19 и 19%. Приведенные данные указывают на высокую способность цинка повышать заморозкоустойчивость генеративных органов.

Влияние цинка и меди на устойчивость однолетних растений к осенним заморозкам изучалось нами в опытах с бархатцами и циннией. Результаты двухлетних опытов с бархатцами сведены в табл. 19. В первый год растения попали под действие заморозков в середине сентября, когда температура воздуха опустилась до -2°C . Цинк достоверно на 16% снизил повреждение растений этим заморозком. Действие же меди находилось в пределах ошибки

Таблица 17

Влияние микроэлементов на процесс цветения фиалки, подвергавшейся действию заморозков

Вариант опыта	29. IV		10. V		25. V	
	цветущие растения, %	среднее число цветков на делянке, шт.	цветущие растения, %	среднее число цветков на делянке, шт.	цветущие растения, %	среднее число цветков на делянке, шт.
<i>Ночная королева</i>						
Контроль	24,1	28,4	65,5	85,6	88,5	156,1
Цинк	37,6	56,6	65,8	106,7	94,1	191,8
Медь	42,2	65,7	71,1	115,4	90,0	216,3
<i>Гелиос</i>						
Контроль	11,4	13,3	43,8	53,4	70,1	147,1
Цинк	20,2	25,0	53,9	75,2	76,4	163,4
Медь	15,9	19,6	45,4	63,9	72,7	152,5

Таблица 18

Влияние микроэлементов на устойчивость колокольчика продырявленного к осеннему заморозку -5°C

Вариант опыта	Среднее количество растений на делянке, шт.	Растения с поврежденными заморозком вегетативными органами, %	Среднее количество растений с генеративными органами, шт.	Из них с поврежденными заморозком генеративными органами, %
Контроль	71	55,0 \pm 3,6	27	44,4 \pm 4,9
Цинк	71	40,8 \pm 4,7	37	18,9 \pm 5,0
Медь	82	35,5 \pm 6,6	59	25,3 \pm 4,3

Влияние микроэлементов на устойчивость бархатцев
к осенним заморозкам

Вариант пыта	1976 г.			1977 г.		
	среднее количество растений на делянке, шт.	число деля- нок	повреждено растений заморозком — 2°C, %	среднее количество растений на делянке, шт.	число деля- нок	повреждено растений заморозком — 3°C, %
Контроль	49	4	37,2±2,3	48	6	82,6±4,7
Цинк	52	4	21,1±1,8	45	6	73,3±3,6
Медь	51	4	33,4±2,4	—	—	—

опыта. Во второй год исследований изучалось только действие цинка. Первый значительный заморозок (-3°C) был отмечен в конце сентября, который сильно повредил растения. Цинк хотя и снизил процент поврежденных растений (примерно на 9%), однако эффект его действия был значительно ниже, чем в первый год исследований.

Неодинаковое действие цинка и меди на заморозкоустойчивость растений подтверждено опытами с циннией. Так, в 1976 г. при заморозке до -2°C цинк снизил повреждение растений с 85,7% в контроле до 64,7%. Действие меди на снижение повреждения растений заморозком, как и в опыте с бархатцами, проявилось слабо.

Известно (Школьник, 1955), что характер действия микроэлементов в повышении устойчивости растений к низким температурам зависит от соотношения их с макроэлементами. Нами (Володько, 1981) в деляночном опыте с циннией изучалось действие меди и цинка на заморозкоустойчивость растений на фоне внесения в почву калийных удобрений. Уже первый заморозок до -1°C оказал повреждающее действие на контрольные растения, проявившееся в подвядании и последующем побурении верхних и средних листьев, раскрывающихся бутонов и цветков. Визуально несколько лучше выглядели растения в вариантах с медью и цинком. Наиболее же успешно перенесли заморозок растения на делянках с калием и при сочетании калия с медью. Сочетание калия с цинком, наоборот, повысило чувствительность растений к холоду.

Последовавший затем заморозок до -3°C усугубил повреждение растений. Как видно из табл. 20, в которой

представлены данные учета повреждения растений этим заморозком, действие микроэлементов и их сочетания с калием неоднозначно на устойчивость растений. Достоверное снижение повреждения растений отмечено под влиянием цинка (на 17%) и калия (на 16%), примененных порознь. Действие меди проявилось значительно слабее. Однако применение ее в сочетании с калием дало наибольший эффект (на 19% снизилось повреждение растений). Напротив, совместное применение калия и цинка не повысило заморозкоустойчивости растений, хотя в отдельности оба элемента оказывали неплохой эффект.

Таким образом, данные рассмотренного опыта подтверждают положение о том, что действие микроэлементов на устойчивость растений к низким температурам помимо всего прочего определяется их соотношением с другими элементами питания, в частности с калием. Кроме того, они указывают на то, что положительное влияние меди на заморозкоустойчивость проявляется только при слабых заморозках, а также при сочетании ее с высокими дозами калия. Положительное действие цинка, напротив, снижается при совместном его применении с калием.

В области интродукции определенное практическое значение имеет способность микроэлементов воздействовать на ритмику роста и развития растений, что особенно важно при продвижении их на Север. В этом плане интересны сведения, полученные в опытах Н. Н. Каргополовой (1956) с кукурузой, А. Я. Кокина (1956) с пшеницей, В. Я. Макаровой (1969) с луком репчатым, о том, что с помощью бора, меди, марганца можно ускорить развитие упомянутых растений в условиях Ленинградской области, Карелии и Западной Сибири.

Таблица 20

Влияние микроэлементов и их сочетания с калием на устойчивость циннии к осеннему заморозку — 3 °С

Вариант опыта	Среднее количество растений на делянке, шт.	Число делювок	Поврежденные растения, %
Контроль	61	3	64,7±4,2
Цинк	66	3	47,2±2,7
Медь	67	3	55,8±7,4
Калий	63	3	49,0±6,6
Калий+цинк	66	3	62,2±4,4
Калий+медь	59	3	45,4±5,6

Т. Н. Чернобай (1969) наблюдала ускорение созревания плодов тыквы в условиях холодной сибирской погоды под действием предпосевного намачивания семян в растворах меди и марганца. Более быстрое прорастание семян и получение ранних всходов имеет огромное значение не только для северных, но и для южных районов страны. Известно, что прохладная весенняя погода обычно является причиной недружных всходов хлопчатника в основных районах его возделывания, что в конечном счете ведет к удлинению периода его вегетации и меньшему сбору доморозного хлопка-сырца. Применение же микроэлементов может снизить эти потери, что и продемонстрировано в опытах А. Н. Гюльяхмедова (1961).

Несмотря на очевидную эффективность действия микроэлементов на повышение устойчивости растений к низким температурам, они до сих пор не получили широкого применения в производственной практике. Такое положение объясняется не столько недостаточным производством в стране микроудобрений, сколько отсутствием научно обоснованных рекомендаций по их применению. Необходимость в последних, как показывает рассмотренный выше экспериментальный материал, определяется тем, что действие микроэлементов на устойчивость растений к морозу, заморозкам, низким положительным температурам не всегда тождественно и, кроме того, находится под контролем совокупности внутренних и внешних факторов.

Как считает А. И. Коровин (1972), заморозкоустойчивость растений повышается при обильном питании теми элементами, к которым данная культура специфически требовательна. Это положение обосновано опытами с варьированием питания растений макроэлементами. Однако состоятельность его в отношении микроэлементов и пригодность для других видов устойчивости еще следует проверить.

Среди внешних факторов, влияющих на характер действия микроэлементов, можно отметить способ их применения, соотношение с другими элементами питания, напряженность температурного воздействия. Из способов применения микроэлементов предпочтительна, по-видимому, предпосевная обработка семян, поскольку в этом случае эффект действия проявляется наиболее быстро и отличается к тому же значительной длительностью (Вонсавичене, Сташаускайте, 1972).

Малочисленность данных о характере действия микроэлементов на устойчивость растений к низким и понижен-

тым температурам в зависимости от соотношения с другими элементами минерального питания пока не позволяет сформулировать определенный вывод по данному вопросу. Работа в этом направлении представляется одной из наиболее перспективных и важных не только для теории, но и практики. По-видимому, следует осторожно подходить к оценке действия микроэлементов на устойчивость растений, поскольку оно сказывается преимущественно на фоне слабой и средней степени повреждения последних. При летальном повреждении растений ожидать эффективного защитного действия микроэлементов не приходится. Этим объясняются неудачи в попытках обеспечить с помощью микроэлементов выживание теплолюбивых растений при отрицательных температурах. Нельзя также всем микроэлементам приписывать одинаковое действие, поскольку многие из них играют весьма специфическую роль в жизнедеятельности растительного организма.

Несмотря на большую пестроту условий проведения экспериментов, противоречивость полученных данных, все же можно отметить тенденцию предпочтительного действия меди и марганца на морозо- и зимостойкость, а цинка на холодостойкость растений. Важную роль в повышении холодостойкости бобовых играет молибден.

О физиологических механизмах повышения морозо- и холодостойкости растений под действием микроэлементов

Имеется немало данных о физиологических процессах, лежащих в основе положительного влияния микроэлементов на устойчивость растений к низким и пониженным температурам. Сначала рассмотрим внутренние факторы, которые определяют повышение морозостойкости растений.

В работе М. Я. Школьника (1955) показано, что увеличивающие морозостойкость цитрусовых микроэлементы (Mn, Cu, Zn, B) значительно повышают общее количество углеводов в листьях растений. Однако их действие на отдельные фракции углеводного комплекса специфично. Так, медь и цинк повышают суммарное количество растворимых углеводов, содержание моноз и сахарозы, а марганец — уровень мальтозы. Для цинка характерно, кроме того, отсутствие какого-либо влияния на содержание в листьях крах-

По данным Е. А. Богомаза и Т. П. Коршук (1967), помимо цинка положительное влияние на содержание растворимых углеводов в зимующих растениях персика оказывает молибден. П. В. Поляков (1975) отмечает, что повышение морозостойкости озимой пшеницы под действием микроэлементов (Mn, Co, Zn, Al, B) также связано с усиленным накоплением в тканях растений углеводов в процессе закалывания. Аналогичные данные в отношении марганца и меди получены Д. А. Алиевым (1959) и Н. Д. Рзаевым (1962).

Многочисленными работами И. М. Васильевой с соавторами (Васильева, Лебедева, 1963; Васильева и др., 1964; Лебедева, Васильева, 1969 и др.) выявлены особенности в динамике углеводов под действием микроэлементов по фазам закалывания и органам озимой пшеницы. Обнаружено, что под влиянием цинка в первой фазе закалывания происходят преимущественно качественные изменения в структуре сахаров, а именно возрастает доля сахарозы и более сложных олигосахаридов, тогда как во второй фазе преобладает количественный рост суммы спирторастворимых сахаров (Васильева, Лебедева, 1963). По данным этих же авторов (Лебедева, Васильева, 1969), аналогичное действие на накопление олигосахаридов в узлах кущения оказывают марганец и медь, под влиянием же кобальта и бора повышенные содержания этих соединений происходило менее успешно. Все это отразилось на интенсивности ростовых процессов. Если у растений, получавших цинк, марганец, медь, они были замедлены, то под действием кобальта и бора усилены.

В опытах М. Г. Абуталыбова (1956) с озимой пшеницей и Д. Ф. Проценко с сотрудниками (1964) с озимым рапсом выявились специфические особенности в действии на углеводный обмен зимующих растений, с одной стороны, марганца и меди и с другой — цинка и бора. Так, если первые обычно способствовали накоплению в листьях сахаров, то вторые, напротив, снижали их содержание. Характерно, что неодинаковое действие отмеченных микроэлементов на углеводный обмен отражает различное их влияние на зимостойкость растений, так как растения в вариантах с медью и марганцем заметно выделялись среди других повышенной зимостойкостью. Таким образом, результаты рассмотренных опытов свидетельствуют о наличии связи между действием микроэлементов на углеводный обмен, в частности на содержание сахаров, и на морозостойкость растений. Это дает основание заключить, что стимулирующее влияние ме-

ди, марганца на накопление растворимых углеводов в растениях — одна из причин их положительного действия на морозостойкость.

Кроме того, в процессе закаливания растений микроэлементы способствуют оттоку сахаров в подземные органы (Божепко, 1956; Васильева, 1960) и превращению их в другие метаболиты (Васильева, 1960), что, по-видимому, также важно для повышения зимостойкости.

В опытах П. А. Власюка с сотрудниками (1964) установлено, что опудривание семян озимой пшеницы микроэлементами (Mn, Zn, Al, Mo, B) способствует накоплению во время осенней вегетации не только сахаров, но и белков, а также более экономному их расходованию в процессе зимовки. Увеличение содержания водорастворимых белков, которым отводится защитная роль в механизмах морозостойкости растений (Heber, 1968), под действием микроэлементов в тканях озимой пшеницы отметил П. В. Поляков (1975).

И. М. Васильева и Л. А. Лебедева (1963) представили данные о том, что внесение цинка способствует аккумуляции в листьях озимых во время первой фазы закаливания общего и белкового азота, повышает содержание водорастворимого белка. Согласно данным В. К. Гирфанова с сотрудниками (1978), марганец и медь повышают отношение белкового азота к небелковому в узлах кущения озимой пшеницы в предзимний период, что свидетельствует о благоприятном их влиянии на синтез белковых соединений в указанный период.

Работами казанских ученых (Васильева, Эстрина, 1970; Васильева и др., 1974) обнаружено влияние цинка на конформацию белковых макромолекул озимой пшеницы в процессе закаливания. Проведенная с помощью шестимольных растворов мочевины, сульфитолизиса и охлаждения оценка жесткости пространственной структуры белковых макромолекул фракции 0,2 насыщения выявила рост прочности водородных связей и снижение упорядоченности структуры этих макромолекул у опытных растений в первой фазе закаливания, что, очевидно, явилось причиной повышения вязкости растворов белков. Во второй фазе закаливания цинк увеличил значения коэффициента ионизации боковых групп тирозина и цистеина, снизил прочность водородных связей и, как следствие, структура белковых молекул стала менее упорядоченной, т. е. более лабильной, что, согласно концепции В. Я. Александрова

(1975), имеет важное значение в терморезистентности растений.

Существенным конформационным изменениям под воздействием цинка подвергаются актомиозинподобные белки (АМПБ). С помощью специфических реагентов и регистрации диэлектрической проницаемости растворов установлены различия в конформации АМПБ контрольных и опытных растений, состоящие в увеличении асимметрии и степени их гидратации, которые обусловили повышение степени упорядоченности воды, снижение ферментативной активности этих белков во второй фазе закалывания, предположительно вследствие снижения доступности SH-групп активного центра для SH-реагентов (Васильева и др., 1974). Указанные авторы считают, что изменение конформации белка под действием цинка может происходить как в результате его косвенного влияния на различные метаболические процессы, так и путем включения цинка в макромолекулу белка. В последнем случае сам ион цинка способен внести значительный вклад в повышение гидратации белковой молекулы.

В ряде работ показано благоприятное в смысле повышения морозостойкости растений влияние микроэлементов на водный режим, состоящее в увеличении содержания связанной воды и снижении ее подвижности (Васильева, Лебедева, 1963; Богомаз, Коршук, 1967; Васильева, Эстрина, 1970; Добролюбский и др., 1981).

Следствием отмеченных изменений может служить описанный И. М. Васильевой и Л. А. Лебедевой (1963) факт уменьшения скорости льдообразования в тканях озимой пшеницы под действием цинка. Последнему может способствовать и снижение содержания воды под действием цинка в зимующих растениях (Абуталыбов, 1956).

Влияние микроэлементов на морозостойкость растений проявляется также в их воздействии на такие важные физиологические процессы, как дыхание, фотосинтез, энергетический обмен.

По данным В. И. Хисамутдиновой (1971), под действием цинка в предзимний период у озимой пшеницы снижается интенсивность дыхания, сопряженность окисления с фосфорилированием, повышается доля пентозофосфатного пути окисления субстрата. Автор считает, что данное явление отражает торможение ростовых процессов и служит в качестве адаптивной реакции.

Показателем интенсивности окислительно-восстанови-

тельных процессов может служить ферментативная активность, а также уровень аскорбиновой кислоты. На основании анализа большого фактического материала Н. Д. Рзаев (1962) пришел к заключению, что усиленный синтез аскорбиновой кислоты под действием меди и марганца является одной из причин формирования морозостойкости озимых культур. Им же было установлено, что марганец, медь и в меньшей степени бор и цинк повышают активность пероксидазы в зимующих растениях озимой пшеницы.

В. Н. Рыбак (1958) отметил активизацию пероксидазы, а также полифенолоксидазы и каталазы в корнях клевера в зимнее время под влиянием предпосевной обработки семян медью, марганцем и бором. В опытах В. Г. Гирфанова с сотрудниками (1978) стимулирующее действие меди, марганца и цинка на активность пероксидазы проявилось только у растений, произрастающих на неудобренной почве. Между тем эти микроэлементы по-разному воздействовали на активность дегидрогеназ в узлах кушения озимых в период зимовки: если марганец и медь повышали ее в течение всей зимы, то цинк — только во второй ее половине.

В отношении влияния микроэлементов на фотосинтетический аппарат и на протекающие в нем фотохимические реакции в связи с морозостойкостью растений данные весьма скудны. Можно отметить работу И. А. Буркина (1968), в которой сообщается о стимулирующем действии молибдена на функциональную активность фотосинтетического аппарата листьев клевера в осенний период, что, безусловно, должно способствовать повышению морозостойкости растений. Об аналогичном действии некоторых микроэлементов в период репарации сообщается в работе М. Я. Школьника (1955). Определяя интенсивность фотосинтеза листьев анельсина в период последующего отрицательной температуры, он установил повышение этого процесса под влиянием марганца и бора, но отсутствие такого воздействия со стороны цинка.

Болгарские исследователи (Ценова и др., 1981) изучали влияние молибдена на активность ряда ферментов, участвующих в превращении поглощенной в процессе фотосинтеза углекислоты, в листьях озимой пшеницы при разных температурах выращивания. В результате было установлено, что внесение молибдена повышает активность НАДФ- и НАД-зависимых глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназ, карбоангидразы, РДФ-карбоксилазы у растений, физиологически поврежденных длительным действием низких тем-

ператур, при расчете на сырую массу одного растения. Это коррелировало с положительным влиянием молибдена на общее развитие растений и их продуктивность. Таким образом, в рассмотренном опыте положительное действие молибдена на протекание репарационных процессов в растении также связано с активированием фотосинтетической деятельности растительного организма.

В опытах Е. И. Богомаза и Т. П. Коршук (1967) отмечено, что внесение микроэлементов (Zn, Mo и в меньшей степени Mn) повышает содержание пигментов в коре семян персика в осенне-зимний и весенний периоды. По мнению авторов, это имеет определенное значение в процессах регенерации поврежденных морозом тканей.

Ряд работ посвящен вопросу о влиянии микроэлементов на фосфорный обмен растений в условиях низких температур. По данным Л. А. Лебедевой (1969), внесение меди в почву перед посевом на фоне фосфорно-калийных удобрений повышает содержание общего фосфора в узлах кущения и в листьях озимой пшеницы в процессе закаливания. С позиции обоснованного А. И. Коровиным (1972) положения о том, что именно недостаток фосфора в растениях при низких температурах является причиной снижения образования АТФ в клетках, отмеченное более высокое его накопление под действием меди имеет важное значение в энергообеспечении зимующих растений.

В работе М. М. Володько и Т. Т. Биглова (1968) приводятся данные о том, что медь снижает уровень фосфорорганических соединений в тканях озимых в процессе их закаливания, но отмечено увеличение этих соединений под влиянием марганца. Последнее авторы связывают со спецификой этого микроэлемента в его воздействии на физиологические процессы, что обеспечивает поддержание энергообеспечения клетки в активном состоянии предположительно вследствие усиления процессов окислительного фосфорилирования (Володько, 1970).

Исследованиями И. М. Васильевой и Л. А. Лебедевой (1963) выявлено дифференциальное влияние цинка на содержание органического фосфора в тканях озимой пшеницы в процессе подготовки и прохождения зимовки, а именно стимулирование его накопления в период закаливания и усиление его расходования в зимнее время. Позже было обнаружено различное действие цинка на уровень АТФ по фазам закаливания (Васильева, Хисамутдинова, 1966). Так, в первой фазе цинк снижал содержание АТФ в клет-

ках, а во второй фазе, наоборот, повышал. Характерно, что действие цинка противоположно влиянию меди. Последняя способствовала накоплению АТФ в первой фазе закалывания и снижала его содержание во второй (Лебедева, 1969). Таким образом, в данном случае выявляются особенности в действии цинка и меди на фосфорный обмен, которые могут иметь определенное значение для морозостойкости растений. В частности, снижение уровня АТФ в первой фазе закалывания под действием цинка объясняется более высокой тратой макроэргических соединений на ростовые процессы (Васильева, Хисамутдинова, 1966), что, как известно, не способствует успешному закалыванию растений. Снижение же содержания АТФ во второй фазе закалывания в варианте с медью, по-видимому, свидетельствует об усилении расходования этого соединения на поддержание метаболических процессов и структуры протоплазмы и в какой-то степени имеет положительное значение для выживания растений.

Имеются некоторые сведения о влиянии микроэлементов на нуклеиновый обмен растений, испытывающих воздействие низких температур (Володько, Биглов, 1968; Лебедева, 1969; Володько, 1970; Гирфанов и др., 1978). Согласно исследованиям М. М. Володько с соавторами (Володько, Биглов, 1968; Володько, 1970; Гирфанов, Володько и др., 1978), марганец и медь неспецифически повышают содержание РНК в узлах кущения озимой пшеницы в октябре, но в дальнейшем по мере снижения температуры понижают его. Последнее, по мнению М. М. Володько и Т. Т. Биглова (1968), ведет к подавлению белкового синтеза и ослаблению ростовых процессов, что в рассматриваемых условиях должно способствовать повышению морозостойкости растений.

По данным Л. А. Лебедевой (1969), медь снижает уровень РНК в узлах кущения озимых в первую фазу закалывания и повышает во вторую. Поскольку последнее происходит на фоне отрицательных температур, которые естественно подавляют ростовые процессы, то оно предполагает увеличение концентрации белковых соединений в клетках, а также создает повышенный резерв этих соединений, который может использоваться для более успешной регенерации повреждений и возобновления ростовых процессов.

Из работ ряда авторов (Сергеев, Сергеева, 1939; Михаловский, Сопильняк, 1954; Богомаз, Коршук, 1967) следует, что положительное действие микроэлементов (Al, Zn, Mn, Cu, Mo) на морозостойкость растений опосредуется

через их влияние на состояние коллоидов плазмы, которое проявляется в повышении ее вязкости и снижении проницаемости.

Одним из факторов, обуславливающих изменение морозостойкости древесных растений под воздействием микроэлементов, является их способность изменять ритмику роста, что может привести к своевременному завершению ростовых процессов и созреванию древесины. В опытах И. М. Пелгонена (1965 а, б) более раннее окончание вегетации яблони в условиях Карелии под действием марганца способствовало лучшей подготовке к зиме и повышению зимостойкости. Задержка развития растений в результате обработки их медью, как и следовало ожидать, не привела к повышению зимостойкости. Исследованиями В. Н. Васильевой и Е. Г. Сафоновой (1973) установлено, что своевременное завершение у получавших бор гибридов яблони ростовых процессов сопровождается более интенсивной лигнификацией древесины, что важно для перенесения низких температур древесными растениями (Сергеев, 1975).

Согласно работам С. М. Самосовой и соавторов (1964), повышению устойчивости растений к неблагоприятным условиям зимовки способствует положительное влияние микроэлементов на развитие полезной микрофлоры в зоне корней.

В последнее время внимание исследователей, работающих в области экологической физиологии, привлекает факт весьма интенсивного накопления в растениях, подвергнутых действию экстремальных факторов среды, свободного пролина (Бритиков, 1975; Савицкая, 1976). В условиях низких температур это явление впервые было отмечено У. Хебером (Heber, 1958) в опыте с озимой пшеницей. К настоящему времени многочисленными работами показано, что охлаждение ведет к накоплению пролина как у холодостойких растений (Салчева, 1961; Телчерова, 1964; Drareg, 1972; Chu et al., 1974 и др.), так и теплолюбивых (Palfi, Juhasz, 1970; Chu et al., 1978; Yelenosky, 1978). Интересно, что пролин является основным, а иногда и единственным составляющим элементом увеличения свободных аминокислот при закаливании растений (Агафонов и др., 1975а; Parker, 1958; Volge et al., 1978 и др.). В некоторых случаях его содержание в процессе закаливания может достигать 55—70% суммы всех аминокислот (Le Saint, 1969; Le Saint, Hubac, 1978; Karpen et al., 1978).

Факты высокой положительной корреляции между ни-

тенсивностью накопления пролина при охлаждении и морозостойкостью растений (Кандарова, 1964; Орлюк, 1972; Le Saint, 1969; Hubac, Vieira da Silva, 1980; Paquin, St-Pierre, 1980) свидетельствуют о защитном характере данного процесса. На это указывают и сообщения о появлении пролина при охлаждении исключительно в листьях более холодостойких сортов кукурузы (Петрова, 1966) и озимой пшеницы (Rochat, Therrien, 1976b), а также факт наличия прямой связи между температурной границей его накопления и холодостойкостью культуры (Chu et al., 1978).

Предпринимались попытки повысить морозо- и холодостойкость растений путем экзогенного применения пролина (Агафонов и др., 1975б; Salcheva, Gramatikova, 1967; Tyankova, 1969; Leddet, Schaefferbeke, 1975; Rochat, Therrien, 1976a), причем в ряде случаев небезуспешные (Le Saint, 1969; Leddet, Schaefferbeke, 1975). Недавно Л. Витерс и П. Кинг (Withers, King, 1979) установили весьма высокую эффективность использования пролина в качестве криопротектора живых тканей кукурузы при сверхнизких температурах.

На основании проведенных опытов с цитрусовыми предложено использовать пролиновую пробу в качестве показателя морозостойкости растений (Yelenosky, 1978).

Вместе с тем имеются сведения иного характера. Так, Е. Д. Остапюк (1968) не обнаружил существенных различий в накоплении пролина в зимнее время у близких в генетическом отношении форм растений, различающихся по степени морозостойкости. Отсутствие надежной связи между потенциалом накопления пролина и холодостойкостью растений констатируется в работах Т. Чу с соавторами (Chu et al., 1978) и Г. Йеленоски (Yelenosky, 1979). А. В. Капля с сотрудниками (1970) пришли к выводу о наличии отрицательной связи между степенью морозостойкости тканей и содержанием в них пролина в зимнее время у плодовых деревьев. Р. Пагун (Paquin, 1977) высказал мнение, что накопление пролина — следствие охлаждения, но не фактор, участвующий в повышении морозостойкости.

Таким образом, вопрос об универсальности реакции накопления пролина при действии низких температур так же, как и о ее физиологической значимости, еще до конца не раскрыт, хотя большинство исследователей все же склонны считать, что она носит защитно-приспособительный характер. На наш взгляд, в пользу защитной роли пролина в

механизмах морозо- и холодостойкости растений свидетельствуют его физико-химические свойства, которые могут иметь существенное значение для клетки как при действии низких температур, так и при прохождении репарационных процессов для снятия стрессового воздействия. Проллин благодаря необычайно высокой растворимости (Майстер, 1961) в больших количествах может служить существенным осмотическим фактором клетки и оказывать значительное влияние на коллоидные свойства протоплазмы и уровень обмена веществ (Бритиков, 1975), которые имеют прямое отношение к способности клетки противостоять действию низких температур (Туманов, 1979).

Поскольку подавление ростовых процессов — следствие действия низкой температуры на растение, а в некоторых случаях оно служит и необходимым фактором формирования высокого уровня морозостойкости (Туманов, 1967; Тюрина, 1975), высказано предположение о ростипсибирующей функции пролина в механизмах устойчивости (Сергеев, Сергеева, 1964; Венко, 1969). В пользу этого говорили результаты модельных опытов Л. И. Сергеева (1964), установившего ингибирующее действие пролина на рост проростков пшеницы. Однако имеющиеся в литературе факты о том, что в высоких концентрациях пролин по сравнению с другими аминокислотами — наименее ингибирующее вещество для роста и деления клеток (Palfi et al., 1973 цит. по: Palfi et al., 1974) и что это его свойство проявляется только в начале воздействия (Агафонов и др., 1975б), по-видимому, ставят под сомнение признание ростипсибирующей функции пролина в устойчивости растений к экстремальным факторам.

Из других свойств пролина, которые могут иметь существенное значение для формирования устойчивого к низкой температуре состояния растений, заслуживает внимания его способность регулировать ферментативную активность (Stefl et al., 1973). Согласно данным Р. Норриса и Л. Фаудена (Norris, Fowden, 1974), он оказывает защитное действие против холодной инактивации фермента пролил-ТРНК-синтетазы. Сходный эффект пролина на другие ферменты, а также на белковые макромолекулы установлен для условий высокотемпературной обработки (Chuang et al., 1967).

Исследованиями У. Хебера с сотрудниками (Heber et al., 1971, 1973) показано, что пролин оказывает защитное действие на мембраны тилакоидов хлоропластов против их

инактивации при замораживании. Это важно с точки зрения выдвигаемых в последнее время теорий повреждения растений низкими температурами (Heber, Santarius, 1976; De la Roche, 1979 и др.), в основе которых лежит нарушение функции и структуры мембранного аппарата.

Большое значение для прохождения растениями репаративных процессов может иметь накопление пролина в качестве запасного материала, используемого на синтез специфических оксипролинсодержащих белков клеточной стенки (Shiomi, Hori, 1978), а также представляющего источник азота, углерода и энергии (Tally et al., 1979).

Помимо перечисленных выше функций защитная роль пролина определяется и его способностью к детоксикации аммиака (Тарчевский, 1958), который накапливается в тканях растений при повреждающем действии низких температур (Коровин, 1972).

Итак, отмеченные свойства пролина дают основание считать, что он способен выполнять в растении защитную функцию при действии низких температур.

Это побудило нас провести исследования по изучению действия микроэлементов на содержание свободного пролина у растений, испытывающих воздействие низких температур (Володько, Боженко, 1980). Литературные сведения по этому вопросу практически отсутствовали. Лишь в кратком сообщении Д. Гупты и Г. Бревера (Gupta, Brewer, 1969) содержится указание об изменении содержания пролина в листьях пшеницы при пониженной температуре под действием марганца. Однако о характере этого изменения авторы конкретно ничего не сообщили. Ранее М. Я. Школьник и В. П. Боженко (1959) получили данные о том, что кобальт, алюминий и молибден стимулируют накопление пролина у ячменя и горчицы в условиях водного дефицита, что сопровождалось повышением засухоустойчивости этих растений. Можно было предположить, что такое же действие микроэлементы окажут и при низких температурах.

Нами изучалось влияние предпосевной обработки семян микроэлементами (Zn, Cu, Mn) на содержание свободного пролина в листьях зимующих растений райграса на первом году жизни растений. Исследование проводилось в условиях мелкоделяночного опыта в течение холодного периода года с сентября по май в 1976/77 г. Данные биохимических анализов, обработанные регрессионным методом по Н. Ф. Рокицкому (1973), представлены на рис. 5.

Анализ динамики содержания пролина у растений

контрольного варианта обнаруживает два максимума его накопления в осенне-зимний период. Первый максимум (уровень пролина повысился с 2—3 до 55 мкмоль/г сухого вещества) приурочен ко второй половине октября и совпал с резким похолоданием: температура на поверхности почвы опускалась до -8°C . Более высокий второй максимум (содержание пролина достигало 64 мкмоль/г сухого вещества) наблюдался в январе — феврале при прохождении растениями второй фазы закаливания.

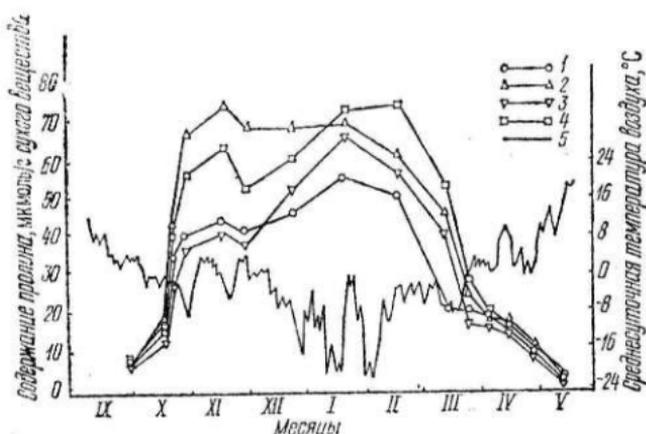


Рис. 5. Влияние микроэлементов на динамику содержания свободного пролина в листьях зимующего райграса первого года вегетации: 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь; 4 — марганец; 5 — среднесуточная температура воздуха

Относительно влияния изучавшихся микроэлементов на уровень пролина в листьях зимующего райграса можно отметить следующее. В целом характер динамики его накопления в вариантах с микроэлементами аналогичен контролю: резкое увеличение содержания во второй половине октября, затем некоторое снижение в период позднего осеннего потепления, второй максимум в зимнее время и резкое падение в марте с возобновлением ростовых процессов. Между тем действие отдельных микроэлементов имеет свои особенности, что сказалось на абсолютных величинах накопления данного соединения. Так, если у растений, получавших марганец и цинк, содержание пролина превышало уровень контроля во все сроки осенне-зимнего отбора проб, то у растений, получавших медь, — только зимой. Во время осеннего максимума накопления пролина, вызванного вне-

запным действием отрицательных температур, медь не оказала стимулирующего влияния на этот процесс. Обращает на себя внимание и некоторая специфика в динамике содержания пролина в варианте с цинком — абсолютные величины осеннего максимума превышали соответствующие значения зимнего периода.

Следует отметить, что усиленное накопление пролина у растений опытных вариантов в зимнее время соответствовало меньшему их выпадению в процессе зимовки (см. рис. 11). На этом основании сделано заключение, что повышение содержания пролина в листьях райграса связано не только с понижением температуры, но и с адаптацией растений к охлаждению (Володько, Боженко, 1980).

Отсутствие точного соответствия между интенсивностью накопления пролина в зимнее время и выпадением растений по вариантам опыта объясняется тем, что морозостойкость растений определяется не одним каким-то физиологическим процессом, а целым комплексом структурно-биохимических изменений (Красавцев, 1977) и поэтому нельзя в полной мере судить об эффективности действия микроэлементов на устойчивость по их влиянию на один биохимический показатель. Следует, кроме того, учитывать, что зимостойкость, которую количественно характеризует выпадение растений в течение зимовки, представляет интегральное явление, обеспечивающее устойчивость растений не только к низким температурам, но и к другим сопутствующим неблагоприятным факторам, действующим в зимнее время.

В 1979—1980 гг. исследования по выяснению влияния микроэлементов на содержание свободного пролина в растениях в условиях низких температур были нами продолжены в Центральном ботаническом саду АН БССР в г. Минске (совместно с Л. А. Серебряковой). Объектами исследования служили розы сорта Мариза из группы полиантовых. Опыты велись с корнесобственными растениями первого года жизни на делянках. Из микроэлементов изучалось действие меди и цинка, которые применялись в виде внекорневой обработки. Растения опрыскивали в сентябре в два приема растворами серноокислых солей в концентрации 0,2 и 0,3 г/л соответственно для меди и цинка. Уровень пролина анализировали отдельно в коре и древесине побегов.

В сентябре, в период активной вегетации растений, содержание пролина в коре и древесине было примерно одинаковым — около 1 мкмоль/г сухого вещества. В октябре

температура воздуха постепенно понижалась, что благоприятствовало прохождению растениями первой фазы закаливания. Динамика пролина с октября по апрель иллюстрирована на рис. 6. Согласно представленным данным, к концу октября содержание его в побегах значительно повысилось и достигло в древесине 5,9, а в коре 14,6 мкмоль/г сухого вещества. Это свидетельствует о том, что прохождение растениями первой фазы закаливания сопровождается накоплением в тканях значительного количества пролина.

В начале ноября отмечалось сильное похолодание — температура в течение нескольких суток резко опустилась до -10°C . Как и в опыте с райграсом (см. рис. 5), это вызвало резкое повышение содержания пролина в древесине и особенно в коре. Второе значительное накопление пролина началось в январе с установлением постоянных отрицательных температур и продолжалось до конца марта, до начала таяния снежного покрова.

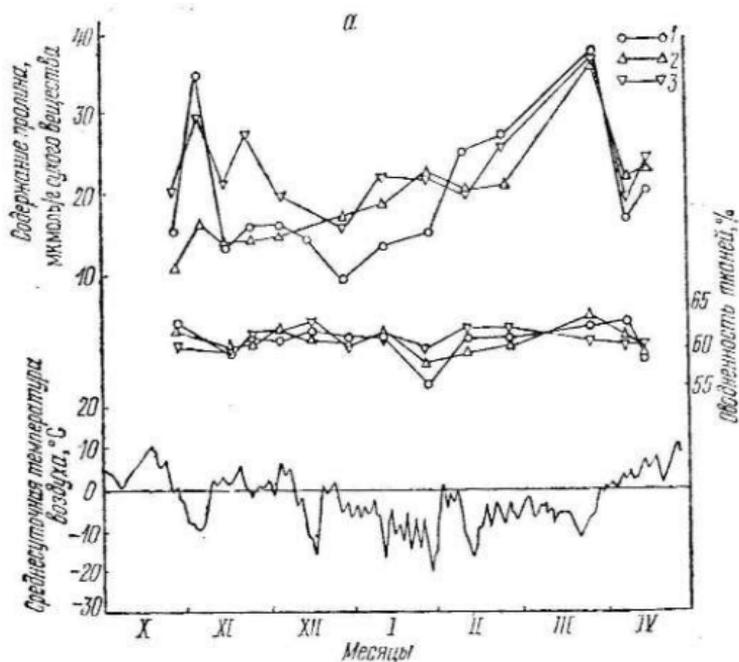
Анализируя динамику содержания пролина в опытных вариантах, следует указать, что в целом она напоминает этот процесс у растений в контроле, хотя и имеется ряд отличительных особенностей. Прежде всего это касается действия меди. Как в коре, так и в древесине медь усиливала накопление пролина в первую фазу закаливания (данные на конец октября). Оба микроэлемента повышали содержание пролина и в первую половину зимы (декабрь — январь). Для действия изучавшихся микроэлементов характерно и снижение накопления пролина в тканях в ответ на внезапное резкое похолодание. Это хорошо прослеживается при похолодании в начале ноября и середине декабря (древесина). Они, кроме того, снизили уровень пролина в древесине к концу зимы (вторая половина марта).

Статистическая обработка результатов, проведенная с использованием пакета научных подпрограмм библиотеки Института математики АН БССР на ЭВМ, позволила проследить корреляционные связи динамики содержания пролина в тканях роз с изменением температуры воздуха и оводненностью их¹. Последняя определялась путем высушивания материала до постоянного веса. Представленные в табл. 21 данные свидетельствуют об отсутствии тесной линейной связи между динамикой содержания пролина в

* В выполнении работ принимал участие В. Л. Бурганский.

коре и древесине побегов, влажностью этих тканей и среднесуточной температурой воздуха за последние 5 и 2 суток, предшествующие взятию проб. Между тем обращает на себя внимание факт усиления связи между содержанием пролина и среднесуточной температурой при учете ее за последние 5 суток по сравнению с тем, что наблюдается при учете за 2 суток. Интересная особенность отмечается в действии микроэлементов на корреляционную связь между содержанием пролина и температурой воздуха. Если цинк усиливает тенденцию отрицательной связи между этими показателями, то медь, напротив, ослабляет ее. Однако это не касается зависимости оводненности тканей от температуры.

Аналогичная картина прослеживается и при регрессионном анализе связи указанных параметров. Приведенные в табл. 22 уравнения регрессии, выраженные формулой $y = A + Bx$, дают представление о характере линейной зависимости между содержанием пролина, оводненностью тканей и среднесуточной температурой за предшествующие 5 суток. Медь заметно ослабляет линейную зависимость содержания пролина в коре и древесине от температуры. Для варианта с цинком такое явление не характерно. Ослабле-



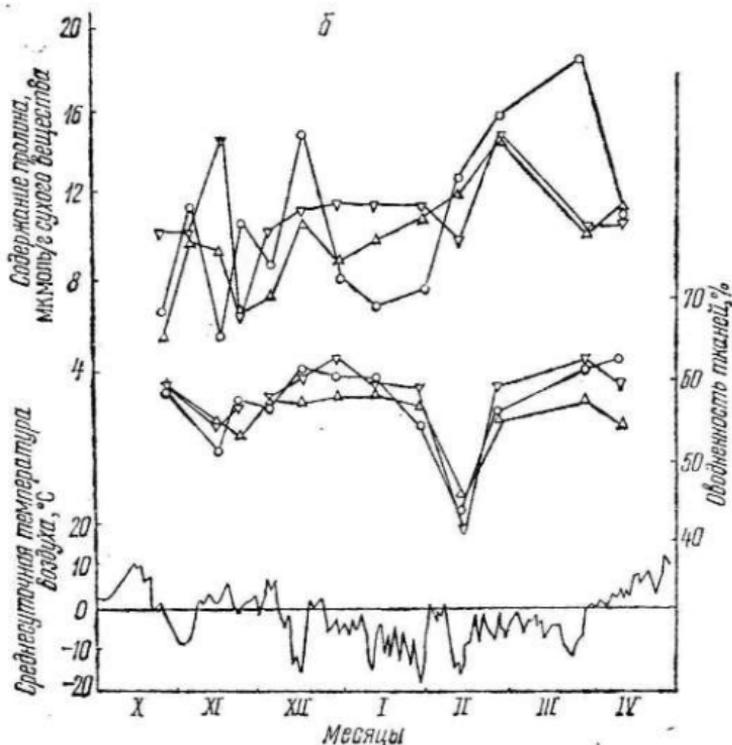


Рис. 6. Влияние микроэлементов на оводненность тканей, содержание свободного пролина в коре (а) и древесине (б) розы сорта Мариза в процессе зимовки: 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь

ние связи между содержанием пролина и температурой воздуха под действием меди указывает на то, что содержание пролина у растений этого варианта подвержено меньшему воздействию со стороны температурных флуктуаций осенне-зимнего периода, что отмечалось выше и при анализе рис. 6, а, б. Аналогичное действие меди наблюдалось и в опыте с райграсом (см. рис. 5), где первый пик накопления пролина, обусловленный действием глубокого осеннего похолодания, в варианте с медью выражен заметно слабее по сравнению с другими вариантами.

По мнению французских исследователей (Hubac, Vieira da Silva, 1980), быстрое повышение содержания пролина в ответ на стрессовое воздействие соответствует высокой чувствительности растений к данному экстремальному фактору, а замедленное его накопление в этих условиях — высокой устойчивости. На этом основании можно заклю

Коэффициенты корреляции между динамикой содержания свободного пролина в коре и древесине роз сорта Мариза, их оводненностью и среднесуточной температурой воздуха за предшествующие 5 и 2 суток

Вариант опыта	Проллин—температура		Влажность—температура		Проллин—влажность
	5 сут	2 сут	5 сут	2 сут	
<i>Кора</i>					
Контроль	—0,34	—0,03	0,14	0,08	0,19
Цинк	—0,40	—0,16	0,10	0,18	0,09
Медь	—0,26	—0,05	—0,20	—0,29	—0,05
<i>Древесина</i>					
Контроль	—0,27	—0,12	—0,12	—0,08	0,02
Цинк	—0,42	—0,33	—0,20	—0,15	—0,43
Медь	0,03	0,09	—0,23	—0,14	—0,17

Таблица 22

Регрессионные уравнения связи между динамикой содержания свободного пролина в коре и древесине роз сорта Мариза, их оводненностью и среднесуточной температурой воздуха за предшествующие 5 суток

Вариант опыта	Проллин—температура	Влажность—температура	Проллин—влажность
<i>Кора</i>			
Контроль	$y = 18,50 - 0,57 x$	$y = 60,89 + 0,07 x$	$y = -20,69 + 0,65 x$
Цинк	$y = 17,97 - 0,48 x$	$y = 60,80 + 0,03 x$	$y = -0,29 - 0,32 x$
Медь	$y = 22,66 - 0,33 x$	$y = 60,81 - 0,05 x$	$y = 40,58 - 0,29 x$
<i>Древесина</i>			
Контроль	$y = 9,11 - 0,21 x$	$y = 56,35 - 0,16 x$	$y = 6,51 + 0,07 x$
Цинк	$y = 10,03 - 0,21 x$	$y = 55,16 - 0,17 x$	$y = 24,80 - 0,27 x$
Медь	$y = 11,30 + 0,02 x$	$y = 56,63 - 0,30 x$	$y = 15,30 - 0,07 x$

чить, что более стабильный характер динамики содержания пролина в зимующих растениях, получавших медь, отражает положительное влияние этого микроэлемента на морозостойкость, которое было установлено и по снижению процента поврежденных побегов (с 52,1% в контроле до 44,0).

Отсутствие тесной линейной связи между содержанием пролина и ходом температуры подтверждает мнение о том,

что его накопление при снижении температуры является не только следствием охлаждения, но и носит адаптивный характер к перенесению растением низких температур. Следовательно, более высокий уровень пролина в побегах роз в первую фазу закаливания и в первую половину зимовки у обработанных микроэлементами растений, особенно медью, можно рассматривать как фактор, способствующий адаптации их к низким температурам.

Интенсивное расходование в весеннее время накопленного в течение зимовки свободного пролина, по-видимому, связано не только с раззакаливанием растений, но и с утилизацией этого соединения на репарационные процессы (Агафонов и др., 1975а). В этом смысле более раннее расходование пролина в древесине роз опытных вариантов (см. рис. 6, б) можно считать как положительное явление.

Таким образом, полученные данные позволяют заключить, что накопление свободного пролина в листьях райграса и побегах роз в осенне-зимний период является защитно-приспособительным процессом, а стимулирование его под действием микроэлементов (Zn, Mn, Cu) положительно влияет на морозостойкость растений.

Повышение устойчивости растений к низким температурам под действием того или иного фактора может опосредоваться как через создание более благоприятных условий в организме для протекания адаптационных процессов, так и путем противодействия развитию в клетках деструктивных нарушений в случае повреждающего режима охлаждения. Согласно концепции Г. В. Удовенко (1979), в ходе воздействия экстремального фактора наряду с подавлением энергообразующих процессов существенно усиливаются различные катаболические и гидролитические процессы. Однако экспериментальных данных, вскрывающих сущность этого явления, пока еще мало и они касаются главным образом деградации мембранных фосфолипидов (Родионов, Захарова, 1978; Yoshida, 1979).

Нами (Володько, Школьник, 1981) в опытах с райграсом пастбищным проводилось изучение действия низких температур на активность гидролитического фермента фенольного обмена β -глюкозидазы, участвующего в освобождении фенольных агликонов из гликозидной формы, и влияния микроэлементов на этот процесс. Из литературных источников известно, что фенольные агликоны обладают более высокой физиологической активностью, чем соответствующие гликозиды (Волюнец, Корнелюк, 1973; Stenlid,

1968). Согласно одной из последних сводок Дж. Харборна (Harborne, 1979), некоторые из них оказывают мутагенное действие и проявляют ингибирующее влияние на активность ферментов. В лаборатории У. Хебера (Heber et al., 1973) установлено, что фенолы усиливают повреждающее действие низких температур на функциональную активность клетки. При добавлении в инкубационную среду этих соединений уже в концентрации 10^{-2} М отмечалось резкое подавление функциональной активности фотосинтетических

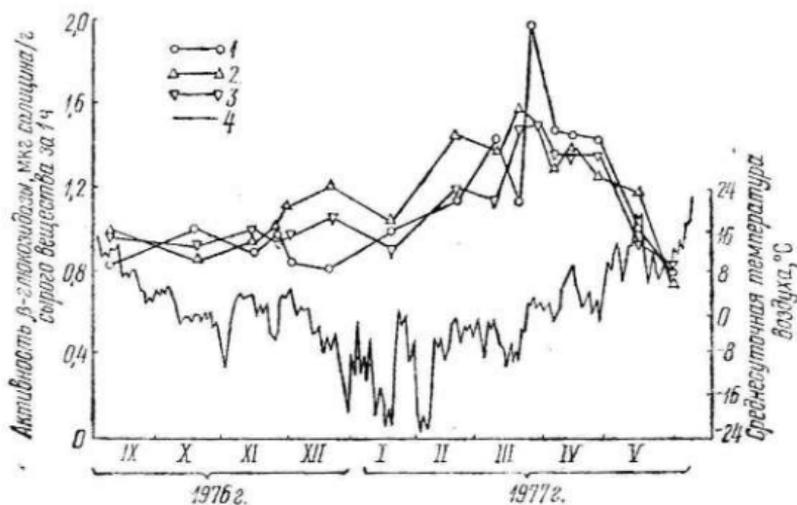


Рис. 7. Влияние микроэлементов на активность β -глюкозидазы в листьях райграса первого года жизни в течение зимовки: 1 — контроль; 2 — медь; 3 — цинк; 4 — среднесуточная температура воздуха

мембран при замораживании. Гликозидирование, по мнению некоторых авторов (Мийдла, Сависаар, 1977), служит одним из путей инактивации токсичных фенолов.

Интерес к указанному ферменту обусловлен еще и тем, что повышение его активности обнаружено при действии на растения других повреждающих агентов, а также при функциональных болезнях (Маевская и др., 1974; Воынец, 1980 и др.).

Остановимся на данных, полученных нами в мелкоделяночном опыте, в котором активность β -глюкозидазы определяли в листьях растений первого года жизни на протяжении холодного периода года (рис. 7). Из микроэлементов изучалось действие меди и цинка. Анализ активности фермента у контрольных растений обнаруживает определенную зависимость ее от температурных условий. Сни-

Влияние микроэлементов на активность β -глюкозидазы
в листьях райграса при промораживании (-4°C , 1 сут),
мкг салицидина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы		
	до промораживания	в конце промораживания	через 3 сут после промораживания
Контроль	$1,54 \pm 0,02$	$1,70 \pm 0,02$	$2,88 \pm 0,04$
Медь	$1,62 \pm 0,02$	$1,60 \pm 0,04$	$1,66 \pm 0,04$
Алюминий	$1,56 \pm 0,05$	$1,62 \pm 0,02$	$1,69 \pm 0,05$

жение температуры, как правило, ведет к повышению активности данного фермента в листьях растений. Об этом свидетельствует активирование β -глюкозидазы в середине октября и в конце ноября при резких понижениях температуры, неуклонное повышение ее активности в зимнее время (середина декабря — начало марта) и особенно значительный ее подъем в конце марта, который совпал с возвратом холодов после таяния снега. Наиболее характерной особенностью действия меди и цинка на динамику активности β -глюкозидазы является отчетливое уменьшение под их влиянием подъема активности фермента в периоды резкого снижения температуры — 20 октября и 27 марта, когда растения или не успели пройти закалку, или потеряли ее после зимовки. В остальных случаях, за исключением первой половины декабря и марта, когда оба микроэлемента вели к повышению активности β -глюкозидазы на фоне ее снижения у контрольных растений, их действие не имело столь четкой направленности. Основные положения рассмотренного опыта подтвердились в модельных опытах с промораживанием двухнедельных проростков этого растения в факторостатной камере.

Как видно из табл. 23, при промораживании незакаленных проростков при -4°C , которое вызвало значительное повышение активности β -глюкозидазы в контроле, особенно в период последствия (до 2 раз), действие меди, а также алюминия заключается в стабилизации активности фермента на уровне непромораживаемых растений.

Если же растения предварительно выращивались в течение 3 суток при закаливающих температурах ($3-4^{\circ}\text{C}$), то последующее их промораживание при том же температурном режиме не оказывает существенного влияния на

Таблица 24

Влияние микроэлементов на активность β -глюкозидазы в листьях райграса при закаливании (3—4 °С, 3 сут) и последующем промораживании (—4 °С, 1 сут), мкг салицина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы			
	до закалывания	в конце закалывания	в конце промораживания	через 3 сут после промораживания
Контроль	1,67±0,07	1,86±0,02	2,02±0,04	1,78±0,03
Медь	1,50±0,01	1,77±0,01	1,94±0,04	1,68±0,05
Алюминий	1,62±0,05	1,75±0,02	1,88±0,08	1,74±0,03

Таблица 25

Влияние микроэлементов на активность β -глюкозидазы в листьях райграса при охлаждении (0—1 °С, 2 сут), мкг салицина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы		
	до охлаждения	в конце охлаждения	через 3 сут после охлаждения
Контроль	1,78±0,05	1,80±0,05	1,66±0,07
Медь	1,71±0,06	1,74±0,08	1,71±0,07
Алюминий	1,78±0,06	1,67±0,10	1,70±0,05

активность β -глюкозидазы, а влияние изучавшихся микроэлементов практически не проявляется (табл. 24).

Аналогичного характера данные получены в опыте с охлаждением растений при температуре 0—1 °С в течение 2 суток: ни охлаждение, ни действие микроэлементов на активность β -глюкозидазы не влияли (табл. 25).

Таким образом, проведенные в факторостатных условиях исследования согласуются с результатами мелкоделяночного опыта. В обоих случаях отмечено довольно значительное повышение активности β -глюкозидазы при воздействии на незакаленные растения райграса повреждающими отрицательными температурами, а также выявлена способность меди снижать в этих условиях повышенную активность фермента. Сходное действие цинка проявилось в мелкоделяночном опыте, а алюминия — в модельном. Существенно, что указанное воздействие микроэлементов на активность β -глюкозидазы соответствовало положительному их влиянию на морозостойкость растений. При действии

неповреждающих низких температур, а также при промораживании растений, получивших закалку, влияние микроэлементов на активность фермента не проявляется.

Возможным механизмом стимуляции активности ферментов при действии низкой температуры может служить диссоциация многомерных форм ферментов на более простые субъединицы, обладающие повышенной энзиматической активностью, появление веществ, оказывающих на ферменты аллостерическое действие (Глянко, 1977). Этому могут способствовать изменения конформационного характера в молекуле фермента, а также высвобождение его из латентного (неактивного) состояния в свободное (активное). Последнее высказано при объяснении причин повышения активности β -глюкозидазы в условиях проявления признаков борной недостаточности у растений (Маевская и др., 1974; Школьник, 1974). Едва ли можно ожидать значительных изменений в концентрации фермента при действии низких температур, поскольку повышение его активности происходит довольно быстро, а охлаждение не способствует биосинтезу белковых соединений.

Повышение активности β -глюкозидазы само по себе не отражает факта накопления фенольных агликонов, так как для этого еще необходимо наличие субстрата. По свидетельству литературных данных, в обычных условиях β -глюкозидаза структурно отделена от своего субстрата, поскольку местом локализации фермента являются клеточные стенки (Маевская и др., 1974), а субстрата (фенольных гликозидов) — вакуоль и протоплазма (Stenlid, 1968). Следовательно, взаимодействие β -глюкозидазы со своим субстратом должно определяться проницаемостью клеточных мембран, прежде всего плазмалеммы, хотя бы для одного из них.

Считают (Roberts, 1969), что в процессе промораживания — оттаивания вследствие возникающих изменений в проницаемости клеточных мембран возможно восстановление контакта ферментов со своими субстратами, которые в обычных условиях пространственно разделены. На этом принципе строится механизм действия гидролитических ферментов лизосом при повреждающем действии на растение низких температур (Цингер, Петровская-Баранова, 1970; Persidsky, Ellet, 1969). Недавно Р. Болдук с соавторами (Bolduc et al., 1978) с помощью электронной микроскопии и биохимических исследований установили переход локализованных в клеточных стенках фосфатаз в цитоплаз-

му при действии на проростки пшеницы повреждающих отрицательных температур. Это предполагает, что в процессе промораживания и последующего оттаивания в клетке могут возникнуть условия, необходимые и для взаимодействия β -глюкозидазы со своим субстратом. На это указывают зарегистрированные при промораживании растений факты выхода в протоплазму фенольных гликозидов и освобождения фенольных соединений из клетки (Красавцев, 1962; Yoshida, Sakai, 1974; Breidenbach, Waring, 1977). По мнению И. И. Туманова (1979), промораживание нарушает целостность плазмалеммы, причем у недостаточно закаленных растений необратимо, что также говорит в пользу высказанного предположения.

Не исключено, следовательно, что повышение активности β -глюкозидазы в листьях райграса в период действия внезапного похолодания и при промораживании растений в незакаленном состоянии сопровождалось описанными выше изменениями в структуре плазмалеммы и локализации фенольных соединений, создавшими условия для взаимодействия β -глюкозидазы со своим субстратом, вследствие чего могло произойти усиление гидролиза фенольных гликозидов и высвобождение агликонов. Некоторые из последних в силу своей токсичности могут выступать в качестве одного из агентов повреждающего действия на растения низких температур.

В свете современных представлений (Силаева, 1978; Heber, Santarius, 1976; De la Roche, 1979) ведущая роль в повышении морозостойкости растений принадлежит адаптации мембранного аппарата. По мнению О. А. Красавцева (1977), адаптивная перестройка мембран направлена в сторону усиления внутриклеточной компартментации. Исходя из этого положения, представляется возможным объяснить факт отсутствия значительного повреждения растений райграса в течение зимовки (см. табл. 11) при существенном повышении у них активности β -глюкозидазы (см. рис. 7). По-видимому, в процессе закаливания растений произошли адаптивные перестройки мембранного аппарата, которые и исключили возможность контакта фермента со своим субстратом. Сохранению интактности мембранного аппарата, очевидно, способствует и установленное нами значительное накопление в этих условиях свободного пролина (см. рис. 5), являющегося криопротектором биологических мембран. Стимулирование же накопления пролина под действием микроэлементов усиливает защиту

мембран от повреждения низкими температурами и обеспечивает сохранение компартментации клетки.

О защитном действии микроэлементов, в частности алюминия, на мембранный аппарат в условиях низких температур свидетельствуют результаты исследований З. Г. Гринфельда (1964), который установил, что под влиянием этого микроэлемента снижается высвобождение электролитов из тканей промораживаемых растений. Все это в совокупности с нашими данными о снижении под действием микроэлементов активности β -глюкозидазы при промораживании предполагает уменьшение вероятности образования токсичных для организма фенольных агликонов, что должно снизить повреждающее действие на растения низких температур.

Подводя итог рассмотрению механизмов положительного действия микроэлементов на морозостойкость растений, следует отметить многообразие физиологических процессов, обеспечивающих его проявление. Оно затрагивает водный, углеводный, азотный обмены, ферментативную активность, дыхание, фотосинтез. При этом имеют место отличительные особенности в действии отдельных микроэлементов, которые, по-видимому, связаны с их специфической ролью в жизнедеятельности растений.

Можно предполагать, что стимулирующее действие цинка на ростовые процессы обуславливает снижение на первой фазе закаливания содержание АТФ в клетке, которое при дальнейшем понижении температуры окажет обратный эффект. Весьма существенно воздействие цинка на состояние белковых макромолекул, особенно во вторую фазу закаливания. Положительное влияние меди на морозостойкость и зимостойкость растений, по-видимому, связано, напротив, с торможением ростовых процессов при подготовке растений к зимовке, что обеспечивает более высокое накопление защитных веществ в клетках. Медь, кроме того, способна оказывать стабилизирующее действие на обменные процессы при частых колебаниях температуры. Специфическое действие марганца на морозостойкость растений, вероятно, можно связать с его влиянием на фосфорный обмен и энергетику клетки. Показано также, что неодинаковое влияние меди и марганца, с одной стороны, а цинка, с другой, на морозостойкость растений выражается в разной интенсивности накопления растворимых углеводов и белковых веществ в их тканях. Неспецифической реакцией, очевидно, служит подавление под влиянием микроэlemen-

тов развития в клетках гидролитических процессов в условиях воздействия повреждающими температурами.

Остановимся на рассмотрении вопроса о механизмах действия микроэлементов на холодостойкость теплолюбивых растений.

Важное значение для повышения холодостойкости растений имеет способность микроэлементов стимулировать начальные этапы развития растений, поскольку низкие положительные температуры сильно тормозят прорастание семян и задерживают появление всходов. Поздние, изреженные всходы, как правило, негативным образом отражаются на конечной продукции растений.

Многочисленными исследованиями доказано, что прорастание и всхожесть семян кукурузы при пониженной температуре можно повысить с помощью марганца, цинка, алюминия, меди, молибдена и других микроэлементов, особенно если семена обрабатываются ими перед посевом (Абдурашитов, 1957; Колотова и др., 1959; Проценко и др., 1964; Власюк и др., 1967; Мазилкин и др., 1967). По данным П. А. Власюка с сотрудниками (1967), полученным на 6 сортах кукурузы, марганец ускоряет прорастание семян при пониженных температурах на 5—14%. Установлено стимулирующее действие марганца, цинка, меди на прорастание и всхожесть семян огурцов при низких положительных температурах (Сенчук, 1969; Абаева, Ходжаев, 1970). Аналогичное действие марганца, цинка и особенно меди получено для хлопчатника (Абаева, 1956; Абаева и др., 1967; Ходжаев, 1968). Согласно Л. А. Лебедевой (1978, 1981), такое действие микроэлементов можно объяснить активированием протеолитических процессов и стимуляцией синтеза белковых компонентов.

Влияние микроэлементов на всхожесть семян при пониженных температурах почвы осуществляется и посредством воздействия на патогенность холодных почв. Этим И. А. Мазилкин с соавторами (1967) объясняют значительное (до 25%) повышение всхожести семян кукурузы при температуре почвы 6 °С. О снижении плесневения семян кукурузы при обработке их марганцем и цинком совместно с ТМТД сообщается в работе П. А. Власюка с сотрудниками (1964).

С. А. Абдурашитов (1957) изучал влияние микроэлементов на углеводный обмен охлаждавшихся растений кукурузы. В результате было установлено положительное влияние цинка, кобальта, молибдена, марганца и особенно

меди и алюминия на общее содержание углеводов; меди, марганца и цинка на содержание фракции растворимых углеводов; молибдена, марганца, кобальта и алюминия на содержание сахарозы; алюминия на содержание гемцеллюлоз.

В опытах Л. А. Лебедевой и Г. Г. Пальм (1972) обнаружено неоднозначное действие микроэлементов на углеводный обмен длительно охлаждавшихся проростков огурцов. Марганец, медь, цинк и молибден стимулировали накопление преимущественно олигосахаридов, тогда как кобальт и бор — моносахаридов. Медь, цинк и бор неспецифически увеличили уровень олигосахаридов и снизили содержание моносахаридов также при кратковременном охлаждении (Лебедева и др., 1976б), что рассматривается в качестве показателя усиления защитной реакции к холоду.

Обширные исследования, проведенные на огурцах Л. А. Лебедевой с соавторами, позволили выявить ряд других физиолого-биохимических процессов, определяющих положительное действие микроэлементов, главным образом меди и цинка, на холодостойкость растений. Установлено, что микроэлементы повышают биохимическую активность организма при охлаждении (Лебедева, Пальм, 1973а, б; Лебедева и др., 1974б), по-видимому, вследствие образования новых изоферментов (Лебедева, Пальм, 1971) увеличивают содержание прочносвязанной воды, снижают ее подвижность в условиях глубокого охлаждения (Лебедева, 1973а, 1976; Лебедева, Пальм, 1971; Лебедева и др., 1974а), повышают уровень макроэргического фосфора и способствуют восстановлению энергетического баланса растений в период последствия пониженных температур (Лебедева, Пальм, 1971; Лебедева, Хиснутдинова, 1977).

Работами С. С. Абаевой и ее сотрудников (Абаева и др., 1967; Ходжаев, 1968; Ходжаев, Абаева, 1975) показано, что предпосевная обработка семян хлопчатника марганцем, медью, алюминием, цинком способствует поддержанию довольно высокой активности пероксидазы, полифенолоксидазы, аскорбинатоксидазы в охлажденных проростках хлопчатника, но не оказывает воздействия на активность каталазы, которая снижается при охлаждении весьма существенно. Аналогичные результаты по аскорбинатоксидазе, полифенолоксидазе и пероксидазе получил С. А. Абдурашитов (1957) на кукурузе. Д. Ф. Проценко с соавторами (1962) в опытах с кукурузой, а Т. П. Коршук и К. И. Богомаз (1973) с альбицией наблюдали повышение

под действием марганца и цинка активности как пероксидазы, так и каталазы при низких температурах.

В ряде работ (Абдурашитов, 1957; Елькина и др., 1961; Сенчук, 1969; Абаева, Ходжаев, 1970; Лебедева, Толокнов, 1972) показано, что положительное влияние микроэлементов на холодостойкость растений коррелирует с накоплением в тканях аскорбиновой кислоты.

П. А. Власюк (1968) установил, что повышение холодостойкости кукурузы под действием меди и марганца обусловлено не только активированием окислительно-восстановительных процессов, но и стабилизацией белкового синтеза в условиях охлаждения. Между тем вопросу о влиянии микроэлементов на белковый и аминокислотный обмены в условиях пониженных температур уделено мало внимания. Из работы В. Е. Сенчук (1976) известно, что марганец наряду с железом стабилизирует белковый обмен у гречихи, подвергнутой действию пониженной температуры. В то же время Л. С. Железкова и А. П. Иванова (1977) отмечают повышение содержания свободных аминокислот в семядолях огурцов, обработанных медью, как при оптимальных температурных условиях, так и в процессе охлаждения.

Нами (Валадзько, Бажэнка, 1980; Володько, 1981; Боженко, Володько, 1982) изучалось влияние микроэлементов на содержание свободного пролина в листьях теплолюбивых растений при близких к нулю температурах.

Объектами исследования служили декоративные растения бархатцы и цинния, а также различающиеся по холодостойкости сорта и гибриды огурцов и кукурузы. Микроэлементы применялись в виде предпосевной обработки семян.

Рассмотрим результаты опытов с бархатцами. Как видно из рис. 8, понижение температуры до 5—7°C вызвало значительное накопление пролина в листьях растений, а перенесение их обратно в оптимальные температурные условия сопровождалось быстрым его расходом. Цинк еще больше способствовал повышению концентрации пролина при охлаждении. На 6-е сутки охлаждения в варианте с цинком она увеличилась по сравнению с исходным уровнем в 9 раз, тогда как в контроле в 6 раз. Следует отметить, что растения обоих вариантов успешно перенесли охлаждение.

Цинк, а также медь стимулировали повышение содержания пролина при охлаждении и особенно сильно спустя

сутки после него при кратковременном (6 ч) воздействии на растения низкой отрицательной температурой (-1°C) (рис. 9). Характерно, что такое действие микроэлементов соответствовало их положительному влиянию на холодостойкость растений. Так, через сутки после снятия температурного воздействия в контроле и в меньшей степени в варианте с медью визуально были отмечены признаки пов-

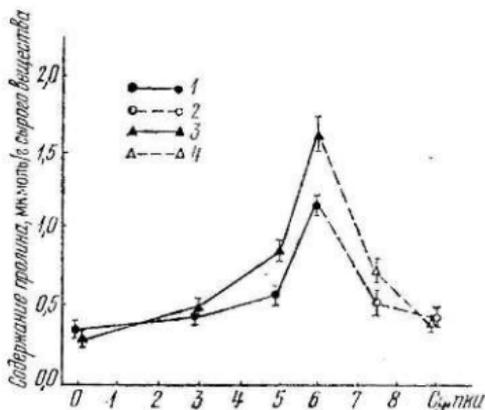


Рис. 8. Влияние цинка на содержание свободного пролина в листьях бархатцев при действии пониженной температуры ($5-7^{\circ}\text{C}$): 1, 3 — соответственно контроль и цинк в процессе охлаждения; 2, 4 — то же в период последействия охлаждения

реждения растений в виде подвядания нижних листьев (впоследствии побурели и усохли), в то время как в варианте с цинком признаки холодового повреждения отсутствовали.

Т. Чу с соавторами (Chu et al., 1974) наблюдали накопление пролина в первые сутки после действия охлаждения (5°C , 3 сут) у такого холодостойкого растения, как ячмень.

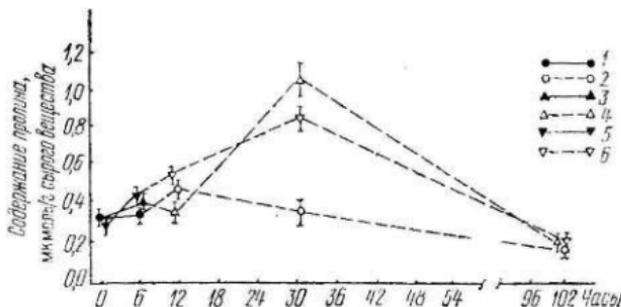


Рис. 9. Влияние микроэлементов на содержание пролина в листьях бархатцев при действии охлаждения (-1°C , 6 ч): 1, 3, 5 — соответственно контроль, цинк и медь в процессе охлаждения; 2, 4, 6 — то же в период последействия охлаждения

Этот факт, по-видимому, подтверждает правильность наших выводов о защитно-приспособительном характере процесса накопления пролина в период последствия кратковременного охлаждения у бархатцев под действием меди и цинка (Валадзько, Бажэнка, 1980).

Таким образом, результаты опытов с бархатцами свидетельствуют, что повышенная холодостойкость обработанных цинком и медью растений сопряжена с накоплением

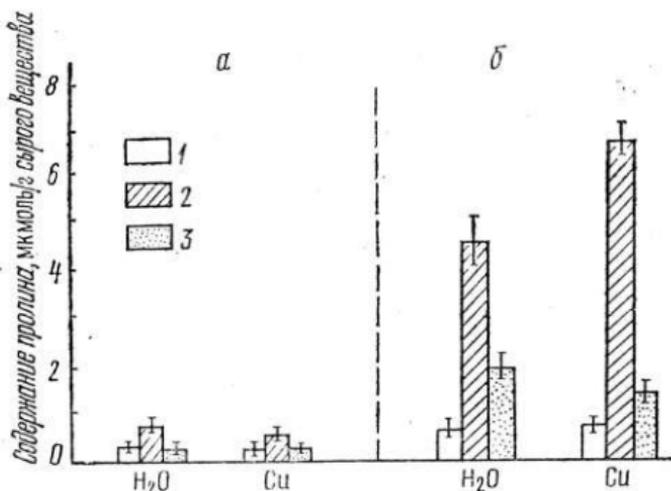


Рис. 10. Влияние меди на содержание свободного пролина в верхушечных листьях (а) и точке роста (б) циннии при охлаждении (0 °С, 24 ч): 1 — до охлаждения; 2 — в конце охлаждения; 3 — через сутки после охлаждения

ем пролина в их листьях в условиях действия низких положительных температур и слабых заморозков.

С этим положением согласуются данные опыта с циннией (рис. 10), в котором растения охлаждали при 0 °С в течение 24 ч. Содержание пролина определяли в точке роста и в верхушечной паре листьев. Из рисунка видно, что охлаждение значительно повысило содержание пролина в анализируемом материале, причем в большей степени в точке роста, где концентрация этого соединения за время охлаждения повысилась почти в 8 раз. Влияние меди проявилось в стимулировании накопления пролина при охлаждении в точке роста.

Полученные нами данные согласуются с результатами опытов Л.-М. Ле Сент (Le Saint, 1969) и М. Стефла с со-

трудниками (Stefl et al., 1978) о том, что повышенной способностью к накоплению пролина в условиях охлаждения обладают наиболее молодые, активно функционирующие органы, которые и более устойчивы к охлаждению (Le Saint, 1969). В этом смысле увеличение накопления пролина в тканях точки роста циннии под действием меди рассматривается как процесс, способствующий повышению холодостойкости наиболее важных для выживания организма органов, несомненно, имеющий важное биологическое значение (Валадзько, Бажэнка, 1980).

В одном из опытов с циннией изучение действия меди и цинка на уровень свободного пролина проводилось в условиях открытого грунта и было приурочено к периоду осенних заморозков. Содержание пролина определяли в верхних, хорошо развитых листьях боковых побегов, которые находились в фазе бутонизации, в три срока — 14, 22 и 26 сентября. Температурные условия рассматриваемого периода были следующие. В течение декады, предшествующей первому сроку взятия проб, среднесуточная температура воздуха постепенно понижалась с 16,9 до 6,9°C, а минимальная — с 14,1 до 4,8°C. С 14 по 22 сентября температура менялась незначительно: среднесуточная находилась в пределах 6—8°C, а минимальная — 1,9—5,3°C. Последнему определению пролина предшествовали ночные заморозки до —2, —3°C, которые оказали неблагоприятное действие на растения. В контроле повреждения были отмечены у 64% растений. Под действием меди и цинка число их снизилось до 55 и 47% соответственно.

Из данных табл. 26 видно, что на 14 сентября уровень пролина в листьях растений опытных вариантов был ниже, чем в контроле. С 14 по 22 сентября при постепенном понижении температуры динамика содержания пролина в контрольном и опытных вариантах существенно различалась. В первом случае некоторое его снижение находилось в

Таблица 26

Влияние цинка и меди на содержание свободного пролина в листьях циннии в период осенних заморозков, мкмоль/г сухого вещества

Вариант опыта	Содержание пролина		
	14.IX	22.IX	26.IX
Контроль	2,26±0,14	2,06±0,02	2,67±0,02
Цинк	1,55±0,14	2,36±0,03	2,68±0,26
Медь	2,11±0,08	2,40±0,08	3,80±0,23

пределах ошибки опыта. Под действием же меди и цинка отмечалось повышение содержания данного соединения соответственно в 1,1 и 1,5 раза. Между вторым и третьим сроками взятия проб уровень пролина увеличился по всем вариантам опыта. В контроле это повышение составило 1,3 раза, в вариантах с цинком — 1,1, с медью — 1,6 раза.

Таким образом, повышенная холодостойкость растений опытных вариантов наиболее близко коррелирует с накоп-

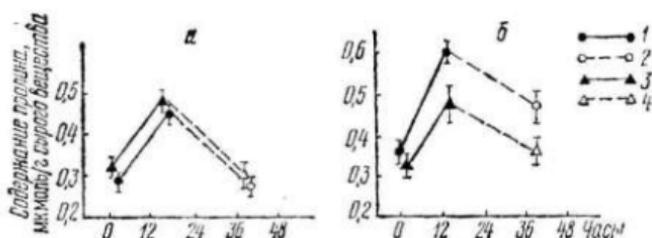


Рис. 11. Влияние цинка на содержание свободного пролина в листьях кукурузы гибрида Киевский 8 (а) и ВІР 42 (б) при охлаждении (-1°C , 14 ч): 1, 3 — соответственно контроль и цинк в период охлаждения; 2, 4 — то же в период последствия холода

лением пролина между первым и вторым сроками отбора проб, когда растения находились при низких положительных температурах. При действии повреждающих отрицательных температур, когда адаптивные процессы все сильнее затушевываются усиливающимися деструктивными изменениями, определенной связи между повреждением растений и содержанием в их листьях пролина не наблюдается.

Итак, результаты опытов с бархатцами и циннией свидетельствуют о том, что повышенная холодостойкость получавших цинк и медь растений связана со стимулированием накопления пролина при неповреждающих режимах охлаждения. При низких температурах, близких к летальным, такая связь между указанными параметрами не прослеживается.

Этот вывод подтвердился в опытах с кукурузой и огурцами. На рис. 11 представлены результаты опыта с охлаждением двух различающихся по холодостойкости гибридов кукурузы (более холодостойкий Киевский 8 и менее холодостойкий ВІР 42) при -1°C в течение 14 ч, в котором изучалось действие цинка. Охлаждение повысило концентрацию пролина у контрольных растений обоих гибридов, причем несколько больше у менее холодостойкого гибрида

ВНР 42. Помещение растений обратно в оптимальные температурные условия, как и в опыте с бархатцами (см. рис. 8) и душицей (см. рис. 10), сопровождалось утилизацией накопленного пролина.

Влияние цинка проявилось преимущественно у растений менее холодостойкого гибрида ВНР 42 и состояло в снижении интенсивности накопления пролина к концу охлаждения. Если у контрольных растений этого гибрида за время

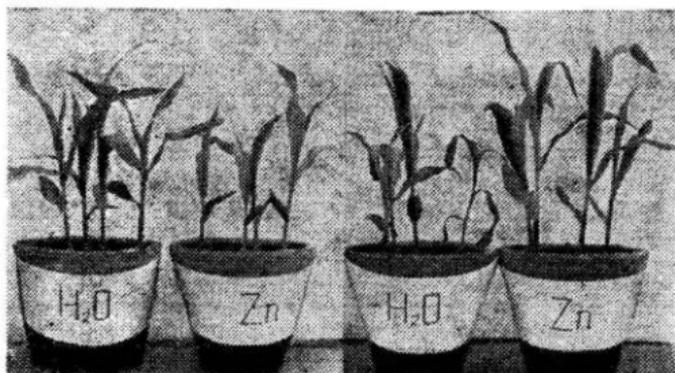


Рис. 12. Влияние цинка на устойчивость кукурузы гибрида Киевский 8 (слева) и ВНР 42 (справа) к заморозку (-1°C , 14 ч). Состояние растений через 2 суток после охлаждения

охлаждения концентрация пролина увеличилась в 1,7 раза, то у опытных — в 1,4 раза. Характерно, что менее значительное повышение уровня пролина у получавших цинк растений гибрида ВНР 42 связано с меньшим их страданием от повреждающего действия холода (рис. 12). В то же время у гибрида Киевский 8, который перенес охлаждение без видимых признаков повреждения, влияние цинка не сказалось ни на уровне пролина, ни на его устойчивости к холоду.

В опытах с огурцами сорта Алтайский ранний 166 растения подвергались охлаждению в фазе первого настоящего листа при $2-4^{\circ}\text{C}$ в течение 2 суток. Представленные в табл. 27 данные по содержанию пролина в первом настоящем листе показывают, что понижение температуры значительно повысило концентрацию этого соединения. В течение первых суток охлаждения она увеличилась у контрольных растений более чем в 3 раза. Последующее пребывание

Влияние цинка на содержание свободного пролина в листьях огурцов сорта Алтайский ранний 166 при действии повышенной температуры (2—4 °С), мкмоль/г сырого вещества

Вариант опыта	Содержание пролина			
	до охлаждения	1 сут охлаждения	2 сут охлаждения	через 1 сут после охлаждения
Контроль	$0,27 \pm 0,02$	$1,02 \pm 0,01$	$\frac{0,29 \pm 0,01}{1,15 \pm 0,01}$	$\frac{0,29 \pm 0,01}{0,35 \pm 0,01}$
Цинк	$0,34 \pm 0,04$	$0,70 \pm 0,01$	$\frac{0,29 \pm 0,01}{1,10 \pm 0,03}$	$\frac{0,24 \pm 0,01}{0,34 \pm 0,01}$

Примечание. В числителе — содержание пролина в листьях неохлаждавшихся растений; в знаменателе — содержание пролина в листьях охлаждавшихся растений.

этих растений на холоду оказало значительно меньшее влияние на накопление пролина.

Хотя к концу охлаждения содержание пролина у контрольных и получавших цинк растений различалось незначительно, следует указать на особенности в динамике его накопления в процессе температурного воздействия по вариантам опыта. Если у контрольных растений пролин аккумулировался преимущественно в начальный период охлаждения (первые сутки), то у опытных растений — равномерно в течение обоих суток. Сопоставляя данные о содержании пролина с данными о влиянии цинка на состояние растений после охлаждения (рис. 13), можно констатировать, что повышенная холодостойкость получавших цинк растений характеризуется замедленным накоплением пролина в их листьях при близких к нулю температурах. Аналогичное действие меди отмечалось нами в опытах по морозостойкости (см. рис. 5, 6, а, б).

В пользу защитно-приспособительного характера этой реакции свидетельствуют данные, полученные в опыте с охлаждением двух различающихся по холодостойкости сортов огурцов (более холодостойкого сорта Алтайский ранний 166 и менее холодостойкого Муромский 36) при температуре 1 °С в течение 24 ч (рис. 14). Растения обоих сортов перенесли это охлаждение без видимых повреждений. Как видно из рисунка, в обычных условиях более высоким содержанием пролина выделяется сорт Алтайский ранний 166. Охлаждение повысило содержание пролина в листьях

растений, причем в большей степени у менее холодостойкого сорта Муромский 36, чем у более холодостойкого сорта Алтайский ранний 166 (в 1,6 и 1,2 раза соответственно). Это указывает на то, что накопление пролина в листьях огурцов при близких к нулю температурах находится в обратной зависимости от холодостойкости растений, т. е. чем выше холодостойкость растений, тем в меньшей степе-

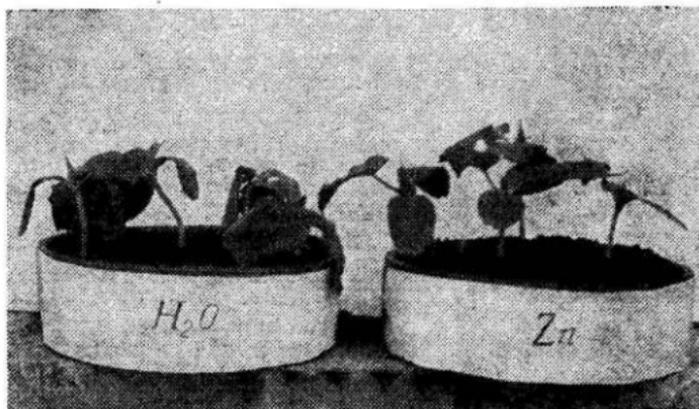


Рис. 13. Влияние цинка на устойчивость огурцов сорта Алтайский ранний 166 к охлаждению (2—4 °С, 2 сут). Состояние растений после охлаждения

ни повышается у них содержание пролина при действии охлаждения.

Суммируя результаты наших опытов с бархатцами, циннией, кукурузой и огурцами, можно отметить неоднозначное влияние изучавшихся микроэлементов на уровень пролина при охлаждении, которое наряду с другими факторами, по-видимому, определяется напряженностью температурного воздействия. Если при температурах, не оказывающих повреждающего действия на растения, медь и цинк стимулируют накопление в их тканях свободного пролина, то при повреждающих или близких к ним температурных режимах, когда в клетках получают развитие деструктивные процессы, такого действия микроэлементов не наблюдается.

Учитывая защитные свойства пролина, повышение его накопления под действием микроэлементов следует считать положительным явлением, которое способствует успеш-

ному перенесению растением более глубокого охлаждения. При повреждающем действии холода более высокая устойчивость к охлаждению получавших микроэлементы растений не связана с накоплением при данных условиях пролина и, по-видимому, определяется действием других факторов (Боженко, Володько, 1982).

Согласно данным С. Н. Дроздова с сотрудниками (1977а), для огурцов диапазон закаливающих температур лежит в пределах 9—18 °С. В наших же опытах охлаждение этой культуры проводилось при более низких температурах (1—4 °С), причем при довольно длительной экспозиции (до 2 сут). В этих условиях регистрируемые физиолого-биохимические параметры едва ли однозначно отражают состояние адаптационных процессов, одним из которых является накопление свободного пролина. Ведь содержание последнего может находиться под контролем прогрессивно развивающихся в клетках деструктивных процессов, к числу которых можно отнести подавление ферментативной активности биосинтеза данного соединения, дезорганизацию белкового обмена (торможение синтеза и усиление распада белковых макромолекул) и ряд других. Определенное количество пролина используется в репарационных процессах, которые, несомненно, функционируют в клетке до тех пор, пока не наступит ее летальный исход. В данном случае незначительное по сравнению с контролем повышение содержания пролина у отличавшихся повышенной холодостойкостью получавших микроэлементы растений может свидетельствовать, с одной стороны, о меньшем нарушении у них обменных процессов, а с другой — о более высоком его расходовании в репарационных процессах.

Из рассмотренного материала вытекает важный в методическом отношении вывод о том, что при интерпретации результатов опытов с действием микроэлементов на физиологические процессы, определяющие устойчивость растений к низким температурам, выполненных на разных по устойчивости культурах и при неодинаковых режимах охлаждения; необходимо руководствоваться дифференциальным подходом, основанным как на учете биологических особенностей объекта, так и напряженности температурного воздействия. Это важно в связи с тем, что в зависимости от температурного диапазона в клетках растений будут доминировать либо адаптивные, либо деструктивные процессы.

Отсутствие в некоторых случаях связи между холодостойкостью растений и накоплением в их тканях свободного

пролина говорит в пользу того, что устойчивость растений является сложным явлением и не может определяться каким-то одним, пусть даже весьма важным в физиологическом отношении процессом — в данном случае накоплением свободного пролина.

Наши опыты по определению активности β -глюкозидазы (Боженко, Володько, 1982; Валадзько, Школьник, 1982) выявили еще один аспект в действии микроэлементов, рас-

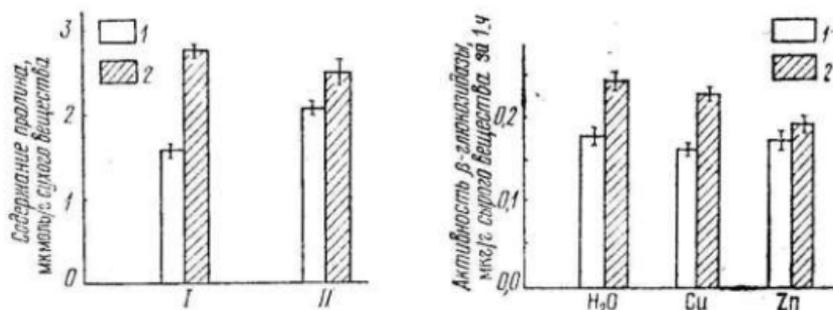


Рис. 14. Влияние охлаждения (1°C , 24 ч) на содержание свободного пролина в листьях огурцов сорта Муромский 36 (I) и Алтайский ранний 166 (II): 1 — до охлаждения; 2 — после охлаждения

Рис. 15. Влияние микроэлементов на активность β -глюкозидазы в листьях бархатцев при охлаждении (от $-1,5$ до -2°C , 16 ч): 1 — до охлаждения; 2 — в конце охлаждения

ширяющий представления о механизмах их действия на холодостойкость растений.

Остановимся на результатах опытов с бархатцами, в которых испытывалось действие различных температурных режимов. На рис. 15 изображены результаты опыта с охлаждением растений при $(-1,5) - (-2,0^{\circ}\text{C})$ в течение 16 ч, которое вызвало некоторое повреждение листьев в контроле. Изучавшиеся в этом опыте медь и особенно цинк заметно снизили страдание растений. Из данных рис. 15 видно, что охлаждение привело к повышению активности β -глюкозидазы в контроле примерно в 1,3 раза. Цинк достоверно снизил повышенный уровень активности фермента при охлаждении, тогда как действие меди, которая меньше влияла на холодостойкость, практически не сказалось на его активности.

Аналогичное действие цинк оказал в опыте с охлаждением бархатцев, а также подсолнечника при более высокой температуре ($5-7^{\circ}\text{C}$). Как видно из табл. 28, пребывание

Влияние цинка на активность β -глюкозидазы в листьях бархатцев и подсолнечника при действии охлаждения ($5-7^{\circ}\text{C}$, 5 сут), $\mu\text{кг}$ салицина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы		
	в конце охлаждения	через 1 сут после охлаждения	через 3 сут после охлаждения
<i>Бархатцы</i>			
Контроль:			
без охлаждения	$0,17 \pm 0,01$	$0,15 \pm 0,01$	$0,20 \pm 0,02$
с охлаждением	$0,29 \pm 0,01$	$0,35 \pm 0,02$	$0,39 \pm 0,04$
Цинк:			
без охлаждения	$0,17 \pm 0,01$	$0,17 \pm 0,01$	$0,21 \pm 0,02$
с охлаждением	$0,24 \pm 0,03$	$0,28 \pm 0,02$	$0,35 \pm 0,02$
<i>Подсолнечник</i>			
Контроль:			
без охлаждения	$0,20 \pm 0,01$	$0,18 \pm 0,01$	$0,20 \pm 0,01$
с охлаждением	$0,28 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,02$
Цинк:			
без охлаждения	$0,22 \pm 0,02$	$0,21 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,01$
с охлаждением	$0,24 \pm 0,01$	$0,22 \pm 0,01$	$0,23 \pm 0,01$

растений при этой температуре в течение 5 суток вызвало значительное повышение активности β -глюкозидазы у контрольных растений обеих культур, причем в большей степени у менее холодостойких бархатцев (в 1,7 раза против 1,4 раза у подсолнечника). Следовательно, не только отрицательные температуры, но и длительная экспозиция теплолюбивых растений при низких положительных температурах ведет к повышению у них активности β -глюкозидазы. По-разному изменялась активность фермента у бархатцев и подсолнечника в период последствия холода. У подсолнечника она заметно снизилась уже в первые сутки последствия холода, тогда как у бархатцев продолжала повышаться еще по крайней мере в течение трех суток. Это указывает на то, что у более холодостойкого подсолнечника процессы репарации протекают более активно, чем у менее холодостойких бархатцев.

Влияние цинка на активность β -глюкозидазы проявилось только у подвергавшихся охлаждению растений. При этом снижение повышенного уровня активности фермента в конце охлаждения было характерно для обоих растений. У бархатцев цинк, кроме того, снижал активность фермента и в период последствия охлаждения. Учитывая, что по-

вышение активности β -глюкозидазы при охлаждении находится в обратной зависимости от холодостойкости растений, можно заключить, что снижение под действием цинка вызванного охлаждением подъема активности фермента отражает более высокую холодостойкость опытных растений.

Сходное действие для меди отмечено в опыте с циннией (табл. 29), в котором растения подвергались охлаждению в фазе формирования третьей пары листьев, а активность β -глюкозидазы анализировали в первой и второй снизу паре листьев. Согласно нашим наблюдениям, холодостойкость последних находится в обратной зависимости от их возраста, т. е. чем моложе лист, тем выше его холодостойкость. Как показывают приведенные в табл. 29 данные, охлаждение циннии в течение 12 ч при 0°C вызвало более высокое повышение активности β -глюкозидазы у менее холодостойкой первой пары листьев, чем у более холодостойкой второй пары (соответственно в 1,7 и 1,4 раза). Действие меди проявилось в снижении активности фермента к концу охлаждения у менее холодостойкой первой пары листьев.

Несколько иные данные получены в опыте с двумя различающимися по холодостойкости сортами огурцов (рис. 16). Охлаждение растений при -1°C в течение 12 ч вызвало сильное их повреждение. У сорта Алтайский ранний 166 в контроле повреждения были отмечены у 32% растений, а у менее холодостойкого сорта Муромский 36—у 50%. Цинк заметно повысил холодостойкость обоих сортов, о чем свидетельствует снижение под его действием процента по-

Таблица 29

Влияние меди на активность β -глюкозидазы в листьях циннии при охлаждении (0°C , 12 ч), мкг салицина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы	
	до охлаждения	в конце охлаждения
<i>1-я пара листьев</i>		
Контроль	$0,11 \pm 0,02$	$0,19 \pm 0,01$
Медь	$0,12 \pm 0,01$	$0,15 \pm 0,01$
<i>2-я пара листьев</i>		
Контроль	$0,27 \pm 0,02$	$0,38 \pm 0,02$
Медь	$0,25 \pm 0,02$	$0,36 \pm 0,52$

врежденных растений у сорта Алтайский ранний 166 с 32 до 22, а у сорта Муромский 36 с 50 до 27. Из рисунка видно, что охлаждение оказало различное действие на активность β -глюкозидазы у исследуемых сортов. Если у сорта Алтайский ранний 166 оно привело к ее повышению, то у менее холодостойкого сорта Муромский 36, наоборот, — к уменьшению. Цинк снижал вызванное охлаждением повышение активности фермента у сорта Алтайский ранний 166 и тормозил ее подавление у сорта Муромский 36.

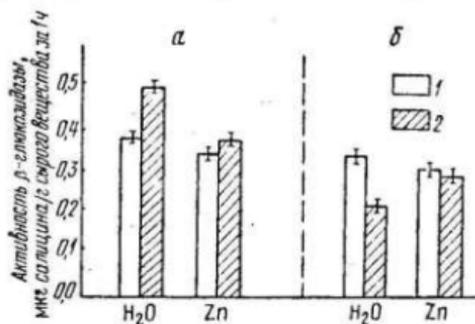


Рис. 16. Влияние цинка на активность β -глюкозидазы в листьях огурцов сорта Алтайский ранний 166 (а) и Муромский 36 (б) при охлаждении (-1°C , 12 ч): 1 — до охлаждения; 2 — в конце охлаждения

Представляло интерес выявить причину различия в действии низкой температуры на активность β -глюкозидазы у отличавшихся по холодостойкости сортов огурцов. Учитывая более сильное повреждение при охлаждении растений сорта Муромский 36, предполагалось, что снижение активности β -глюкозидазы у этих растений — следствие инактивирующего действия на фермент возникшей в клетках глубокой структурной и метаболической дезорганизации (Валдазько, Школьник, 1982).

Подтверждением этого предположения послужил опыт с охлаждением огурцов сорта Муромский 36 при более высокой температуре ($4-5^{\circ}\text{C}$), которая в течение 3 суток не оказывала значительного повреждения на растения. В этом опыте изучалось также изменение активности β -глюкозидазы в период последействия суточного охлаждения. Представленные на рис. 17 результаты этого опыта свидетельствуют, что охлаждение в данном случае вело к повышению активности фермента у сорта Муромский 36. В течение трехсуточной экспозиции она повысилась в контроле почти в 1,7 раза. При помещении растений после суточного охлаждения в условия оптимальных температур активность фермента, как и в опыте с бархатцами (см. табл. 28), продолжала повышаться еще 2 суток. Уменьшение ее уров-

ня у этих растений на 5-е сутки последствия холода, по-видимому, указывает на обратимый характер отмеченных нарушений в клетках. Действие цинка в этом опыте заключалось в снижении вызванного охлаждением повышенного уровня активности β -глюкозидазы.

Таким образом, результаты последнего опыта свидетельствуют, что охлаждение огурцов сорта Муромский 36 при низких неповреждающих температурах сопровождается повышением у них активности β -глюкозидазы, а также под-

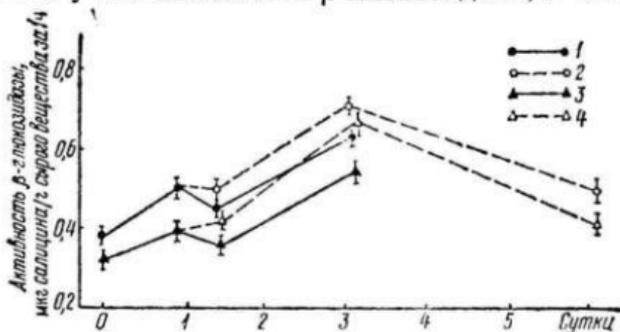


Рис. 17. Влияние цинка на активность β -глюкозидазы в листьях огурцов сорта Муромский 36 при действии температуры 3—5 °С: 1, 3 — соответственно контроль и цинк в процессе охлаждения; 2, 4 — то же в период последствия холода

тверждают предположение о том, что подавление активности изучаемого фермента у этих растений при отрицательных температурах связано с глубокими деструктивными нарушениями в клетках.

Резюмируя полученные в опытах с огурцами данные, следует отметить неоднозначное влияние цинка на активность β -глюкозидазы при различных условиях охлаждения. Если при близких к нулю слабоповреждающих температурах он препятствует повышению активности фермента при охлаждении, то при сильноповреждающих отрицательных температурах, ведущих к инактивации фермента, он тормозит подавление его активности, т. е. активность β -глюкозидазы при охлаждении стабилизируется действием этого микроэлемента.

С этим положением согласуются данные, полученные в опытах с двумя гибридами кукурузы. В опыте с охлаждением растений при -2°C в течение 18 ч в контроле у более холодостойкого гибрида Киевский 8 было отмечено 30% поврежденных растений, а у менее холодостойкого гибрида

Влияние цинка на активность β -глюкозидазы в листьях кукурузы при охлаждении (-2°C , 18 ч), мкг салицина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы			
	Киевский 8		ВИР 42	
	до охлаждения	в конце охлаждения	до охлаждения	в конце охлаждения
Контроль	$0,97 \pm 0,01$	$0,82 \pm 0,01$	$0,82 \pm 0,01$	$0,69 \pm 0,04$
Цинк	$0,97 \pm 0,05$	$0,91 \pm 0,03$	$0,85 \pm 0,03$	$0,80 \pm 0,01$

ВИР 42 — 35%. Цинк снизил повреждение растений, у гибрида Киевский 8 с 30 до 12%, а у гибрида ВИР 42 с 35 до 10%. Как видно из данных табл. 30, указанное охлаждение привело к подавлению активности фермента в листьях контрольных растений обоих гибридов примерно в 1,2 раза, что, по-видимому, связано с инактивирующим действием на него отрицательной температуры. Под влиянием повышающего холодостойкость растений цинка активность β -глюкозидазы понижалась при охлаждении в меньшей степени, чем в контроле.

Интересно, что в рассмотренном опыте с кукурузой в отличие от опыта с огурцами (см. рис. 16) не отмечалось различий между гибридами в характере изменения активности β -глюкозидазы под действием отрицательной температуры. Этот факт мы объясняем меньшими различиями по степени устойчивости гибридов к испытываемым температурам. Если в опыте с огурцами различия между сортами в повреждении контрольных растений составляли 18%, то у кукурузы — только 5%.

В другом опыте с кукурузой, где испытывался менее жесткий режим охлаждения ($3-4^{\circ}\text{C}$, 2 сут), последний практически не оказал влияния на активность β -глюкозидазы ни у контрольных, ни у опытных растений (табл. 31). Исключение составили контрольные растения менее холодостойкого гибрида ВИР 42, у которых через сутки после охлаждения отмечалось некоторое повышение активности фермента. Это свидетельствует о том, что менее устойчивый гибрид не способен сохранять стабильность активности фермента уже при низких положительных температурах. Отсутствие ее повышения в варианте с цинком подтверждает

сделанный ранее вывод о стабилизирующем действии последнего на активность β -глюкозидазы при охлаждении.

Сопоставляя результаты опытов с охлаждением при низкой положительной температуре (2—4 °С) кукурузы (табл. 31) и огурцов (см. рис. 17), можно отметить, что активность β -глюкозидазы у этих растений неодинаково изменяется при понижении температуры. Если у более теплолюбивой культуры (огурцов) она повышалась в 1,3 раза уже в первые сутки, то у более холодостойкой культуры (кукурузы) некоторое ее повышение отмечено только после двухсуточного охлаждения у менее холодостойкого гибрида. Аналогичное явление наблюдалось ранее в сравнительном опыте с бархатцами и подсолнечником (см. рис. 28).

Подводя итог полученным данным, необходимо отметить следующее. При воздействии на теплолюбивые растения низкими положительными температурами и слабыми заморозками, как правило, происходит повышение активности β -глюкозидазы, причем у менее холодостойких растений в большей степени, чем у более холодостойких. При отрицательных температурах, вызывающих значительное повреждение растений, активность фермента, наоборот, падает. Характерно, что аналогичным образом она изменяется при действии гербицидов: первоначально повышается, а после достижения сильного эффекта подавляется (Вольнец, Пальченко, 1975).

Действие цинка и в меньшей степени меди состоит в снижении вызванного низкими положительными темпера-

Таблица 31

Влияние цинка на активность β -глюкозидазы в листьях кукурузы при действии охлаждения (3—4 °С, 2 сут), мкг салицина/г сырого вещества за 1 ч

Вариант опыта	Активность β -глюкозидазы		
	до охлаждения	в конце охлаждения	через 1 сут после охлаждения
<i>Киевский 8</i>			
Контроль	0,92±0,03	0,95±0,02	0,90±0,02
Цинк	0,91±0,02	0,91±0,02	0,88±0,04
<i>ВИР 42</i>			
Контроль	0,83±0,02	0,85±0,04	0,95±0,02
Цинк	0,85±0,02	0,83±0,02	0,86±0,05

турами повышенного уровня активности β -глюкозидазы и в устранении ее падения при отрицательных повреждающих температурах. Поскольку повышение активности указанного фермента предполагает усиление образования токсичных для организма фенольных агликонов, то, как и в случае с морозостойкостью райграса, снижение ее под действием цинка рассматривается как положительное явление для холодостойкости растений, тормозящее развитие гидролитических процессов в клетках. Меньшее подавление под действием этого микроэлемента активности фермента при близких к летальным температурах отражает меньшую степень развития в клетках структурно-метаболической дезорганизации, а следовательно, и более высокую холодостойкость опытных растений.

Одним из наиболее чувствительных участков клетки теплолюбивых растений к охлаждению является фотосинтетический аппарат (Куркова, 1970; Duke et al., 1979). Это дает основание рассматривать его как показатель холодостойкости растения в целом. Особенно высокой чувствительностью к холоду выделяются фотохимические реакции. Установлено, что охлаждение ведет к подавлению электронного транспорта (Schneouer et al., 1973), нарушению механизмов фотофосфорилирования (Михалева и др., 1974) и, как следствие, к снижению интенсивности фотосинтеза (Жолкевич, 1955; Дроздов и др., 1977а и др.).

Известно (Школьник, 1974; Порохневич, 1976; Силаева, 1978), что важная роль в структурной организации фотосинтетического аппарата принадлежит ионам металлов.

Показано (Силаева, 1978; Vesik et al., 1966), что содержание цинка в растениях определяет структуру хлоропластов их листьев. Установлена способность данного микроэлемента вступать в комплексы с белками и липидами хлоропластов (Косицын, Игошина, 1970), а также оказывать стабилизирующее действие на хлорофилл-белково-липидный комплекс (Порохневич, Хатунцова, 1974). Предполагается его влияние на конформационное состояние мембран (Порохневич, 1976) и участие в энзиматических реакциях фиксации углекислоты (Незговорова, 1960; Spenser, Possingham, 1960).

О значении меди в реакциях фотосинтеза говорят факты повышения его интенсивности под влиянием этого микроэлемента у ряда растений (Островская и др., 1959; Vischor, 1964). Доказано наличие меди в составе фермента пластоцианина (Маковкин и др., 1978), который участвует

в фотосинтетической цепи переноса электронов, а также повышенное ее концентрирование во фракции полярных липидов хлоропластов (Юферова и др., 1969) и т. д.

Имеются некоторые сведения о роли микроэлементов в определении состояния фотосинтетического аппарата теплолюбивых растений при пониженных температурах. Установлены факты количественных изменений в содержании пигментов (Абдурашитов, 1957; Елькина и др., 1961; Проценко и др., 1962; Сенчук, 1969; Абаева, Ходжаев, 1970; Семенюк, 1976; Лебедева и др., 1979) и интенсивности фотосинтеза (Школьник, 1955; Островская и др., 1959; Dycus, 1969) под действием ряда микроэлементов в охлаждаемых растениях. Значительный интерес представляют сведения о способности микроэлементов повышать стойкость пластидного аппарата к выцветанию при пониженных температурах (Проценко и др., 1962; Абаева, 1962; Семенюк, 1976; Лебедева и др., 1979). Однако механизм этого действия еще не раскрыт.

В последнее время особую важность в изучении реакций фотосинтетического аппарата на температурное воздействие приобретают биофизические методы исследований, позволяющие получать информацию от живых функционирующих тканей без нарушения целостности системы. Одним из наиболее перспективных среди них считается регистрация послесвечения фотосинтетического аппарата (Веселовский, Джанумов, 1974; Тарусов, Веселовский, 1978; Björn, Forsberg, 1979), которое связано с обращением первичных фотохимических реакций в фотосистеме II (Strehler, Arnold, 1961; Ames, Gorkom, 1978) и принадлежит формам хлорофилла, расположенного в реакционном центре (Ковалев, Красновский, 1980).

Установлена связь послесвечения с потенциалом высокоэнергетического предшественника АТФ на мембране (Vogel, 1972). На основании его уровня можно судить об энергетическом состоянии (Ewans, Crofts, 1973) и структурно-функциональных нарушениях в хлоропластах (Тарусов, Веселовский, 1978).

Ценную информацию о состоянии пигментного комплекса фотосинтетического аппарата можно получить и на основании анализа флуоресценции хлорофилла (Murata, Fork, 1975; Brown et al., 1977; Klosson, Krause, 1981).

Все перечисленное навело нас на мысль о целесообразности использования биофизических методов в изучении характера действия микроэлементов на реакции фотосин-

тетического аппарата теплолюбивых растений к охлаждению (Володько и др., 1981).

Объектами исследования в нашем опыте служили огурцы сорта Алтайский ранний 166. Из микроэлементов изучалось действие меди и цинка, которые применялись в виде предпосевной обработки семян в концентрациях 0,01 и 0,02% соответственно. Важно отметить, что в предварительных экспериментах с охлаждением целых растений медь и

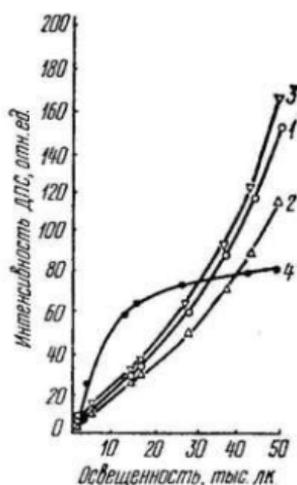
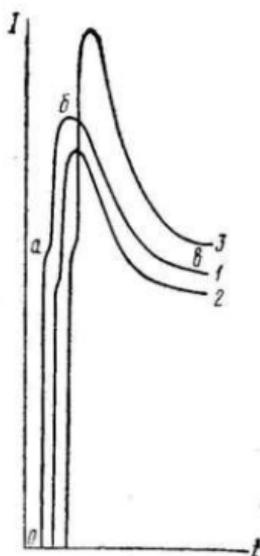


Рис. 18. Влияние микроэлементов на характер индукционной кривой послесвечения листьев огурцов сорта Алтайский ранний 166 в условиях оптимальной температуры: 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь; *а* — быстрая фаза индукции, *а**б* — медленная фаза

Рис. 19. Зависимость послесвечения листьев огурцов от интенсивности возбуждающего света в условиях оптимальной температуры: 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь; 4 — контроль + DCMU

цинк в указанных концентрациях по-разному действовали на устойчивость огурцов: если цинк, как правило, повышал холодостойкость, то действие меди или не проявлялось, или носило негативный характер.

Структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата исследовали с помощью регистрации параметров послесвечения и флуоресценции хлорофилла в дисках листьев. Температура при охлаждении снижалась до 4 °С.

Важнейшие параметры фотоиндуцированного послесвечения — величина и кинетика индукционной вспышки, световая кривая длительного послесвечения, отражающая изменение уровня свечения в зависимости от интенсивности возбуждающего света, температурная зависимость долгоживущего компонента свечения, положение температурного максимума (Тарусов, Веселовский, 1978).

В рассматриваемом опыте регистрировалась кинетика индукционной вспышки и световые кривые длительного послесвечения. На рис. 18 изображена кинетика индукционных кривых послесвечения контрольных и получавших микроэлементы растений при оптимальных температурных условиях. Индукционная кривая представляет кинетику нарастания свечения адаптированных к темноте листьев и имеет быструю и медленную фазы свечения, которые четко здесь прослеживаются.

Согласно современным представлениям (Crofts et al., 1971; Wraight, Crofts, 1971 и др.), быстрая фаза отражает образование электрического потенциала на мембране, а медленная — протонного градиента (ΔpH). В ряде работ (Bertsch et al., 1971; Itoh et al., 1971) продемонстрировано наличие связи между величиной быстрой фазы индукции и электронтранспортными реакциями.

Зависимость послесвечения листьев от интенсивности возбуждающего света (световая кривая) представлена на рис. 19. Принято считать, что при низкой освещенности (в области линейной зависимости интенсивности фотосинтеза от света, 10—15 тыс. лк) послесвечение изменяется аналогично квантовому выходу флуоресценции (Crofts et al., 1971), а после достижения момента светового насыщения (40—50 тыс. лк) оно возрастает вместе со скоростью нециклического электронного транспорта (Bertsch, Susan Lurie, 1971). Следовательно, исходя из анализа параметров световых кривых послесвечения и рассчитанной на их основании величины соотношения между интенсивностью послесвечения в области высоких и низких освещенностей, можно судить о состоянии электронтранспортных реакций в фотосистеме II.

Сопоставление параметров послесвечения листьев контрольных и получавших микроэлементы растений показывает (см. рис. 18 и 19), что предпосевная обработка семян медью и цинком привела к изменению свойств фотосинтетического аппарата листьев двухнедельных растений. В варианте с медью это проявилось в значительном повышении

величины медленной фазы индукции послесвечения, что позволяет говорить о создании на мембране более высокого потенциала высокоэнергетического предшественника АТФ или протонного градиента по М. Митчелу (Mitchell, 1966). Очевидно, данное явление обусловлено возрастанием скорости электронного транспорта, на что указывает повышенный уровень послесвечения в области высокой интенсивности возбуждающего света у растений данного варианта (рис. 19). У получавших цинк растений стационарный уровень свечения несколько ниже, чем у контрольных, причем уменьшилась как быстрая, так и медленная фаза индукционной вспышки (см. рис. 18). Это говорит о некотором ингибирующем действии цинка на электронный транспорт, что, по-видимому, обусловило снижение уровня энергизации мембран.

Учитывая связь между величиной индукционной вспышки послесвечения и интенсивностью фотосинтеза (Веселова, 1974), можно предположить, что предпосевная обработка цинком в примененной концентрации снижает ассимиляцию углекислоты листьями этих растений на ранних стадиях развития. Аналогичное действие цинка на фотосинтез отмечено для молодых растений кукурузы, развивающихся при оптимальных температурах (Школьник, Чиркова, 1958).

Охлаждение дисков листьев при 4°C на свету вызвало существенные изменения параметров послесвечения. Представленная на рис. 20 кинетика параметров световой кривой показывает, что в первые 2—3 ч экспозиции снижался уровень послесвечения при высоких интенсивностях возбуждающего света (рис. 20, а) и повышался при низких (рис. 20, б). Сходные изменения претерпевает форма световой кривой после обработки листьев диуроном (см. рис. 19), который, как известно (Gingras, Lemasson, 1965), подавляет нециклический электронный транспорт на участке первичного акцептора фотосистемы II. Это дает основание заключить, что охлаждение оказывает ингибирующее действие на нециклический электронный транспорт.

Судя по параметрам индукционных кривых, кинетика которых изображена на рис. 21, наряду с задержкой электронного транспорта охлаждение нарушило энергизацию мембран. Уже в течение двухчасовой экспозиции величина медленной фазы снизилась почти до нуля. Исчезновение протонного градиента на мембране тилакоидов обусловлено, очевидно, ингибированием электронного транспорта и

нарушением механизма фотофосфорилирования. Свидетельством этому, согласно К. Райту и А. Крофтсу (Wright, Crofts, 1971), служит зарегистрированный нами подъем уровня свечения при низкой освещенности (см. рис. 20, б). В последующем до конца охлаждения (6 ч) величина медленной фазы индукции продолжала удерживаться на том же низком уровне (рис. 21, б). Значительно более резкое снижение величины протонного градиента по сравне-

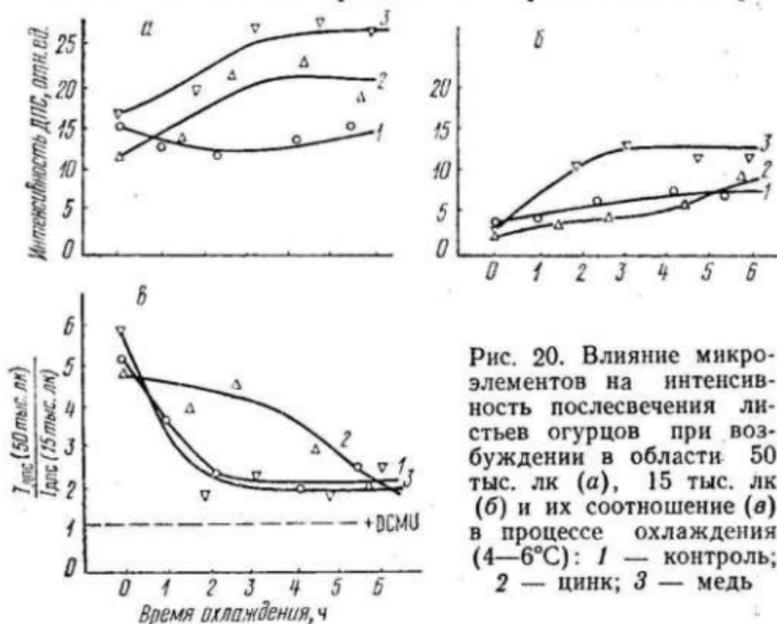


Рис. 20. Влияние микроэлементов на интенсивность послесвечения листьев огурцов при возбуждении в области 50 тыс. лк (а), 15 тыс. лк (б) и их соотношение (в) в процессе охлаждения (4—6°C): 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь

нию с подавлением электронного транспорта указывает на то, что в данном случае был затронут механизм фотофосфорилирования. Таким образом, охлаждение листьев контрольных растений на свету подавляет функциональную активность фотосинтетического аппарата: электронный транспорт и фотофосфорилирование. Установленный факт необратимого снижения величины медленной фазы индукционной кривой на фоне менее значительного изменения быстрой фазы согласуется с результатами исследований Ш. Ито и Н. Мураты (Itoh, Murata, 1974), которые наблюдали аналогичную картину в охлажденных при 0°C изолированных хлоропластах шпината. О селективном подавлении низкой температурой (0, 5, 14°C) долгоживущей компоненты послесвечения сообщается и в работе В. Артура и Б. Стрелера (Arthur, Strehler, 1957).

Характер изменения параметров послесвечения листьев растений, получавших медь и цинк, в течение охлаждения имел свои особенности. Под действием цинка на первых этапах в противоположность контролю отмечался резкий рост интенсивности послесвечения в области высокой интенсивности возбуждающего света (см. рис. 20, а). Поскольку при этом наблюдалось некоторое его повышение в области низкой освещенности (см. рис. 20, б), то соотноше-

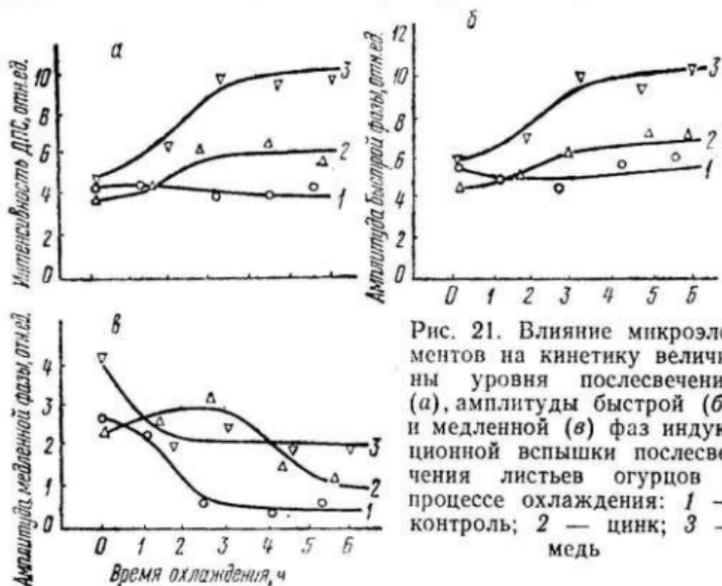


Рис. 21. Влияние микроэлементов на кинетику величины уровня послесвечения (а), амплитуды быстрой (б) и медленной (в) фаз индукционной вспышки послесвечения листьев огурцов в процессе охлаждения: 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь

ние послесвечения при двух рассматриваемых уровнях освещенности в отличие от контроля не претерпело существенных изменений (см. рис. 20, в). Последнее дает основание считать, что электронтранспортные реакции фотосинтетического аппарата листьев «цинкового» варианта обладают более высокой холодостабильностью. Более того, учитывая, что в начале охлаждения у этих растений имело место повышение быстрой фазы индукции (см. рис. 21, б), по-видимому, можно говорить даже о стимулирующем действии цинка на электронный транспорт. Все это в совокупности, возможно, и привело к повышению энергизации фотосинтетических мембран (см. рис. 21, в).

Однако при экспозиции на холоду свыше 3 ч и в варианте с цинком наблюдалось торможение электронного транспорта. Об этом свидетельствует характер световой

кривой, а именно повышение послесвечения при низкой интенсивности возбуждающего света (см. рис. 20, б) сопровождалось снижением уровня послесвечения при высокой интенсивности (см. рис. 20, а). Наблюдалось также резкое снижение амплитуды медленной фазы индукции (см. рис. 21, в). Следовательно, функциональная активность фотосинтетического аппарата обработанных цинком растений проявляет более высокую, чем в контроле, устойчивость к повреждающему действию пониженных температур лишь на первых этапах охлаждения.

Что касается действия меди, то, как показывает анализ параметров послесвечения, холодное повреждение фотосинтетического аппарата под действием этого микроэлемента развивалось сильнее, чем в других вариантах опыта. Так, уже в самом начале охлаждения (первые 1—2 ч) сильно (почти в 3 раза) повысился уровень свечения при низкой интенсивности освещенности (см. рис. 20, б). Вследствие этого величина соотношения интенсивности послесвечения при двух рассматриваемых уровнях освещенности снизилась до значений, характерных для обработанных диуроном листьев (см. рис. 20, в). Такой характер изменения параметров световой кривой свидетельствует о сильном торможении нециклического электронного транспорта. Последнее, очевидно, явилось причиной резкого падения градиента протонов на мембране тилакоидов, о чем можно судить по снижению амплитуды медленной фазы индукции (см. рис. 21, в).

Поскольку в последующие часы охлаждения уровень послесвечения в области низких интенсивностей освещенности у этих растений не возрастал, можно предположить, что под действием меди уже в первые часы охлаждения нециклический электронный транспорт полностью ингибировался. Это ведет к заключению, что функциональная активность фотосинтетического аппарата растений, получивших медь, высокочувствительна к действию холода.

Представление о состоянии пигментного комплекса при охлаждении и действии на него изучавшихся микроэлементов дают данные по регистрации флуоресценции хлорофилла. При комнатной температуре флуоресценция излучается хлорофиллом *a* светособирающего комплекса. На спектре флуоресценции выделяется максимум при 685 нм и плечо при 720—740 нм. Максимум в области 685 нм принадлежит хлорофиллу *a* светособирающего комплекса фотосистемы II, а плечо — хлорофиллу *a* фотосистемы I.

При оптимальных температурах не наблюдалось изменений в спектрах флуоресценции растений, обогащенных микроэлементами, по сравнению с контрольными (отклонения в пределах ошибки опыта). Кинетику интенсивности флуоресценции в максимуме 685 нм в процессе охлаждения после обработки диуроном иллюстрирует рис. 22. Уже в первые 2 ч экспозиции на холоду интенсивность флуоресценции уменьшилась почти в 2 раза. Более длительное пре-

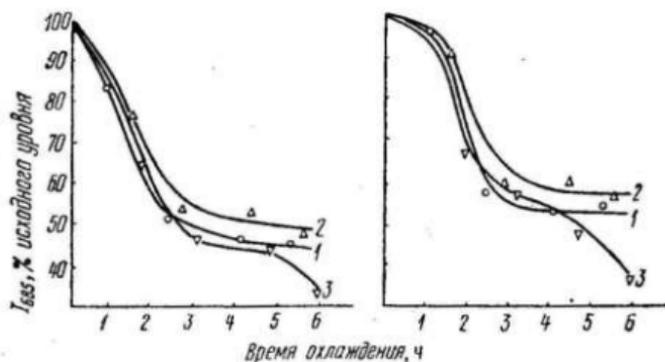


Рис. 22. Влияние микроэлементов на кинетику интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* в максимуме 685 нм листьев огурцов при возбуждении светом длиной волны короче 580 нм (а) и длиной волны короче 430 нм (б) в процессе охлаждения: 1 — контроль, 2 — цинк, 3 — медь

бывание листьев на холоду мало влияло на ее уровень. Снижение интенсивности флуоресценции у листьев теплолюбивых растений (огурцы, фасоль) при охлаждении на свету наблюдали и другие исследователи (Кислюк, 1964; Marquies, 1972; Van Hasselt, Van Berlo, 1980), причем М. Маргулис (Marquies, 1972) также в присутствии диурана.

В связи с тем что регистрация спектров флуоресценции проводилась в дисках листьев, прошедших обработку диуроном, т. е. в условиях ингибирования электронного транспорта фотосистемы II, высказано предположение (Володько и др., 1981), что отмеченное явление в первые часы пребывания на холоду обусловлено деградацией пигментного комплекса, в основе которой лежит фотоокисление (выцветание) хлорофилла из-за высокой интенсивности освещения (до 50 тыс. лк). В пользу этого говорит тот факт, что в опытах Т. В. Акимовой с соавторами (1978) при близком к нашему температурному режиму (6 °С), но более низкой

освещенности (18 тыс. лк) такое же снижение (на 50%) содержания пигментов в листьях огурцов сорта Алма-Атинский наблюдалось лишь после 48 ч охлаждения.

Учитывая, что указанное снижение уровня флуоресценции сопровождалось заметным уменьшением интенсивности послесвечения хлорофилла (см. рис. 21, а), предполагается, что в первые часы охлаждения на свету идет выцветание хлорофилла светособирающего комплекса, удаленного от реакционного центра (Володько и др., 1981).

Как видно из рис. 22, в первые часы охлаждения во всех вариантах опыта происходило сходное снижение уровня флуоресценции. Однако обращает на себя внимание факт, что в дисках листьев варианта с цинком уровень флуоресценции при охлаждении оставался все время выше, чем в других вариантах, что, вероятно, свидетельствует о более медленном выцветании пигментного комплекса у этих растений. В варианте же с медью в конце охлаждения зарегистрирована вторая фаза снижения интенсивности флуоресценции. Принимая во внимание, что к указанному времени электронный транспорт у этих растений практически остановлен (см. рис. 20, б, в), высказано мнение, что в данном случае наступило выцветание пигмента, расположенного рядом с реакционным центром (Володько и др., 1981).

Известно (Seely, 1973), что хлорофилл *b* и дополнительные пигменты находятся в светособирающем комплексе «антенн». В обычных условиях эффективность миграции энергии с них на конечный акцептор (хлорофилл *a*) довольно высока. Для оценки изменений ее в процессе охлаждения мы воспользовались следующим приемом. Объект (диски листьев) очередно облучали светом с длинноволновой границей спектра 580 и 430 нм. В первом случае sensibilизируется весь пигментный комплекс, включая хлорофилл *a* и *b*, а во втором — только хлорофилл *a*. Затем брали отношение уровня флуоресценции хлорофилла *a* фотосистемы II (максимум при 685 нм) при облучении объекта светом длиной волны короче 580 нм к уровню флуоресценции хлорофилла *a* при возбуждении светом длиной волны короче 430 нм ($I_{685} - \text{возб. } 580 \text{ нм} / I_{685} - \text{возб. } 430 \text{ нм}$). Это отношение и характеризует эффективность миграции энергии с пигментов светособирающего комплекса на фотоактивный хлорофилл *a*.

Представление о динамике этого показателя в процессе охлаждения даст рис. 23. В оптимальных условиях медь

нк практически не влияли на эффективность миграции гин с пигментов светособирающего комплекса на хлорилл *a*. При охлаждении у растений контрольного ва-та уже в первые 1—2 ч экспозиции наблюдалось до-ерное снижение отношения ($I_{685} - \text{возб. } 580 \text{ нм} / I_{685} - . 430 \text{ нм}$), свидетельствующее об уменьшении эффек-ости миграционной способности фотосистемы. Это 'верждает предположение о том, что при охлажде-

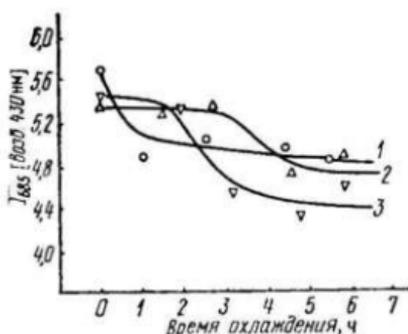


Рис. 23. Влияние микроэлементов на кинетику величины соотношения интенсивности флуоресценции хлорофилла *a* в максимуме 685 нм листьев огурцов в процессе охлаждения при возбуждении светом с длинноволновой границей 580 и 430 нм: 1 — контроль; 2 — цинк; 3 — медь

листьев на свету в первую очередь разрушаются менты светособирающего комплекса, удаленные от ре-онного центра.

В дисках листьев опытных растений в первые 2—3 аждения эффективность передачи энергии возбуждения игментов светособирающего комплекса на хлорофилл *a* кционного центра оставалась практически неизменной. актерно, что наступившее в последующем снижение 'рационной способности фотосистем выражено сильнее исках листьев «медного» варианта, чем «цинкового».

Установленное противодействие снижению эффективно-передачи энергии возбуждения с дополнительных пиг-тов на конечный ее акцептор (хлорофилл *a*) на первых пах охлаждения в листьях растений, получавших мик-лементы, очевидно, свидетельствует о более длительном ранении у них нативности структурной организации 'ментного комплекса при охлаждении. Различия между 'тными вариантами обнаруживаются на более поздних (пах охлаждения и подтверждают сделанный на основа-1 анализа параметров послесвечения вывод о более бла-риятном влиянии цинка, чем меди, на фотосинтетиче-й аппарат листьев при пониженных температурах.

Суммируя полученные нами данные, можно представить

следующую картину в действии пониженной температуры на фотосинтетический аппарат теплолюбивых растений. На свету под влиянием холода довольно быстро снижается скорость нециклического электронного транспорта и связанная с ним энергизация мембран хлоропластов, а также фосфорилирование, что ведет к выцветанию пигментов, в первую очередь удаленных от реакционного центра фотосистемы II, нарушается эффективность миграции энергии с дополнительных пигментов светособирающего комплекса на хлорофилл *a* реакционного центра. Следствием описанных явлений может явиться снижение новообразования АТФ и НАДФ·Н₂, падение интенсивности фотосинтеза, а в совокупности с происходящим при этом разобщением окислительного фосфорилирования (Кушниренко и др., 1969; Creencia, Bramlage, 1971), повышенной тратой энергии на репарационные процессы (Жолкевич, 1968; Семихатова, 1974) и усиленной теплопродукцией (Жолкевич, 1968) — снижение энергетического баланса клетки.

Если в норме медь стимулирует электронный транспорт и повышает величину протонного градиента, то цинк, напротив, несколько подавляет их. При охлаждении на первых этапах цинк стимулирует функциональную активность фотосинтетического аппарата (электронный транспорт, образование протонного градиента), снижает фотовыцветание пигментов и сохраняет эффективность миграции энергии с дополнительных пигментов на хлорофилл *a* реакционного центра. В использованной концентрации медь усиливает чувствительность фотосинтетического аппарата к охлаждению, что проявляется прежде всего в резком торможении нециклического электронного транспорта и снижении энергизации мембран хлоропластов уже в начале охлаждения.

Отмеченное нами стимулирующее действие цинка на фотосинтетическую активность листьев огурцов при охлаждении напоминает реакцию фотосинтетического аппарата холодостойких растений, для которых также свойственна активация фотохимических реакций при кратковременном охлаждении (Дроздов и др., 1973; Салчева и др., 1974).

Выявленные особенности в действии цинка и меди на структурно-функциональное состояние фотосинтетического аппарата могут сказаться на энергообеспечении клетки при охлаждении, а следовательно, и на холодостойкости растений. Так, наблюдаемое под влиянием цинка усиление

электронного транспорта и повышение энергизации мембран на первых этапах охлаждения предполагает более высокое образование АТФ, что должно способствовать поддержанию энергетического пула клетки и может иметь существенное значение для повышения устойчивости теплолюбивых растений к непродолжительному охлаждению. С другой стороны, подавление под действием меди активности фотохимических процессов при охлаждении, возможно, является одной из причин отмеченных случаев негативного действия этого микроэлемента на холодостойкость активнорастущих растений.

Итак, рассмотренный нами материал показывает, что положительное действие микроэлементов на холодостойкость теплолюбивых растений связано как с усилением протекания в клетках адаптивных процессов, так и с подавлением при повреждающем действии холода деструктивных.

Усиливающие холодостойкость растений микроэлементы повышают физиологическую и биохимическую активность организма при охлаждении, что проявляется в увеличении ферментативной активности, основанном на синтезе новых изоферментов, в усилении биосинтеза углеводов. Под влиянием микроэлементов направленно изменяется водный режим растений, обеспечивается более оптимальное соотношение между замедленным поступлением воды из почвы и ее тратой в процессе транспирации. Некоторые микроэлементы стабилизируют белковый обмен растений при охлаждении.

Одна из характерных особенностей действия микроэлементов — усиленное накопление в клетках растений аскорбиновой кислоты и пролина, которые играют важную роль в механизмах холодостойкости.

Определенное значение для повышения холодостойкости имеет способность микроэлементов повышать активность фотоэнергетических процессов при охлаждении и улучшать обеспечение клетки макроэргическими соединениями, а также в более короткие сроки восстанавливать энергетический баланс в период последействия пониженных температур.

Показано, что микроэлементы стабилизируют активность гидролитического фермента β -глюкозидазы при охлаждении, уменьшая тем самым вероятность повреждающего действия на организм фенольных агликонов, а также тормозят развитие в клетках деструктивных процессов.

УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К ДРУГИМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ И ПОЛЕГАНИЮ

ЗАТЕМНЕНИЕ

В естественных условиях произрастания растения, как правило, приспособлены к световому режиму и вполне довольствуются той долей солнечной радиации, которая поступает к их листовой поверхности. Однако при создании искусственных фитоценозов некоторые растения оказываются в неблагоприятных световых условиях: в одном случае они могут испытывать чрезмерное затемнение, тогда как в другом — избыточную инсоляцию. Особенно остро эта проблема стоит в области растениеводства закрытого грунта, в практике зеленого строительства при создании декоративно-цветочных композиций в парках и скверах, а также при озеленении интерьеров общественных зданий.

Исследований по выяснению роли микроэлементов в повышении устойчивости растений к неблагоприятному световому режиму проводилось очень мало, и они касаются главным образом проблемы темноустойчивости.

О значении меди для темноустойчивости растений могут говорить результаты исследований Ф. Андерссена (Andersen, 1932). Проростки пшеницы, выращиваемые на дистиллированной воде, после образования двух листьев были перенесены на питательный раствор Хогланда, содержащий 0,3 мг/л сернистой меди. На этом растворе они росли в течение 10 дней, а затем были помещены в темную комнату. После 10-дневного пребывания в темноте проростки, получившие медь из раствора Хогланда, имели темно-зеленую окраску, тогда как контрольные проростки, росшие на дистиллированной воде, имели желтую, что свидетельствует о защитном действии меди против дегградации хлорофилла в темноте.

В работе В. Е. Маленева (1961) приводятся данные о том, что помимо меди защитное действие на хлорофилл против его разрушения в темноте оказывают марганец и в меньшей степени бор и никель. Так, растения картофеля, получившие медь, после двухнедельного пребывания в

темноте содержали на 20—30% хлорофилла больше, чем контрольные, получавшие марганец — на 13—17% больше, а бор и никель — на 5—9% больше, чем в контроле.

Е. А. Соловьева и Н. А. Макарова (1960) в опытах с ячменем установили торможение разрушения хлорофилла в темноте под действием предпосевной обработки семян кобальтом, молибденом и особенно медью. Интересно, что бор такого действия не оказывал.

В последнее время интенсивно разрабатывается вопрос о роли кобальта в структурно-функциональном состоянии пигментного аппарата растений, в том числе и в условиях темноты. Е. С. Широбокова (1972) в опытах с замачиванием семян гороха в растворе азотнокислого кобальта показала, что при проращивании семян в темноте кобальт усиливает синтез хлорофилла, уровень которого весьма низок у растений контрольного варианта. Характерно, что на свету действие кобальта было менее выраженным, чем в темноте. Кобальт, кроме того, увеличил темнотостабильность хлорофилла *a*. При перенесении растений из условий нормального освещения в темноту в варианте с кобальтом содержание хлорофилла *a* понизилось в 1,8 раза меньше, чем в контроле.

В опытах Г. М. Зверевой и соавторов (1978) подкормка озимой пшеницы, выращиваемой на растворе Кюпа, кобальтом положительно действовала на темноустойчивость хлорофилла *a* и *b*, каротиноидов в листьях растений. Между тем у яровой пшеницы кобальт не повысил устойчивость пигментного комплекса против разрушения в темноте. Повидимому, действие этого микроэлемента определяется и биологическими особенностями организма.

О значении кобальта в темноустойчивости пигментного аппарата говорят результаты исследований Г. А. Липской и Л. А. Зеленой (1975, 1976). Обработывая семена ячменя раствором этого микроэлемента, они обнаружили его стабилизирующее действие на пигментный комплекс проростков, помещенных в темноту на 24—96 ч. При концентрации сернокислого кобальта 1 и 0,1% содержание каротиноидов в темноте не снижалось в течение 96 ч экспозиции, а хлорофиллов *a* и *b* оставалось стабильным в течение 72 ч темноты. При более низких концентрациях кобальта (0,01 и 0,001%) повышенная темноустойчивость пигментного аппарата была связана с меньшим разрушением лабильной формы хлорофиллов и увеличением доли прочнозакрепленной их формы. Высказывается предположение, что в осно-

ве действия кобальта на пигментный комплекс в условиях темноты лежит стабилизация липопротеидных компонентов мембран хлоропластов.

Выявленная в приведенных выше опытах способность меди, молибдена и кобальта повышать темноустойчивость растений имеет практическое значение при озеленении интерьеров общественных зданий, для районов Севера, где растения длительное время пребывают под снежным покровом, а также для ведения подземного растениеводства и др., т. е. в условиях, в которых полностью или на определенное время исключается освещение растений.

ТЕХНОГЕННОЕ ЗАГРЯЗНЕНИЕ

Техногенное загрязнение окружающей среды оказывает неблагоприятное действие на многие физиологические процессы растений. У них в результате накопления токсических концентраций соединений серы, свинца, хлора, окислов азота разрушаются пигменты пластид, снижается фотосинтетическая активность, нарушается общий метаболизм и, как следствие, уменьшается прирост и появляются признаки страдания (Илькун, 1978). Степень нарушения обменных и ростовых процессов, а следовательно, и повреждения растений токсическими соединениями находится в зависимости от сочетания экологических условий, в том числе и обеспеченности элементами минерального питания.

Литературные сведения о роли микроэлементов в снижении повреждения растений техногенным фактором пока еще малочисленны и порой противоречивы.

По данным Л. Кракера (Craker, 1971), поражаемость малой ряски фумигацией озоном определяется концентрацией питательных элементов в субстрате. Внесение сернокислого железа или исключение из раствора сернокислой меди снижало поражаемость листьев газом. В то же время присутствие или отсутствие в питательной среде марганца, молибдена, цинка, бора не влияло на устойчивость ряски к озону. Отмеченная противоположность в действии железа и меди на газоустойчивость ряски, по-видимому, обусловлена известным антагонизмом этих микроэлементов (Школьник, Макарова, 1950).

В опытах М. Чуба и Д. Ормрода (Czuba, Ormrod, 1974) применение кадмия и в меньшей степени цинка вело к усилению фитотоксичности озона для растений салата-латука

и кресс-салата. При этом показано, что при нанесении этих солей в виде растворов на поверхность листьев их действие на усиление фитотоксичности озона выше, чем при внесении в почву.

И. П. Третьяк и Г. М. Илькун (1978) исследовали влияние внекорневой подкормки каштана конского, произрастающего в условиях городской среды, 0,05—0,1%-ным раствором сернистого цинка. Установлено, что это способствует формированию листовой поверхности, лучшей ее сохранности во время вегетации, а также улучшает рост растений. Такое действие цинка сопровождалось снижением на 20—30% уровня хлора в растениях, повышением содержания пигментов и гиббереллиноподобных веществ, ауксинов, уменьшением количества и активности ингибиторов фенольной природы, что в результате и определило более высокую интенсивность ростовых процессов у опытных растений в условиях задымленности атмосферы.

Согласно исследованиям канадских ученых (Tolyonen, Hofstra, 1979), определенное значение в снижении повреждаемости растений сернистым газом могут иметь медные удобрения. В их опытах с высокочувствительным к сернистому газу сортом ячменя Лаурьер установлено, что совместная обработка растений сернистым газом и медью устраняет симптомы повреждения первым. Характерно, что у опытных растений по сравнению с контрольными было более высокое устьичное сопротивление.

По данным М. М. Рачковской и Л. О. Ким (1977), наряду с цинком и медью снижают вредное влияние сернистого газа на деревья тополя бальзамического бор и марганец. Указанные микроэлементы повышали содержание хлорофилла *a* и *b* в окуренных газом деревьях.

Однако в работе В. М. Яценко с соавторами (1971) указывается, что под влиянием двухвалентных солей цинка и железа увеличивается поглощение газонными травами сернистого газа и их повреждаемость. Лишь под действием борной кислоты отмечалось некоторое снижение повреждаемости у тимофеевки.

Противоречивость приведенных данных, возможно, обусловлена не только биологическими особенностями объектов исследования, но и тем, что сам сернистый газ способствует поглощению и накоплению растениями катионов тяжелых металлов (Кондратюк и др., 1980; Игнатенко, 1981). В этом случае дополнительное внесение микроэлементов может оказаться для некоторых из них избыточным.

Согласно А. А. Игнатенко (1981), действие металлов на газоустойчивость растений определяется их концентрацией в организме. Если содержание металлов в растении ниже летального уровня, то в этом случае они, нейтрализуя поступивший в листья кислый газ, уменьшают отрицательное действие токсиканта. При сверхвысоких концентрациях микроэлементы усугубляют повреждающее действие атмосферных загрязнителей.

П. Т. Обыденный (1971), проведя статистический анализ данных, полученных в опытах с действием варьирования концентраций элементов питания на рост гороха при газации различными токсикантами, пришел к заключению, что увеличение или уменьшение доз бора и цинка, так же, как фосфора, калия, магния, не ведет к достоверному изменению состояния растений. Увеличение же дозы меди и молибдена в питательном растворе ухудшало состояние растений, исключая вариант с аммиаком для меди и вариант со смесью сернистого газа с аммиаком для молибдена. Таким образом, не для всех растений действие микроэлементов носит положительный характер.

Помимо рассмотренных газообразных токсикантов существенную опасность для окружающей среды представляют фенольные соединения, поступающие в атмосферу в процессе химического производства. Д. Ш. Угрехелидзе с соавторами (1979) исследовали возможность использования ионов некоторых металлов для детоксикации этих высокотоксических соединений. Путем введения в проростки гороха ионов меди и железа было получено увеличение скорости детоксикации экзогенных одноядерных фенолов, причем с увеличением содержания в тканях указанных микроэлементов возрастала ее интенсивность. Применение меченого $1-6^{14}\text{C}$ -фенола позволило установить место действия этих микроэлементов. Выяснилось, что соединения меди катализируют преимущественно первичные реакции детоксикации фенола, не влияя на дальнейшее окисление углеродного скелета.

В отношении загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами любопытно сообщение Я. Ринькиса и Х. К. Рамане (1978). Ими установлено, что повышение в 2—5 раз по сравнению с оптимальными концентрациями в субстрате отдельных макро- и микроэлементов, как правило, усугубляет отрицательное влияние избытка определенного элемента при слабой его токсичности, мало изменяет при средней токсичности и явно снижает при сильной. Благодаря

этому возможно снижение отрицательного действия избытка одного из элементов путем повышения концентрации других. В теоретическом плане большой интерес представляет выяснение механизма этого явления. Использование микроэлементов для устранения негативного действия на растения токсиканта может осуществляться и на основании явления антагонизма ионов.

ПОЛЕГАНИЕ

Имеются некоторые сведения и о влиянии микроэлементов на устойчивость растений к полеганию. Одним из первых этим вопросом заинтересовался П. А. Власюк (1952). Он изучал возможность повышения устойчивости зерновых культур к полеганию с помощью применения марганцевых удобрений. опыты с озимой пшеницей показали, что марганцевые удобрения из расчета 3 ц/га способствуют развитию в стебле более мощных механических элементов. Толщина кольца механической ткани, стенок этой ткани и другие показатели, характеризующие механическую прочность, значительно возросли, что и обусловило более высокую прочность стебля и его устойчивость к полеганию. Особенно сильно такое действие марганца проявилось на фоне полных минеральных удобрений.

Этот факт подтвердился в опытах Д. А. Алиева (1959), проведенных на Карабахской опытной станции в Азерб.

Таблица 32

Влияние микроэлементов на элементы механической прочности стебля овса сорта Золотой дождь (Годнев, Терентьев, 1956)

Вариант опыта	Толщина 2-го узла, мм	Сопротивление 2-го узла, г	Толщина 3-го узла, мм	Сопротивление 3-го узла, г
Контроль (без удобрений)	2,5	720	2,6	350
Бор	2,3	750	2,5	450
Медь	2,4	490	2,6	330
Марганец	2,1	360	2,4	260
Цинк	2,5	550	2,6	350
Контроль + $\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$	3,0	850	3,0	570
$\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$ + бор	3,0	1170	3,1	730
$\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$ + медь	2,9	950	3,1	550
$\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$ + марганец	2,9	650	3,1	390
$\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$ + цинк	2,9	790	3,1	480
$\text{K}_2\text{H}_2\text{PO}_4$ + йод	3,0	1250	3,1	840

байджане. В этих опытах положительное влияние на устойчивость пшеницы против полегания кроме марганца оказала медь. В работе А. Г. Михаловского и М. М. Социльяка (1954) также сообщается о повышении под действием меди устойчивости пшеницы к полеганию, что произошло в более мощном развитии у растений механической ткани стебля.

Т. Н. Годнев и В. М. Терентьев (1956) в вегетационном опыте на целинном торфе проследили действие ряда микроэлементов на механическую прочность стебля овса сорта Золотой дождь. Представленные в табл. 32 результаты свидетельствуют о том, что за исключением бора действие микроэлементов на развитие механических тканей (толщина 3-го узла) проявилось только на фоне фосфорно-калийного удобрения. В этих условиях бор и особенно йод сильно повысили прочность обоих узлов на излом. Несколько меньшим действием характеризовалась медь, тогда как марганец и цинк снизили механическую прочность стебля.

Итак, приведенный материал указывает на способность некоторых микроэлементов (Сu, Мп, В, J) повышать устойчивость определенных культур к полеганию. Их действие определяется наряду с другими факторами, по-видимому, и биологическими особенностями вида. Об этом свидетельствует неоднозначность действия марганца на устойчивость к полеганию пшеницы и овса. Более стабильным влиянием обладает медь, хотя это требует проверки на более широком ассортименте культур.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Засуха, высокие и низкие температуры, затопление и затемнение, засоление и загрязнение окружающей среды отрицательно сказываются на росте и развитии растений, а следовательно, и на их продуктивности. Неблагоприятные условия ограничивают возможности интродукции хозяйственно-ценных растений. Практиков сельского хозяйства и смежных отраслей прежде всего интересует вопрос снижения зависимости растительного организма от неблагоприятных почвенно-климатических условий, решение которого невозможно без понимания физиологии самого организма, механизмов его повреждения и адаптации к конкретному экстремальному фактору. Проблема устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды — до сих пор одна из центральных в фитофизиологии.

Известно, что свойство устойчивости хотя и определяет генотипом, однако находится под контролем совокупности факторов внешней среды. Одним из элементов, осуществляющих связь организма с окружающей средой, является минеральное питание. Рассмотренные в настоящей работе данные свидетельствуют о том, что путем регулирования питания растений микроэлементами можно направленно воздействовать на определенные стороны обмена веществ, которые являются полезными в формировании устойчивости растений к неблагоприятным условиям. Для эффективного использования этого приема необходимо наряду со знанием физиологической роли микроэлементов иметь правильное представление о тех механизмах, которые определяют устойчивость растений. К сожалению, приходится констатировать, что оба вопроса еще далеки от разрешения.

Следует учитывать, что потребление растениями элементов питания, в том числе и микроэлементов, зависит не только от наличия их в питательном субстрате, но и от ряда внутренних и внешних факторов. Во-первых, потребность в отдельных микроэлементах у растений вследствие их биологических особенностей различна. Во-вторых, учи-

гивая, что поглощение ионов корневыми системами происходит не только пассивно, но и посредством активного их транспорта, важно и состояние самого организма. Необходимо принять во внимание, что потребность растения в элементах питания меняется в онтогенезе.

Особая роль в обеспечении растений минеральными элементами принадлежит эдафическим условиям, которые определяют их доступность для корневых систем и возможность поглощения. Не меньшее влияние оказывают и погодные условия. Повышение температуры и снижение влажности ведут к переводу минеральных элементов в менее доступные формы. В результате даже на хорошо обеспеченных микроэлементами черноземных почвах применение микроэлементов в условиях засушливой погоды дает положительный эффект. Действие низкой температуры проявляется в большей степени в подавлении процесса поглощения минеральных элементов путем воздействия на активную его фазу. Все это свидетельствует о необходимости дополнительного снабжения растений микроэлементами в условиях экстремальных факторов среды.

Необходимо учитывать еще и то, что по мере снабжения сельского хозяйства основными макроудобрениями практическое значение многих микроэлементов возрастает не только вследствие их абсолютного недостатка для растений в почве, но и для восстановления оптимального соотношения между отдельными макро- и микроэлементами.

Однако эффективность использования микроэлементов в экстремальных условиях определяется не только тем, что улучшается питание растений, но и тем, что повышается их устойчивость к неблагоприятным факторам.

Из рассмотренного в работе экспериментального материала видно, что ряд микроэлементов благодаря их положительному влиянию на засухоустойчивость можно с успехом использовать для повышения урожайности растений в условиях недостаточного водоснабжения. Наиболее благоприятное влияние оказывают алюминий, кобальт, молибден, медь. Действие бора, цинка и других микроэлементов непостоянно.

Положительное влияние микроэлементов на устойчивость растений к недостаточному водоснабжению заключается в воздействии их на многие физиологические процессы. Установлено, что микроэлементы определенным образом изменяют водный обмен растений: повышают содержание коллоидно-связанной воды, усиливают гидратацию

коллоидов, снижают интенсивность транспирации в полуденные часы, способствуют накоплению растворимых углеводов и их транспортировке к наиболее важным для организма репродуктивным органам, стабилизируют белковый обмен, содействуют накоплению защитных веществ, улучшают энергообеспеченность клеток, стабилизируют структуру таких важнейших макромолекул, как белки и нуклеиновые кислоты.

В повышении устойчивости растений к высоким температурам большую роль играют бор, цинк, кобальт. Среди физиологических механизмов их действия можно отметить усиление накопления органических кислот и повышение устойчивости дыхательного процесса под влиянием цинка, улучшение энергетического баланса клетки под влиянием бора и кобальта.

Для повышения морозо- и зимостойкости растений особенно эффективно применение медных и марганцевых удобрений. Устранить отрицательное действие заморозков и низких положительных температур можно путем использования цинка и алюминия.

Положительное влияние микроэлементов на устойчивость растений к низким температурам обусловлено усиленным накоплением защитных веществ (сахаров, водорастворимых белков, аминокислот, аскорбиновой кислоты), стабилизацией дыхательного процесса, лучшей энергообеспеченностью клеток, торможением развития в них гидролитических и деструктивных процессов, более высокой функциональной устойчивостью фотосинтетического аппарата и рядом других.

Обнадеживающие результаты получены в случае применения микроэлементов на засоленных почвах. Положительное действие микроэлементов в устойчивости растений к избытку солей заключается как в снижении поступления последних в растительные клетки, так и в усилении интоксикации поступивших ионов. Механизм их действия базируется на явлении антагонизма ионов, о чем свидетельствует устранение отрицательного действия на растения избытка одного из элементов питания путем повышения концентрации других.

Микроэлементы оказались полезными также в снижении токсического действия на растения техногенного фактора, в повышении устойчивости их к переувлажнению (медь, молибден) и затемнению (медь, кобальт, молибден). С помощью других микроэлементов (бора, йода, мар-

ганца) удалось повысить устойчивость зерновых культур к полеганию.

Наиболее эффективно применение микроэлементов в том случае, когда растения подвергаются частичному повреждению.

Следует отметить, что в основе действия многих микроэлементов на устойчивость растений к неблагоприятным факторам часто лежат одинаковые физиолого-биохимические механизмы, что проявляется в сходных изменениях водного режима, белкового и нуклеинового обменов, энергетики и других физиологических процессов.

Несмотря на богатый экспериментальный материал о роли микроэлементов в устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, рассмотренный вопрос еще далек от своего разрешения. Весьма важно углубление изучения механизмов положительного действия микроэлементов на устойчивость растений, что, несомненно, будет способствовать установлению специфичности в действии отдельных микроэлементов. Необходимы более обширные исследования на разных уровнях: молекулярном, субмикроскопическом, клеточном и др. Широкое поле деятельности открывается в выяснении изменений в ферментных системах, в функции и структуре мембранного аппарата, происходящих под влиянием микроэлементов при неблагоприятных условиях среды.

Одной из интересных проблем, которую предстоит изучить, является выяснение наследования повышенной устойчивости, получаемой под влиянием микроэлементов. Представляет интерес исследование и других генетических аспектов проблемы, в частности о том, как проявляется действие микроэлементов на обмен веществ и устойчивость к неблагоприятным факторам среды у различных систематических групп растений, а также у гибридов и исходных форм.

Важное значение для практики имеет научное обоснование эффекта комбинирования макро- и микроэлементов в повышении устойчивости растений.

Абаева С. С. Влияние бора и меди на рост и урожайность хлопчатника.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 369—377.

Абасва С. С. Физиологическое действие трихлорфенолята меди на хлопчатник.— Сельск. хоз-во Узбекистана, 1962, № 1, с. 31—34.

Абаева С. С., Мардиев Х. Повышение холодостойкости хлопчатника путем предпосевной обработки семян микроэлементами.— Тр. Самарканд. ун-та, 1961, № 103, с. 3—9.

Абаева С. С., Стеснягина Т. Я., Ходжаев Д. К. Значение некоторых микроэлементов в приспособлении хлопчатника к неблагоприятным факторам среды.— В кн.: Эколого-физиологические особенности интродуцируемых растений. Л., 1967, с. 140—155.

Абаева С. С., Ходжаев Д. К. Влияние микроэлементов (Mn, Cu, Al) на холодостойкость проростков и молодых растений огурцов.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Л., 1970, т. 1, с. 189.

Абдурашитов С. А. Повышение холодостойкости кукурузы путем предпосевной обработки семян в растворах микроэлементов.— Бот. журн., 1957, т. 42, № 7, с. 1099—1106.

Абуталыбов М. Г. Значение микроэлементов в жизни растений и в повышении урожайности сельскохозяйственных культур в условиях Азербайджана.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 255—269.

Агафонов Н. С., Кутовой А. А., Шевченко В. Е. Содержание свободных аминокислот у озимой пшеницы под влиянием условий закаливания и перезимовки.— В кн.: Методы и приемы повышения морозостойкости озимых зерновых культур. М., 1975а, с. 335—338.

Агафонов Н. С., Кутовой А. А., Шумейко А. Ф. Влияние пролипа на метаболические процессы, связанные с морозостойкостью озимой пшеницы.— Сб. науч. работ НИИ с.-х. Центр. Чернозем. полосы, 1975б, т. 9, № 1, с. 11—18.

Акимов Т. В., Дмитриев В. П., Нютничева К. А. Влияние температуры и освещенности на содержание пигментов в листьях огурца.— В кн.: Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, 1978, с. 74—80.

Акимцев В. В., Шакури Б. К. Содержание марганца, кобальта, меди, цинка и молибдена в североприазовских и предкавказских черноземах и их влияние на рост, развитие и урожайность кукурузы и подсолнечника.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 449—452.

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура.— Л.: Наука, 1975.—330 с.

Алексеев А. П. Влияние предпосевной обработки семян микроэлементами на ростовые процессы кукурузы в онтогенезе.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1973, с. 239—247.

Алиев Д. А. Влияние микроэлементов на некоторые физиологические процессы и урожайность озимой пшеницы.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1969, с. 335—339.

Аманов Х. Повышение солеустойчивости хлопчатника предпосевной яровизацией в питательных растворах и некорневым путем.— Тр. Узб. филиала АН СССР, 1942, серия 11, т. 3.

Ананьина В. М. Об устойчивости картофельного растения к заморозкам в условиях Мурманской области.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 168—172.

Аникиев В. В., Быков И. П. Влияние молибдена на активность нитратредуктазы ячменя.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1973, т. 5, № 3, с. 252—256.

Бакуменко Н. И. Изменение дыхательного метаболизма у проростков пшеницы под действием заморозка.— Физиол. раст., 1974, т. 21, № 1, с. 135—140.

Барышева Т. С., Сидорова Д. Р., Хохлова Л. П., Сулейманов И. Г. Влияние закаливания на изоферментный состав пероксидазы и полифенолоксидазы, гетерогенность и степень гидратации белков гялоплазма узлов кушения разных по устойчивости сортов озимой пшеницы.— В кн.: Состояние воды и энергетический обмен растений. Казань, 1975, с. 78—90.

Баркан Я. Г., Стругалева Е. В., Назарчук А. Г., Трофимов И. Т. Предпосевное закаливание семян кукурузы в растворах сульфатов магния и цинка.— Тр. Алтайск. с.-х. ин-та, 1966, вып. 9, с. 117—121.

Белецкая Е. К. Физиологические основы устойчивости озимых культур к избытку влаги.— Киев: Наук. думка, 1979.—212 с.

Белявская Е. А. Действие бора и меди на фосфорный обмен растений при временном переувлажнении почвы.— Уч. зап. Дальневост. гос. ун-та, 1973, т. 61, с. 87—95.

Берзина А. Я. Биохимические изменения в растениях салата при избытке в субстрате меди и марганца.— Рсф. науч. сообщ. III Всесоюз. биохим. съезда. Рига, 1974, т. 2, с. 119.

Благовецкий А. В. Влияние временного охлаждения тканей на качество их ферментов.— Тр. Ин-та физиол. раст. АН СССР, 1946, т. 4, вып. 1, с. 193—199.

Бобко Е. В., Агилян А. А. О действии микроудобрений при засолении.— Почвоведение, 1939, № 4, с. 30—44.

Богомаз З. И., Коршук Т. П. Влияние микроэлементов на физиолого-биохимические процессы и морозоустойчивость сеянцев персика.— В кн.: Пути и методы повышения стойкости акклиматизируемых растений. Киев, 1967, с. 86—96.

Боженко В. П. Влияние Zn, Mo и B на углеводно-белковый обмен и урожай красного клевера.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 167—179.

Боженко В. П. Действие алюминия и кобальта на содержание пулленновых кислот и активность рибонуклеазы в точках роста подсолнечника при водном дефиците.— Физиол. раст., 1968, т. 15, вып. 1, с. 116—122.

Боженко В. П. Микроэлементы и проблема устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.— В кн.: Физиологическая роль и практическое применение микроэлементов. Рига, 1976, с. 110—123.

Боженко В. П. Влияние алюминия и кобальта на содержание 5-метилцитозина при водном дефиците.— В кн.: Биологическая роль микро-

элементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 1, с. 79—80.

Боженко В. П., Володько И. К. О роли цинка в повышении холодоустойчивости теплолюбивых растений.— В кн.: Повышение устойчивости растений к низким температурам. Киев, 1982, с. 130—131.

Боженко В. П., Назаренко А. М., Момот Т. С. Действие алюминия, кобальта и меди на физиологические процессы, определяющие засухоустойчивость, и на продуктивность растений.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 168—172.

Боженко В. П., Школьник М. Я. Влияние алюминия, кобальта и молибдена на засухоустойчивость и азотистый обмен в условиях нормального и недостаточного водоснабжения.— В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963, с. 275—283.

Бредихин В. Н. Влияние почвенной засухи и молибдена на содержание белковых фракций в листьях гороха.— В кн.: Актуальные вопросы современной ботаники. Киев, 1977, с. 18—21.

Бритиков Е. А. Биологическая роль пролина.— М.: Наука, 1975.— 88 с.

Буйкан Д. Взаимозависимость между поглощением меченых макро- и микроэлементов и морозоустойчивостью кукурузы.— Физиол. раст., 1962, т. 9, вып. 2, с. 189—192.

Буркин И. А. Физиологическая роль и сельскохозяйственное значение молибдена.— М.: Наука, 1968.— 294 с.

Буркин И. А., Цховребошвили Г. Г. Физиологическая роль молибдена в повышении зимостойкости клевера.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 137—140.

Валадзько І. К., Бажанка В. П. Уплыв мікроелементау на колькасць свабоднага праліну ў тканках дэкарматыўных раслін пры дзеянні паніжаных тэмператур.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1980, № 1, с. 73—77.

Валадзько І. К., Школьник М. Я. Асаблівасці ў дзеянні цынку на актыўнасць β-глюказідазы ў раслін ва ўмовах паніжаных тэмператур.— Весці АН БССР. Сер. біял. навук, 1982, № 1, с. 27—31.

Васильева В. Н., Сафонова Е. Г. Влияние бора на вызревание древесины побегов и повышение зимостойкости гибридов яблони.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1973, с. 262—265.

Васильева И. М. Влияние микроэлементов на водный режим растений.— Тез. докл. сессии по вопросам водного режима растений в связи с обменом веществ и продуктивностью, 2—7 марта 1959 г. Казань, 1960, с. 25—26.

Васильева И. М. Влияние микроэлементов на водный режим растений.— В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963, с. 129—132.

Васильева И. М., Нимухаметова Н. Н., Хисамутдинова В. И., Эстрина Р. И. Изменение свойств актомиозинподобных белков вегетативных органов озимой пшеницы при внесении цинка.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. М., 1974, с. 320—324.

Васильева И. М., Лебедева Л. А. Влияние цинка на водный режим, обмен веществ и морозостойкость озимой пшеницы.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 172—176.

Васильева И. М., Лебедева Л. А., Рафикова Ф. М. Некоторые взаимосвязи между водным, углеводным и азотным обменами озимой

пшеницы в связи с вопросом морозоустойчивости.— Физиол. раст., 1964, т. 11, вып. 5, с. 897—905.

Васильева И. М., Хисамутдинова В. И. Влияние цинка на динамику фракций кислоторастворимого фосфора в органах озимой пшеницы в связи с вопросом морозоустойчивости.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ, 1966, т. 3, с. 58.

Васильева И. М., Хисамутдинова В. И., Кузьмина Г. Г., Ратушняк Ю. М. Изменение структуры и функции хлоропластов озимой пшеницы под влиянием закалывания и воздействий, повышающих устойчивость к морозу.— Сб. работ Ин-та цитологии АН СССР, 1977, вып. 17, с. 79.

Васильева И. М., Эстрина Р. И. Изменения в структуре и свойствах белков листьев и узлов кущения озимой пшеницы при внесении цинка.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Л., 1970, т. 1, с. 299—300.

Вахмистров Д. Б., Мазель Ю. Я. Поглощение и передвижение солей в клетках корня.— Итоги науки и техники ВИНТИ АН СССР: Физиология растений, т. 1; Физиология корня. М., 1973, с. 164—212.

Веселова Т. В. Исследование первичного проявления адаптационной реакции растения на водный дефицит: Автореф. канд. дис.— М., 1974.—23 с.

Веселовский В. А., Джанумов Д. А. Изучение биофизическими методами адаптационной реакции растений в связи с проблемой устойчивости растений.— Тр. МОИП, 1974, т. 50, с. 89—98.

Виноградова В. В., Грушин А. А., Сердюк Л. С. Состояние нуклеиновых кислот ядер озимой пшеницы в связи с закалыванием и промораживанием.— Тр. по прикл. бот., ген. и сел. ВИР, 1976, т. 56, № 2, с. 111—119.

Власюк П. А. Применение марганцевых удобрений на различных почвах для повышения продуктивности сельскохозяйственных растений.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М., 1952, с. 280—295.

Власюк П. А. Использование микроэлементов в сельском хозяйстве Украинской ССР.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 6—21.

Власюк П. А. Значение микроэлементов в устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды.— В кн.: Конференция по физиологии устойчивости растений. Киев, 1968, с. 19—21.

Власюк П. А. Биологические элементы в жизнедеятельности растений.— Киев: Наук. думка, 1969.—516 с.

Власюк П. А., Дарменко М. С., Кошлак Л. Я. Предпосевное обогащение семян сельскохозяйственных культур микроэлементами и ростактивирующими веществами.— В кн.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М., 1964, с. 113—120.

Власюк П. А., Ленденская Л. Д. Содержание подвижных форм микроэлемента марганца в почвенных разновидностях Украинской ССР.— Почвоведение, 1950, № 6, с. 321—333.

Власюк П. А., Проценко Д. Ф., Гурилева М. А. Зимостойкость озимой пшеницы на Украине.— Киев: Изд-во АСХНУ, 1959.—252 с.

Власюк П. А., Проценко Д. Ф., Мишустина П. С., Шевчук Н. В. Влияние опудривания семян серноокислым марганцем и сроков посева на биохимический состав различных по холодостойкости гибридов кукурузы.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1967, с. 304—312.

Войников В. К., Сарапульцев Б. Н., Усова Т. К. Метаболические реакции митохондрий проростков озимой пшеницы при действии отрицательной температуры.— Изв. Сиб. отд-ния АН СССР. Сер. биол. наук, 1977, № 15, вып. 3, с. 91—98.

Войников В. К., Усова Т. К. Особенности функциональной активности митохондрий проростков злаков, различающихся по зимостойкости.— В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Иркутск, 1977, с. 116—120.

Володин В. А. Влияние молибдена на дневной ход фотосинтеза листьев картофеля.— В кн.: Биологическая роль молибдена. М., 1972, с. 101—107.

Володько И. К. Влияние микроэлементов на устойчивость некоторых декоративных растений к низким температурам и на физиологические процессы, ее определяющие: Автореф. канд. дис.— Вильнюс, 1981.—23 с.

Володько И. К., Боженко В. П. Влияние предпосевной обработки микроэлементами на содержание свободного пролина в листьях зимующих растений райграса.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1980, т. 12, № 3, с. 298—303.

Володько И. К., Веселовский В. А., Веселова Т. В., Боженко В. П. Влияние микроэлементов цинка и меди на фотосинтетические реакции листьев огурца в условиях охлаждения.— Биол. науки, 1981, № 1, с. 38—44.

Володько И. К., Школьник М. Я. Повышение устойчивости декоративных растений и райграса к низким температурам под действием микроэлементов.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1981, т. 13, № 4, с. 374—381.

Володько М. М. Физиологические исследования зимостойкости и продуктивности озимых хлебных злаков в связи с условиями возделывания в Башкирии: Автореф. канд. дис.— Уфа, 1970.—21 с.

Володько М. М., Биглов Т. Т. Изучение влияния марганца и меди на закалывание озимой пшеницы к низким температурам.— Тр. Ин-та биологии. Уфа, 1968, с. 115—125.

Володько М. М., Файзуллин А. Д. Влияние марганца и молибдена на зимостойкость и продуктивность озимой ржи.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 1, с. 84—85.

Вольнец А. П. Взаимодействие эндогенных регуляторов роста и гербицидов.— Ми.: Наука и техника, 1980.—144 с.

Вольнец А. П., Корнелюк В. Н. Об одной особенности действия гербицидов на фенольный комплекс растений.— Физиол. раст., 1973, т. 20, вып. 4, с. 844—851.

Вольнец А. П., Пальченко Л. А. Действие гербицидов на активность β -глюкозидазы растений желтого люпина.— В кн.: Физиолого-биохимические аспекты роста и развития растений. Ми., 1975, с. 50—56.

Вонсавичене В. Н., Сташаускайте С. А. Изучение фосфорного обмена растений в связи с их обеспеченностью микроэлементами.— В кн.: Регуляция роста и питание растений. Ми., 1972, с. 24—30.

Воробьев В. А. Эффективность внесения молибдена под бобовые в зависимости от доз связанного азота при различной температуре почвы и заморозках.— В кн.: Устойчивость растений к низким положительным температурам и заморозкам и пути ее повышения. М., 1969, с. 214—222.

Воробьев В. А. Фосфорно-калийное питание и эффективность мик-

розлементов при пониженных температурах почвы и заморозках.— В кн.: Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам. Петрозаводск, 1971, с. 57—58.

Воробьев В. А., Маричева Э. А., Колмакова О. В. Микроэлементы и эффективность инокуляции бобовых при пониженных температурах.— Информ. бюл. Сиб. ин-та физиол. и биохим. раст. Иркутск, 1969, вып. 4, с. 51—52.

Воробьев В. А., Пигарева Т. И. О роли температуры и влажности почвы в усвоении азота бобовыми растениями и формировании урожая.— В кн.: Физиология устойчивости растений к низким температурам и заморозкам. Иркутск, 1980, с. 52—63.

Всеволожская Г. К. Влияние различных условий минерального питания на повышение засухоустойчивости древесных растений.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 503—507.

Гаурилова Л. В. Влияние микроэлементов на перезимовку и урожай озимых хлебных злаков.— В кн.: Микроэлементы и естественная радиоактивность почв. Ростов н/Д, 1962, с. 129—131.

Генкель П. А. О предпосевном повышении засухоустойчивости растений.— Тр. Моск. дома ученых, 1937, вып. 1, с. 91—98.

Генкель П. А. Физиология растений.— М.: Просвещение, 1975.— 334 с.

Генкель П. А. Физиология жаро- и засухоустойчивости растений.— М.: Наука, 1982.— 280 с.

Генкель П. А., Баданова К. А. Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам.— Физиол. раст., 1956, т. 3, вып. 5, с. 455—462.

Генкель П. А., Кушниренко С. В. Холодостойкость растений и термические способы ее повышения.— М.: Наука, 1966.— 223 с.

Гирфанов В. К., Володько М. М., Файзуллин А. Д., Савко В. Г. Влияние микроэлементов на зимостойкость и продуктивность озимых культур.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1978, т. 10, № 4, с. 375—382.

Глянько А. К. Об активности некоторых ферментов в проростках яровой пшеницы при низкой температуре.— В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977, с. 31—36.

Говырина Е. С. Влияние цинка на рост, развитие, урожай и некоторые физиологические процессы у ячменя в различные периоды онтогенеза при различной влажности почвы.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1959, т. 192, с. 103—115.

Годнев Т. Н., Терентьев В. М. Опыты по применению микроэлементов на торфяно-болотных почвах.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 135—141.

Гордилько И. В. Влияние кобальта на физиологические процессы и урожай картофеля.— В кн.: Некоторые вопросы биологии и физиологии растений. Орел, 1972, с. 41—81.

Гриффельд З. Г. Предпосевное воздействие на семена озимых зерновых культур с целью повышения морозоустойчивости растений.— В кн.: Биологические основы повышения качества семян сельскохозяйственных растений. М., 1964, с. 219—224.

Гусев Н. А. Состояние воды в растениях.— М.: Наука, 1974.— 134 с.

Гусейнов Б. З., Гусейнов С. Г. Влияние микроэлементов на водный режим древесных растений.— В кн.: Водный режим растений в связи с обменом веществ и продуктивностью. М., 1963, с. 284—289.

Гюльяхмедов А. Н. Микроэлементы в почвах зоны хлопководства

Азербайджана и эффективность их применения под хлопчатник.— Баку: Изд-во АН АзССР, 1961.—339 с.

Дадыкин В. П. Особенности поведения растений на холодных почвах.— М.: Изд-во АН СССР, 1952.—279 с.

Джумаев О. М., Носов А. К. Микроэлементы и урожай хлопчатника.— Изв. Туркм. филнала АН СССР, 1945, № 1, с. 37—41.

Добролюбский О. К., Федоренко И. В., Тарунков Г. Р. Влияние микроэлементов на содержание форм воды в растении винограда.— Агрехимия, 1981, № 12, с. 86—89.

Добрунов Л. Г., Гладышева О. М., Старикова А. В. и др. Повышение засухоустойчивости и урожайности яровых пшениц в зоне освоения новых земель Северного Казахстана.— Физиол. раст., 1957, т. 4, вып. 2, с. 205—208.

Доминиковский Ф. Н. Исследование микроэлементов и азотсодержащих веществ как удобрений.— Зап. Бел. гос. ун-та. Сер. хим., 1948, вып. 9, с. 131—179.

Дробков А. А. Роль молибдена в жизни растений.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М., 1952, с. 539—545.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Дмитриева Т. В., Попов Э. Г. К вопросу о влиянии температурного фактора на заморозкоустойчивость листьев огурцов.— В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977а, с. 76—79.

Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Будыкина Н. П., Курец В. К. Эколого-физиологические аспекты устойчивости растений к заморозкам.— Л.: Наука, 1977б.—228 с.

Дроздов С. Н., Сычева З. Ф., Родионов В. С. Влияние пониженных температур и заморозков на физиологические процессы в листьях активно вегетирующих растений.— В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973, с. 256—260.

Дзякова Е. В. Влияние борных удобрений на семенники клевера и люцерны на различных почвах.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М., 1952, с. 189—192.

Ездакова Л. А. Литий в растениях, влияние его на некоторые физиологические процессы и урожай: Автореф. канд. дис.— Душанбе, 1962.—22 с.

Елькина Е. Л., Федорова В. С., Севастьянова Л. А., Делова Г. В. Влияние микроэлементов на рост, развитие и продуктивность кукурузы в условиях Западной Сибири.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве. Новосибирск, 1961, с. 5—8.

Еникеев С. Г. Влияние бора на семенную продукцию бобовых кормовых трав в условиях Киргизской ССР.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений и животных. М., 1952, с. 193—196.

Ефимов М. В. Опыт и перспективы применения микроэлементов в растениеводстве Бурятии.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве Восточной Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1962, с. 10—32.

Ефимов М. В., Кашин В. К. Действие йода и никеля на фотосинтетическую деятельность растений кукурузы в условиях Забайкалья.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ, 1966, с. 468—473.

Ефимов М. В., Однопалый В. В. Физиологическое действие йода на растения.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1969, с. 109—110.

Железкова Л. С., Иванова А. П. Влияние микроэлемента меди на обмен свободных аминокислот в семенах огурцов при действии низких положительных температур.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1977, № 180, с. 34—40.

Жолкевич В. Н. К вопросу о причинах гибели растений при низких положительных температурах.— Тр. Ин-та физиол. раст., 1955, т. 9, вып. 1, с. 3—58.

Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита.— М.: Наука, 1968.—230 с.

Жуковская Н. В. Поглощение и накопление фосфата растениями в условиях засоления почвы.— Физиол. раст., 1973, т. 20, № 1, с. 71—78.

Журбицкий З. И. Физиологические и агрономические основы применения удобрений.— М.: Изд-во АН СССР, 1963.—294 с.

Загубина Е. А. Влияние борной кислоты на урожайность яровой пшеницы на различных типах почв Саратовской области.— В кн.: Микроэлементы. Саратов, 1967, с. 72—75.

Загриценко П. Р., Комарова В. И. Влияние природных полимикродобрований на рост, развитие и урожайность смородины.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1969, с. 131—132.

Задорожный Г. П. Микроэлементы в почвах Голодной степи и эффективность применения их под хлопчатник и кукурузу.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 2, с. 192—193.

Зайцева Е. В. Влияние меди на ростовые процессы, жизнеспособность пыльцы и урожай ячменя в условиях избыточного увлажнения почвы.— В кн.: XXVIII Герценовские чтения: Биология. Л., 1976, с. 103—110.

Зайцева М. Г., Седенко Д. М., Позднякова В. А. Обмен веществ у пшеницы в связи с условиями питания на Крайнем Севере.— В кн.: Растение и среда. М., 1962, вып. 4, с. 137—162.

Заслонкин В. П. Влияние молибдена на дневной ход фотосинтеза у листьев картофеля.— В кн.: Биологическая роль молибдена. М., 1972, с. 107—112.

Зверева Г. М., Шкляев Ю. М., Тихомирова Л. В. Влияние магния и кобальта на темноустойчивость пигментов в листьях различных сортов пшеницы.— Йошкар-Ола, 1978.—19 с.— Рукопись представлена Марийским ун-том. Деп. в ВИНТИ 12 марта 1979 г., № 867—79.

Зеленов В. Г. Действие удобрений, содержащих медь, на торфяных почвах.— Тр. Моск. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1940, т. 5, вып. 1, с. 251—259.

Иванов В. Ф., Иванова А. С. Минеральное питание плодовых культур на засоленных почвах.— Агротехника, 1976, № 5, с. 78—84.

Игнаева О. С., Быков И. П. Влияние микроэлементов на некоторые физиологические процессы и урожай зерновых и овощных культур.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1969, с. 107.

Игнатенко А. А. Влияние промышленного загрязнения на содержание аминокислот в растениях устойчивых и неустойчивых видов: Автореф. канд. дис.— Казань, 1981.—20 с.

Илькун Г. М. Загрязнители атмосферы и растения.— Киев: Наук. думка, 1978.—246 с.

Илькун Г. М., Маховская М. А., Третьяк Н. П. Пути повышения устойчивости городских насаждений.— В кн.: Антропоэкология наземных биоценозов и прикладная экология. Таллин, 1977, с. 140—142.

Кандарова И. В. Особенности азотного обмена зимостойких и незимостойких древесных растений.— В кн.: Физиология зимостойкости древесных растений. М., 1964, с. 61—73.

Капля А. В., Корж Л. П., Юркова А. А. Изменение состава свободных аминокислот в ветках и корнях плодовых растений в осенне-зимний период.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1970, т. 2, № 5, с. 491—498.

Каргаполова Н. Н. Ускорение созревания томатов и картофеля под влиянием микроэлементов.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 409—415.

Кашин В. К. Влияние никеля на некоторые физиологические процессы в кукурузе.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1969, с. 112—113.

Кашин В. К. Влияние предпосевной обработки семян никелем на фракционный состав азота и урожай кукурузы.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1973, с. 234—238.

Кибаленко А. П. Роль бору в процессах фосфорилирования и дыхания растений.— Доп. АН УССР, 1965, № 9, с. 1231—1235.

Кириллова К. И. Результаты внесения микроудобрений под сельскохозяйственные культуры в условиях лесостепной зоны Красноярского края.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1967, с. 359—367.

Кислюк И. М. Исследование повреждающего действия охлаждения на клетки листьев растений, чувствительных к холоду.— В кн.: Цитологические основы приспособления растений к факторам среды. М.—Л., 1964, с. 168—185.

Климов С. В., Джанумов Д. А., Бочаров Е. А. Механизм повышения морозостойкости и зимостойкости при холодовом закаливании растений.— Физиол. раст., 1981, т. 28, вып. 6, с. 1230—1238.

Ковалев Ю. В., Красновский А. А. Исследование спектров люминесценции хлорофилла в клетках фотосинтезирующих водорослей.— Биол. науки, 1980, № 1, с. 38—43.

Кокин А. Я. Влияние микроэлементов на урожай зерновых культур.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 271—280.

Колев В. Включване на ^{32}P във фосфорорганичните съединения на фасулевн кълнове след различен срок на анаеробиозис. Влиянито на цинка.— В кн.: 2 Нац. конф. по ботан., 1969. София, 1973, с. 567—575.

Колосов И. И. Поглощительная деятельность корневых систем растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1962.—388 с.

Колотова С. С., Филиппова К. Ф., Зиновьева А. А. Влияние предпосевной обработки семян микроэлементами на рост, развитие и урожай кукурузы.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1959, с. 231—233.

Кондратюк Е. Н., Тарабрин В. П., Бакланов В. И. и др. Промышленная ботаника.— Киев: Наук. думка, 1980.—260 с.

Коновалов И. Н., Михалева Е. Н., Закман Л. М. Некоторые новые данные о физиологической природе стойкости растений к морозу.— Тр. БИН АН СССР, 1958, сер. 4, вып. 12, с. 299—312.

Коровин А. И. Роль температуры в минеральном питании растений.— Л.: Гидрометеониздат, 1972.—283 с.

Коровин А. И., Воробьев В. А. Последствие низкой температуры

почвы и заморозка на размеры азотфиксации у кормовых бобов в зависимости от доз азотных удобрений и молибдена.— *Агрохимия*, 1965, № 12, с. 29—37.

Коснакова В. Е. Водный режим растения сои при затоплении почвы.— *Уч. зап. Дальневост. гос. ун-та*, 1973, т. 61, с. 3—21.

Космакова В. Е., Прозументикова Л. Т., Скрипченко А. Ф. и др. Роль молибдена в процессе обмена веществ в растениях сои при переувлажнении.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. М., 1974, с. 277—282.

Коршук Т. П., Богомаз К. I. Вплив передпосівної обробки насіння мікроелементами та біогенними стимуляторами на активність ферментів в проростках альбіції ленкоранської.— *Вісн. Київ. ун-ту, сер. біол.*, 1973, № 15, с. 42—45.

Косицын А. В., Игошина Т. И. Связь цинка с белками в хлоропластах и митохондриях у растений томатов.— В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л., 1970, с. 147—153.

Красавцев О. А. Флуоресценция клеток древесных растений в замёрзшем состоянии.— *Физиол. раст.*, 1962, т. 9, вып. 3, с. 359—367.

Красавцев О. А. Физиологический механизм закаливания и морозостойкости растений.— В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977, с. 3—7.

Кудинова Л. М. Влияние засухи, микроэлементов и фосфора на некоторые физиологические процессы клещевины.— В кн.: Некоторые вопросы современного естествознания. Ростов н/Д, 1972а, с. 299—307.

Кудинова Л. М. Некоторые особенности водообмена и фотосинтеза у клещевины при воздействии засухи, микроэлементов и фосфора.— В кн.: Некоторые вопросы современного естествознания. Ростов н/Д, 1972б, с. 312—317.

Кудло К. К., Кудло Т. А. Техногенное загрязнение почв микроэлементами и его влияние на урожайность сельскохозяйственных растений.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 2, с. 199—200.

Кузьмина Г. Г. Фотохимические реакции и водный режим хлоропластов озимой пшеницы в период низкотемпературного закаливания: Автореф. канд. дис.— Казань, 1978.—25 с.

Кулаева О. Н. Цитокинины, их структура и функция.— М.: Наука, 1973.—264 с.

Куркова Е. Б. Изменение ультраструктуры клеток различных по холодостойкости сортов огурцов.— *Физиол. и биохим. культ. раст.*, 1970, т. 2, вып. 4, с. 385—387.

Кустова А. X. Роль микроэлементов в некоторых физиолого-биохимических процессах тонковолокнистого хлопчатника на засоленных почвах.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ, 1966, т. 3, с. 108—109.

Кушниренко С. В., Куркова Е. Б., Рогачева А. Я., Жолкевич В. И. Влияние низких положительных температур на окислительное фосфорилирование и ультраструктуру митохондрий *Cucumis sativus* L.— *Физиол. раст.*, 1969, т. 16, вып. 3, с. 482—487.

Лархер В. Экология растений.— М.: Мир, 1978.—384 с.

Лебедева Л. А. Влияние меди на энергетику некоторых метаболизм озимой пшеницы в связи с ее морозостойкостью.— *Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та*, 1969, вып. 58, с. 68—76.

Лебедева Л. А. Влияние микроэлементов на состояние воды в

листьях огурцов в связи с устойчивостью к низким положительным температурам.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1973а, вып. 119, с. 24—31.

Лебедева Л. А. К вопросу о влиянии меди на изменения спирторастворимого комплекса теплолюбивых культур в опытах с охлаждением.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1973б, вып. 119, с. 32—38.

Лебедева Л. А. Влияние термической обработки и микроэлемента меди на изменение состояния воды в семенах огурцов в опытах с охлаждением.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1976, вып. 156, с. 34—41.

Лебедева Л. А. Влияние микроэлементов на электрофоретический спектр ферментов и гистохимические изменения запасных жиров в процессе прорастания семян огурцов при различных температурных условиях.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 1, с. 102—103.

Лебедева Л. А. Влияние микроэлементов бора и марганца на гистохимические изменения запасных жиров в процессе прорастания семян огурцов.— Науч. тр. Курск. пед. ин-та, 1981, вып. 212, с. 28—34.

Лебедева Л. А., Васильева И. М. Влияние микроэлементов на некоторые физиолого-биохимические ингредиенты морозостойкости озимой пшеницы.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1969, вып. 68, с. 55—67.

Лебедева Л. А., Латыпова Г. Г., Шарапова Р. А. Влияние бора, меди и цинка на изменение пероксидазной активности в проростках теплолюбивых культур в зависимости от температурных условий опыта.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1976а, вып. 156, с. 45—52.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г. Влияние цинка и меди на некоторые физиолого-биохимические процессы в листьях огурцов в связи с холодостойкостью.— В кн.: Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам. Петрозаводск, 1971, с. 35—37.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г. Изменения в углеводном обмене листьев огурцов под влиянием микроэлементов.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1972, вып. 99, с. 28—35.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г. Влияние меди на изменение пероксидазной активности в семенах огурцов в опыте с охлаждением.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1973а, вып. 119, с. 39—44.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г. Влияние термической закалки и микроэлемента меди на содержание сульфгидрильных и дисульфидных групп в цитоплазматических белках листьев огурцов.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1973б, вып. 119, с. 45—52.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г., Железкова Л. С., Иванова Л. П. Изменение состояния воды в листьях огурцов под влиянием термической закалки и микроэлементов.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1974а, вып. 131, с. 80—88.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г., Порфирьева Н. А. Влияние бора, меди и цинка на изменение состава спирторастворимых углеводов в семенах огурцов в опытах с охлаждением.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1976б, вып. 156, с. 53—63.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г., Рахимова Ф. Г. Некоторые аспекты влияния микроэлементов на активность пероксидазы.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1977, вып. 180, с. 16—22.

Лебедева Л. А., Пальм Г. Г., Сорокина Л. Н. Влияние микроэлементов на активность пероксидазы в связи с устойчивостью к низким

положительным температурам.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 19746, вып. 131, с. 36—42.

Лебедева Л. А., Сметанина Н. А., Румянцева В. И. Изменения в пигментном комплексе листьев огурцов под влиянием предпосевого воздействия на семена химическими и термическими реагентами.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1979, вып. 195, с. 3—17.

Лебедева Л. А., Толокнов Н. А. К вопросу об изменении энергетического баланса теплолюбивых растений в опыте с охлаждением под влиянием меди.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1972, вып. 99, с. 56—64.

Лебедева Л. А., Хуснутдинова А. М. К вопросу о влиянии цинка на фосфорный обмен в семядолях огурцов в связи с их холодостойкостью.— Уч. зап. Казанск. гос. пед. ин-та, 1977, вып. 180, с. 23—33.

Либберт Э. Физиология растений.— М.: Мир, 1976.— 580 с.

Липская Г. А., Зеленая Л. А. Влияние кобальта на темноустойчивость пигментного аппарата ячменя.— Физиол. раст., 1975, т. 22, вып. 2, с. 277—281.

Липская Г. А., Зеленая Л. А. Гетерогенность хлорофиллов *a* и *b* в условиях темноты при неодинаковом снабжении проростков ячменя кобальтом.— Физиол. раст., 1976, т. 23, вып. 4, с. 792—798.

Лисник С. С. Влияние марганца на поступление элементов питания в растениях гороха.— В кн.: Повышение эффективности применения минеральных удобрений. Кишинев, 1974, с. 55—64.

Лукина Л. Ф. Влияние совместного выращивания сои с кукурузой и действия микроэлементов на некоторые физиологические особенности сортов сои.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве. Киев, 1965, с. 185—189.

Маевская А. Н., Троицкая Е. А., Тэмп Г. А. Влияние дефицита бора на активность β -глюкозидазы у подсолнечника.— Физиол. раст., 1974, т. 21, вып. 3, с. 619—622.

Мазилкин И. А., Марцелюк Л. М., Реймерс Ф. Э., Григорьева В. И. Всхожесть семян кукурузы в холодных почвах.— В кн.: Физиологические основы повышения устойчивости растений и полевой всхожести семян в Сибири. М., 1967, с. 65—82.

Майстер А. Биохимия аминокислот.— М.: ИЛ, 1961.— 530 с.

Макарова В. Я. О влиянии бора на урожай семян репчатого лука в средней полосе Западной Сибири.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1969, с. 126—127.

Макарова Г. А., Марочкина Е. Ф. Влияние предпосевной обработки семян микроэлементами на формирование урожая сельскохозяйственных культур в условиях Алтайского края.— Тр. Алтайск. с.-х. ин-та, 1966, вып. 9, с. 91—100.

Макарова Н. А. Влияние микроэлементов на урожай и некоторые биохимические процессы картофеля.— Тр. БИН АН СССР, 1955, сер. 4, вып. 10, с. 253—266.

Макарова Н. А., Школьник М. Я. Влияние бора на жаростойкость и ее показатели и на водоудерживающую способность листьев.— В кн.: Памяти академика Н. А. Максимова. М., 1957, с. 81—86.

Маковкина Л. Е., Пшенова К. В., Матускин А. А., Колесников П. А. Действие различных медь- и железосодержащих белков на фотохимическую активность хлоропластов, обработанных полиеновыми антибиотиками.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 1, с. 106.

Максимов Н. А. Внутренние факторы устойчивости растений к мо-

розу.— Тр. по прикл. бот., ген. и сел. ВИР, 1929, т. 22, № 1, с. 3—41.

Маленев Ф. Е. Микроэлементы в фитопатологии.— Л.—М.: Изд-во с.-х. лит., 1961.— 120 с.

Мамедов З. И. Влияние микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1963, с. 176—180.

Маринчик А. Ф., Куринный Ф. И. Влияние условий выращивания на водный режим и фракционный состав белков в листьях сахарной свеклы.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1973, т. 5, № 5, с. 484—488.

Марочкина Е. Ф. Влияние различных способов предпосевной обработки семян микроэлементами на формирование урожая кукурузы в условиях лесостепи Алтайского края.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1969, с. 120—122.

Магухин Г. Р., Мерджаньян С. К. Влияние микроэлементов на повышение солеустойчивости томатов.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1959, с. 187—189.

Мийдла Х., Сависаар С. О динамике различных форм фенолкарбоновых кислот в листьях яблони.— Физиол. раст., 1977, т. 24, вып. 5, с. 1043—1048.

Мининберг С. Я. Морозостойкость и особенности обмена веществ винограда при различных условиях питания.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 327—330.

Мининберг С. Я., Ле Зу. Влияние засоления и подкормки микроэлементами на состояние пигментов и активность хлорофиллазы в листьях фасоли.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1973, т. 5, № 2, с. 187—190.

Мининберг С. Я., Ле Зу. Влияние засоления почвы и молибдена на азотный обмен в листьях фасоли.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1974, т. 6, № 2, с. 175—179.

Миронова М. П. Влияние микроэлементов меди и марганца на развитие, физиологические процессы и урожай томатов.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 401—408.

Михалева Е. Н., Сазыкина Н. А., Коновалов И. Н. Влияние заморозков в эксперименте на интенсивность фотосинтеза, реакцию Хилла и фотофосфорилирование изолированных хлоропластов.— В кн.: Физиолого-биохимические исследования растений Якутии. Якутск, 1974, с. 144—151.

Михаловский А. Г., Сопильняк М. М. Предпосевная обработка семян клевера растворами микроэлементов.— Сов. агрономия, 1953, № 3, с. 70—73.

Михаловский А. Г., Сопильняк М. М. Предпосевная обработка семян микроэлементами.— Земледелие, 1954, № 7, с. 49—54.

Мишустина П. С., Шевчук Н. В., Артеменко В. И. Холодостойкость кукурузы в связи с условиями питания на торфяной почве.— В кн.: Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам. Петрозаводск, 1971, с. 53.

Мойсейченко В. Ф. Застосування радіоактивних ізотопів ^{32}P , ^{45}Ca та ^{35}S при вивченні живлення рослин.— В кн.: Фізіолого-біохімічні основи підвищення продуктивності рослин. Київ, 1963, с. 113—116.

Мусорина Л. И. Влияние марганца на процесс усвоения нитратов в условиях избыточного увлажнения.— В кн.: XXVI Герценовские чтения: Биология. Л., 1976а, вып. 2, с. 22—26.

Мусорина Л. И. Влияние марганца на развитие и ростовые процес-

сы ячменя при нормальном и избыточном увлажнении.— В кн.: XXVI Герценовские чтения: Биология. Л., 19766, вып. 2, с. 31—35.

Нагансон Н. Е. Влияние некоторых микроэлементов на вязкость плазмы растений.— Докл. АН СССР, 1952, т. 87, № 6, с. 1067—1070.

Незговорова Л. А. К вопросу о комплексе, фиксирующем углекислоту в процессе фотосинтеза.— Докл. АН СССР, 1960, т. 134, № 1, с. 203—206.

Никонова Н. С. Влияние переувлажнения почвы на содержание органических кислот у некоторых сельскохозяйственных растений в условиях Приморья.— Уч. зап. Дальневост. гос. ун-та, 1973, т. 61, с. 96—104.

Никонова Н. С., Скрипченко А. Ф., Космакова В. Е. Изменение содержания органических кислот у сои после подкормки молибденом при временном переувлажнении почвы.— Уч. зап. Дальневост. гос. ун-та, 1973, т. 61, с. 64—78.

Новиков В. А. Работа по физиологии хлопчатника на Центральной селекционной станции.— Тр. ВАСХНИЛ, 1936, вып. 43, с. 87—91.

Новиков В. А., Садовская Р. О. Намачивание семян хлопчатника в борной кислоте как одна из возможностей удовлетворения бором и повышения солеустойчивости.— Докл. АН СССР, 1939, т. 23, № 3, с. 275—279.

Новицкая Ю. Е. Влияние предпосевного намачивания семян в растворах микроэлементов на урожай и внутренние процессы у растений.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 247—254.

Новицкая Ю. Е. Значение предпосевного закалывания растений к засухе в растворах микроэлементов.— Тр. БИН АН СССР, 1958, сер. 4, вып. 12, с. 74—94.

Новицкая Ю. Е. Особенности физиолого-биохимических процессов в хвое и побегах ели в условиях Севера.— М.: Наука, 1971.— 117 с.

Новицкая Ю. Е., Царегородцева С. О., Чикина П. Ф., Габукова В. В. Механизмы адаптации хвойных растений к экстремальным условиям среды.— В кн.: Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975, с. 113—145.

Нюппиева К. А., Маркова Л. В., Акимова Т. В. и др. Влияние закалывания на содержание и жирнокислотный состав глицеролипидов в листьях огурца, картофеля и овсяницы луговой.— В кн.: Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, 1978, с. 57—68.

Обыденный П. Т. Сравнительное влияние некоторых элементов питания на состояние растений в условиях загрязненного воздуха.— Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, 1971, т. 256, с. 177—189.

Озолия Г. Р., Заринь В. Э., Лапина Л. П. Поглощительная деятельность корней ячменя в зависимости от уровня меди в семенах.— В кн.: Микроэлементы в комплексе минерального питания растений. Рига, 1975, с. 103—116.

Окунцов М. М., Левцова О. П. Влияние меди на водный режим и засухоустойчивость растений.— Тр. Томск. гос. ун-та, 1952, т. 117, с. 165—180.

Окунцов М. М., Силева М. Н. Метод повышения холодостойкости озимых хлебов.— Уч. зап. Томск. гос. ун-та, 1950, № 13, с. 7—24.

Орлова Э. Д., Ермохин Ю. И. Содержание и формы марганца в растениях столовой свеклы в зависимости от условий питания.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 2, с. 211—212.

Орлюк А. П. Наследование некоторых физиолого-биохимических особенностей у гибридов озимой пшеницы в связи с их зимостойкостью.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1972, т. 4, № 3, с. 275—281.

Остаплюк Е. Д. Динамика свободных аминокислот в узлах кущения озимого ячменя и пшеницы в период перезимовки.— В кн.: Рост и устойчивость растений. Киев, 1968, вып. 4, с. 164—171.

Остаплюк Е. Д. Причины вымокания растений.— Киев: Наук. думка, 1977.— 188 с.

Остроброд Б. Г., Литвинова Л. Ф. Иодное питание хлопчатника в условиях засоления.— Матер. 10-й конф. молодых ученых Узбекистана по сельскому хозяйству: Хлопководство. Ташкент, 1980, с. 155—169.

Островская Л. К. Физиологическая роль меди и ее применение как микроудобрения на торфяных почвах.— Науч. тр. Ин-та физиол. раст. и агрохим. АН УССР, 1955, т. 9, с. 48—64.

Островская Л. К., Починок Х. Н., Дорохов Б. Л. Влияние микроэлементов на ассимиляцию углекислоты растениями.— В кн.: Проблемы фотосинтеза. М., 1959, с. 531—539.

Очеретенко Е. Е. О роли микроэлемента меди в холодостойкости озимой пшеницы сорта Украинка.— Тр. Днепропетр. с.-х. ин-та, 1951, т. 4, с. 39—42.

Парибок Т. А., Кузнецова Г. Н. Поступление и распределение микроэлементов в растениях в зависимости от температуры почвы.— Тр. БИН АН СССР, 1963, сер. 4, вып. 16, с. 27—48.

Парибок Т. А., Кузнецова Г. Н. Поступление микроэлементов и реутилизация цинка в растениях томата в условиях цинковой недостаточности.— Агрохимия, 1964, № 3, с. 72—79.

Пачулия К. Ф. Влияние микроэлементов на содержание воды в листьях лимона и на их морозо- и засухоустойчивость.— Бюл. ВИР, 1968, вып. 12, с. 60—64.

Пазгле Г. В. Уменьшение неблагоприятного влияния влажности субстрата повышенными концентрациями питательных веществ.— В кн.: Теоретические и практические вопросы рационального использования животных и растений. Рига, 1973, с. 134—136.

Пейве Я. В. Почвенные условия и эффективность применения микроудобрений.— Тр. Ин-та биологии АН ЛатвССР, 1958, вып. 9, т. 2, с. 5—43.

Пелгонен И. М. Особенности сезонного развития яблони под влиянием марганца и меди.— Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та, 1965а, т. 13, вып. 3, с. 126—129.

Пелгонен И. М. Повышение зимостойкости яблони при опрыскивании марганцем.— Уч. зап. Петрозавод. гос. ун-та, 1965б, т. 13, вып. 3, с. 132—135.

Петинов Н. С., Берко Н. Ф. Влияние водного режима на поглощательную деятельность и интенсивность дыхания корневой системы кукурузы.— Физиол. раст., 1961, т. 8, вып. 1, с. 51—57.

Петинов Н. С., Молотковский Ю. Г. К вопросу о физиологической сущности жароустойчивости некоторых культурных растений.— Физиол. раст., 1956, т. 3, вып. 6, с. 516—526.

Петинов Н. С., Молотковский Ю. Г. Биохимическая роль цинка в повышении жароустойчивости растений.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1962, с. 80.

Петинов Н. С., Молотковский Ю. Г., Федоров П. С. Роль цинка в повышении жароустойчивости растений.— Докл. АН СССР, 1963, т. 153, № 5, с. 1210—1212.

Петрова О. В. Свободные аминокислоты в проростках различных

по холодостойкости гибридов кукурузы.— В кн.: Рост и устойчивость растений. Киев, 1966, вып. 2, с. 202—209.

Петровская-Баранова Т. П. Ядра и хлоропласты листьев пшенично-пырейного гибрида при промораживании.— Физиол. раст., 1971, т. 18, вып. 5, с. 941—946.

Петухова И. П. Некоторые опыты по повышению зимостойкости древесных растений.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 357—361.

Пилипенко Т. И., Соловьева Н. С. О накоплении цинка в тканях растений фасоли, по-разному обеспеченных бором.— Вести. Харьков. ун-та, 1979, № 189, с. 71—74.

Побегайло А. И. Действие и последствие микроэлементов на некоторые физиологические процессы древесных растений.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений, животных и человека. Киев, 1964, с. 113—118.

Поляков П. В. Влияние микроэлементов на обмен веществ у озимой пшеницы в процессе закаливания.— М., 1975.— 14 с.— Рукопись представлена редколлегией журн. Биол. науки. Деп. в ВИНТИ 26 марта 1975, № 827—25.

Попов Г. Н. Влияние микроэлементов на урожай кукурузы и на некоторые физиологические процессы, определяющие засухоустойчивость.— В кн.: Физиологическая роль микроэлементов в растениях. Л., 1970, с. 208—215.

Попов Г. Н., Бунтяков С. И. Эффективность микроудобрений на черноземах Саратовской области.— В кн.: Микроэлементы. Саратов, 1967, с. 53—58.

Попов Г. Н., Бунтяков С. И. Микроудобрения и урожай.— Сб. науч. работ Саратов. СХИ, 1973, вып. 28, с. 33—58.

Порохневич Н. В. Современные взгляды о роли цинка в структурной организации фотосинтетического аппарата, метаболизме пластидных пигментов и реакциях фотосинтеза.— В кн.: Оптимизация фотосинтетического аппарата воздействием различных факторов. Мн., 1976, с. 101—124.

Порохневич Н. В., Хатунцова В. В. Гетерогенность хлорофиллов *a* и *b* и активность реакции Хилла изолированных хлоропластов листьев льна при различном снабжении цинком и медью.— В кн.: Хлорофилл. Мн., 1974, с. 371—379.

Прокуменищикова Л. Т. Влияние молибдена на активность нитрат-редуктазы и содержание белка в растениях сои в условиях избыточного увлажнения.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улан-Удэ, 1973, с. 189—194.

Прокуменищикова Л. Т., Космакова В. Е., Скрипченко А. Ф. Дыхание растений сои и пшеницы в зависимости от аэрации почвы.— Уч. зап. Дальневост. гос. ун-та, 1973, т. 61, с. 43—51.

Проценко Д. Ф., Колоша О. И. Физиология морозостойкости сортов озимых культур.— Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1969.— 260 с.

Проценко Д. Ф., Мишустина П. С. Сравнительная физиологическая характеристика холодостойкости гибридов кукурузы.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 173—177.

Проценко Д. Ф., Мишустина П. С. Холодостойкость кукурузы.— Киев: Госсельхозиздат УССР, 1962.— 211 с.

Проценко Д. Ф., Мишустина П. С., Колоша О. И., Шматько И. Г. Влияние микроэлементов на повышение устойчивости сельскохозяйст-

венных культур к неблагоприятным условиям.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1962, с. 80—81.

Проценко Д. Ф., Мишустина П. С., Колоша О. И. и др. Применение микроэлементов для повышения устойчивости сельскохозяйственных культур.— В кн.: Микроэлементы в жизни растений, животных, человека. Киев, 1964, с. 79—83.

Проценко Д. Ф., Проценко Р. Ф., Белоконь Н. В. Физиологическая характеристика засухоустойчивости сортов яровой пшеницы в связи с подкормкой раствором $ZnSO_4$.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 516—521.

Пушкарь Н. Е., Белоус А. М. Введение в криобиологию.— Киев: Наук. думка, 1975.— 337 с.

Разумов В. И., Феофанова Н. Д. Поглощение ^{32}P у озимых и яровых сортов в зависимости от этапов онтогенеза и холодостойкости растений.— Тр. Всесоюз. конф. по применению радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народном хозяйстве и науке: Физиология растений, агрохимия, почвоведение. М., 1958, с. 109—114.

Ратнер Е. И. Питание растений и применение удобрений.— М.: Наука, 1965.— 221 с.

Рачковская М. М., Ким Л. О. Микроэлементы и газоустойчивость растений.— В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977, с. 204—207.

Рзаев Н. Д. Влияние микроэлементов на формирование свойств зимостойкости и неполегаемости у озимой пшеницы: Автореф. канд. дис.— Баку, 1962.— 34 с.

Ринькис Г. Я., Ноллендорф В. Ф. Оптимизация минерального питания полевых и тепличных культур.— Рига: Зинатне, 1977.— 168 с.

Ринькис Г. Я., Рамане Х. К. Избыточные концентрации макро- и микроэлементов в минеральном питании растений.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 1, с. 112.

Роголев И. Е. Поглощение хлора и серы растениями и их влияние на образование репродуктивных органов.— В кн.: Физиологическое обоснование системы питания растений. М., 1964, с. 91—97.

Родионов В. С. Влияние низких температур на липидный обмен в растениях и фазовые переходы в мембранах.— В кн.: Эколого-физиологические механизмы устойчивости растений к действию экстремальных температур. Петрозаводск, 1978, с. 37—51.

Родионов В. С., Захарова Л. С. О скорости эндогенного расщепления фосфолипидов в листьях картофеля в результате воздействия заморозков.— Физиол. раст., 1978, т. 25, вып. 1, с. 175—178.

Родченко О. П. Схема оценки селекционного материала на устойчивость к низким температурам.— В кн.: Физиология устойчивости растений к низким температурам и заморозкам. Иркутск, 1980, с. 18—26.

Рожкова В. Г. Влияние бора на рост, развитие и урожай ячменя при недостатке воды в почве в разные периоды его развития.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1959, т. 192, с. 7—31.

Рокицкий П. Ф. Биологическая статистика.— Мн.: Вышэйшая школа, 1973.— 320 с.

Рубин Б. А., Ладыгина М. Е. Физиология и биохимия дыхания растений.— М.: Изд-во МГУ, 1974.— 512 с.

Рубин Б. А., Соколова В. Е. О роли ферментативного аппарата в приспособительных реакциях к внешней среде.— Докл. АН СССР, 1949, т. 64, № 3, с. 377—380.

Рубинчикова Т. М. Влияние алюминия на рост, развитие и урожай ячменя при недостатке воды в разные периоды его развития.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1968, т. 333, с. 126—141.

Рыбак В. Н. Влияние условий питания на повышение зимостойкости клевера.— В кн.: Приемы повышения устойчивости озимой пшеницы и клевера против неблагоприятных условий внешней среды. Киев, 1954, с. 83—97.

Рыбак В. Н. Влияние предпосевной обработки семян на обмен веществ в растениях, морозостойкость и урожай клевера.— Науч. тр. Укр. НИИ физиол. раст., 1958, № 13-14, с. 173—184.

Сабинин Д. А. Минеральное питание растений.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1940.— 307 с.

Савицкая Н. Н. Влияние избыточного увлажнения почвы на ячмень в различные периоды его развития.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1963, т. 249, с. 285—294.

Савицкая Н. Н. О физиологической роли пролина в растениях.— Бюл. науки, 1976, № 2, с. 49—60.

Салчева Г. Върху някои пролин на свободните аминокиселини през време на презимуването на зимната пшеница.— Изв. НИИ раст. (НРБ), 1961, кн. 10, с. 39—53.

Салчева Г., Зафиров И., Граматикова Х. Влияние на понижени температури върху фотохимичната активност на хлоропласти, изолирани от хладоустойчиви култури.— Физиол. на раст. (НРБ), 1974, т. 2, № 1, с. 113—123.

Самосова С. М., Мунина А. А., Кипрова Р. Р. Влияние микроэлементов, внесенных в почву с целью повышения морозостойкости озимой пшеницы, на микрофлору озимой пшеницы.— Уч. зап. Казан. гос. ун-та, 1964, т. 124, кн. 8, с. 44—59.

Самыгин Г. А. Причины вымерзания растений. М.: Наука, 1974.— 191 с.

Самыгин Г. А., Лившин А. З. О причинах гибели листовых тканей и проростков кукурузы при близких к нулю температурах.— В кн.: Физиологические основы устойчивости растений к заморозкам и пониженным температурам. Петрозаводск, 1971, с. 12—13.

Свидерская М. Д. Влияние меди на некоторые физиологические процессы у овса при недостаточном водоснабжении почвы в разные периоды его развития.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1959а, т. 192, с. 33—61.

Свидерская М. Д. Влияние предпосевной обработки медью на процессы роста, жизнеспособность пыльцы и урожай овса и ячменя в условиях недостаточного водоснабжения.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1959б, т. 192, с. 63—69.

Семакин К. С. Влияние минеральных удобрений на стойкость орнажерейных растений к низким температурам.— Сов. бот., 1940, № 5-6, с. 189—201.

Семенов В. Е. Влияние марганца и железа на некоторые физиологические процессы в листьях гречихи при действии низких температур.— В кн.: Устойчивость растений к неблагоприятным температурным условиям среды. Киев, 1976, с. 76—87.

Семихатова О. А. Энергетика дыхания растений при повышенной температуре.— Л.: Наука, 1974.— 112 с.

Сенчук Е. З. Влияние микроэлементов на холодостойкость некоторых овощных культур.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Киев, 1969, вып. 5, с. 51—56.

Сергеев Л. И. Выносливость растений.— М.: Сов. наука, 1953.— 284 с.

Сергеев Л. И. Морфофизиологические исследования зимостойкости древесных растений.— В кн.: Физиология зимостойкости древесных растений. М., 1964, с. 5—20.

Сергеев Л. И. О физиологии и биохимии адаптации древесных растений к экстремальным факторам зимовок.— В кн.: Вопросы адаптации растений к экстремальным условиям Севера. Петрозаводск, 1975, с. 105—112.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Влияние ионов Al и ортофосфорной кислоты на биологические свойства протоплазмы растений.— Докл. АН СССР, 1939, т. 22, № 9, с. 632—634.

Сергеев Л. И., Сергеева К. А. Цитохимические особенности древесных растений и их зимостойкость.— В кн.: Клетка и температура среды. М.—Л., 1964, с. 52—55.

Силаева А. М. Структура хлоропластов и факторы среды.— Киев: Наук. думка, 1978.— 204 с.

Силин А. Г. О действии микроэлементов на семенную люцерну в условиях Южного Зауралья.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 327—333.

Сказкин Ф. Д. Критический период у растений по отношению к недостатку воды в почве.— Л.: Наука, 1971.— 120 с.

Сказкин Ф. Д., Рожкова В. Г. О влиянии бора на хлебные злаки при недостатке воды в почве в критический период их развития.— Докл. АН СССР, 1956, т. 108, № 5, с. 962—964.

Сказкин Ф. Д., Федорова Ю. Н. Влияние избыточного увлажнения почвы и азота на некоторые процессы и урожай ячменя в связи с его стадийным развитием.— Докл. АН СССР, 1961, т. 139, № 6, с. 1476—1479.

Скрипченко А. Ф., Никонова Н. С. Влияние меди на содержание органических кислот в растениях картофеля при переувлажнении почвы в условиях Приморского края.— Уч. зап. Дальневост. ун-та, 1973, т. 61, с. 105—111.

Слонов Л. Х. Влияние микроэлементов на физико-химические свойства биокolloидов протоплазмы клеток растений в условиях засоления.— Физиол. раст., 1966, т. 13, вып. 6, с. 1024—1028.

Смолянинов С. Н. Влияние микроэлементов на засухоустойчивость, морозоустойчивость и урожайность озимой пшеницы в условиях ТАССР.— Уч. зап. Казан. гос. ун-та, 1964, т. 124, кн. 8, с. 60—70.

Смолянинов С. Н., Рафикова Ф. М., Васильева И. М. Влияние кадмия на состояние воды, содержание спирторастворимых углеводов, морозоустойчивость и урожайность озимой пшеницы.— В кн.: Физиология водообмена и устойчивость растений. Казань, 1971, с. 203—208.

Солдатенков С. В., Чиркова Т. В. О роли листьев в дыхании корней, лишенных кислорода.— Физиол. раст., 1963, т. 10, вып. 5, с. 535—543.

Соловьева Е. А., Макарова Н. А. Влияние микроэлементов на процесс зеленения и прочность хлорофилл-белково-липидного комплекса.— Физиол. раст., 1960, т. 7, вып. 4, с. 419—422.

Сташаускайте С. А., Навайтене Г. С. О взаимосвязи между медью и фосфором в минеральном питании растений.— С.-х. биология, 1973, т. 8, № 3, с. 389—394.

Степанов В. Н. Характеристика сельскохозяйственных культур по устойчивости их к заморозкам.— Сов. агрономия, 1948, № 4, с. 82—87.

Сторожева М. М. Влияние меди и бора на повышение урожайности

кормовых трав и морозостойкости клеверов в условиях Северного Зауралья.— Докл. АН СССР, 1954, т. 95, № 6, с. 1341—1342.

Сторожева М. М. Влияние микроэлементов на рост и развитие кормовых трав и других сельскохозяйственных культур в условиях Северного Зауралья.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1956, с. 321—325.

Сулейманов И. Г. Структурно-физические свойства протоплазмы и ее компонентов в связи с проблемой морозоустойчивости культурных растений.— Казань: Изд-во Казан. гос. ун-та, 1964.— 201 с.

Сулейманов И. Г. Об адаптации к низким температурам и морозоустойчивости растений.— В кн.: Роль компонентов протоплазмы в водообмене растений. Казань, 1972, с. 3—37.

Таги-Заде А. Х. Влияние внекорневой подкормки растений микроэлементами на интенсивность фотосинтеза.— Уч. зап. Азерб. ун-та. Сер. биол. наук, 1962, № 3, с. 3—11.

Таги-Заде А. Х., Ахундова С. А. Влияние микроэлементов на водный режим хлопчатника.— Докл. АН АзССР, 1955, т. 11, № 3, с. 171—176.

Тайлаков Н. О влиянии микроэлементов на азотно-фосфорный обмен хлопчатника в условиях почвенного засоления.— Изв. АН ТССР. Сер. биол. наук, 1976, № 4, с. 39—43.

Тарабрин В. П. Устойчивость древесных растений в условиях промышленного загрязнения окружающей среды: Автореф. докт. дис.— Киев, 1974.— 54 с.

Тарусов Б. Н., Веселовский В. А. Сверхслабые свечения и их практическое значение.— М.: Изд-во МГУ, 1978.— 149 с.

Тарчевский И. А. Продукты фотосинтеза листьев пшеницы и влияние на их образование почвенной и атмосферной засухи.— Уч. зап. Казан. гос. ун-та, 1958, т. 118, кн. 1, с. 111—181.

Телчерова Л. О некоторых метаболических изменениях в конусах нарастания пшеницы при понижении температуры.— В кн.: Клетка и температура среды. М.—Л., 1964, с. 42—46.

Тимирязев К. А. Избр. соч., т. 2: Земледелие и физиология растений. М.: Гос. изд. с.-х. лит., 1948.— 423 с.

Титов А. Ф. Полиморфизм ферментных систем и устойчивость растений к экстремальным (низким) температурам.— Усп. соврем. биол., 1978, т. 85, № 1, с. 63—70.

Третьяк Н. П., Илькун Г. М. Влияние цинка на содержание ростовых веществ в листьях каштана конского обыкновенного при повышенной загазованности воздуха.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1978, т. 10, № 6, с. 639—643.

Туманов И. И. О физиологическом механизме морозостойкости растений.— Физиол. раст., 1967, т. 14, вып. 3, с. 520—539.

Туманов И. И. Физиология закаливания и морозостойкости растений.— М.: Наука, 1979.— 350 с.

Тюрин М. М. Морозостойкость растений в состоянии вегетации и покоя: Автореф. докт. дис.— М., 1975.— 50 с.

Удовенко Г. В. Физиологические механизмы адаптации растений к различным экстремальным условиям.— Тр. по прикл. бот., ген. и сел. ВИР, 1979, т. 64, вып. 3, с. 5—22.

Угрехелидзе Д. Ш., Пейкришвили Т. И., Пириашвили В. А. Влияние меди и железа на скорость детоксикации экзогенных фенолов в проростках гороха.— В кн.: Метаболизм химических загрязнителей биосферы в растениях. Тбилиси, 1979, с. 57—63.

Фишер О. А. Влияние микроэлементов на рост и развитие декора-

тивных цветочных растений.— Тр. БИН АН СССР, 1955, сер. 6, вып. 4, с. 295—309.

Фомина Н. М. Влияние марганца на деятельность окислительных ферментов, соотношения свободной и связанной воды и урожай ячменя Винер при различной влажности почвы.— Уч. зап. Ленингр. гос. пед. ин-та, 1959, т. 192, с. 93—101.

Хайтбаев Э., Валиханов М. Н., Саиднасыров З. Н. Действие засоления на динамику некоторых минеральных элементов в хлопчатнике.— Агрохимия, 1976, № 8, с. 83—86.

Хисамутдинова В. И. Изменения в дыхательном метаболизме озимой пшеницы в период подготовки к зиме при внесении цинка.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Л., 1970, т. 1, с. 376.

Хисамутдинова В. И. Некоторые особенности дыхания листьев озимой пшеницы под влиянием цинка в осенний период.— В кн.: Физиология водообмена и устойчивости растений. Казань, 1971, с. 197—202.

Хисамутдинова В. И., Кузьмина Г. Г., Васильева И. М., Эстрина Р. И. Некоторые физиологические параметры, характеризующие адаптационные изменения озимой пшеницы в процессе закалывания.— В кн.: Физиолого-биохимические и экологические аспекты устойчивости растений к неблагоприятным факторам внешней среды. Иркутск, 1977, с. 108—111.

Ходжаев Д. Х. Влияние микроэлементов на повышение холодостойкости хлопчатника: Автореф. канд. дис.— Самарканд, 1968.— 32 с.

Ходжаев Д. Х., Абаева С. С. Изменение активности ферментов в семенах и проростках хлопчатника под действием микроэлементов и термической закалки.— Биол. науки, 1975, № 8, с. 84—88.

Хохлова Л. П. О роли липидов при адаптации растений к низкой температуре.— В кн.: Состояние воды и энергетический обмен растений. Казань, 1975, с. 3—19.

Хохлова Л. П., Елесева Н. С., Ступишина Е. А. и др. Влияние осеннего закалывания на электрофоретические свойства и структуру белков митохондрий озимой пшеницы.— Физиол. раст., 1975, т. 22, вып. 4, с. 831—837.

Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации.— М.: Мир, 1978.— 398 с.

Ценова Е., Василева В., Ваклинова С., Салчева Г. Влияние на молибдена върху активността на някои фотосинтетични ензими при зимната пшеница, отгледана при различни температурни условия.— Физиол. на раст. (НРБ), 1981, т. 7, № 1, с. 8—15.

Цингер Н. В., Петровская-Баранова Г. П. Автолитические процессы в замороженных растительных тканях.— Докл. АН СССР, 1970, т. 194, № 2, с. 437—440.

Чернобай Т. Н. О влиянии микроэлементов на урожай кормовой тыквы.— В кн.: Микроэлементы в биосфере и их применение в сельском хозяйстве и медицине Сибири и Дальнего Востока. Улаи-Удэ, 1969, с. 127—128.

Чиркова Т. В. Роль нитратного питания корней в жизнедеятельности некоторых древесных растений в условиях временного анаэробноза.— Вест. ЛГУ, 1971, вып. 4, № 21, с. 118—124.

Шахбазов В. Г. О причине гибели растительной клетки под действием низкой температуры.— В кн.: Методы и приемы повышения зимостойкости озимых зерновых культур. М., 1975, с. 346—349.

Шахов А. А. Солеустойчивость растений.— М.: Изд-во АН СССР, 1956.— 552 с.

- Шахов А. А.* Энергетика и взаимосвязь светового и корневого питания растений.— В кн.: Растения и среда. М., 1962, вып. 4, с. 5—38.
- Шевчук В. Е.* Итоги и перспективы применения микроудобрений в растениеводстве Восточной Сибири.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ, 1966, с. 292—306.
- Шевчук В. Е., Скрипченко А. Ф., Баркан Я. Г.* и др. Микроэлементы в растениеводстве Сибири и Дальнего Востока.— Иркутск: Вост.-Сиб. книжн. изд-во, 1974.— 212 с.
- Шевякова Н. И.* Метаболизм серы в растениях.— М.: Наука, 1979.— 167 с.
- Широбокова Е. С.* Влияние кобальта на содержание и устойчивость к разрушению хлорофилла в листьях гороха.— В кн.: Некоторые вопросы биологии и физиологии растений. Орел, 1972, с. 158—160.
- Школьник М. Я.* Влияние микроэлементов на засухоустойчивость, солевыносливость растений и на химический состав зерна.— Сов. бот., 1939а, № 6-7, с. 218—233.
- Школьник М. Я.* Роль и значение бора и других микроэлементов в жизни растений.— М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1939б.— 222 с.
- Школьник М. Я.* О предпосевной обработке семян микроэлементами.— Сов. бот., 1940, № 5-6, с. 167—188.
- Школьник М. Я.* Влияние некоторых микроэлементов на морозоустойчивость цитрусовых.— Тр. БИН АН СССР, 1955, сер. 4, вып. 10, с. 228—252.
- Школьник М. Я.* Микроэлементы и солеустойчивость растений.— В кн.: Физиология устойчивости растений. М., 1960, с. 742—746.
- Школьник М. Я.* Микроэлементы в жизни растений.— Л.: Наука, 1974.— 324 с.
- Школьник М. Я., Азимов Р. А.* Внекорневое питание микроэлементами как средство повышения урожая и улучшения качества плодов земляники.— Физиол. раст., 1969, т. 6, вып. 1, с. 107—111.
- Школьник М. Я., Боженко В. П.* Влияние разных методов питания микроэлементами на развитие, урожай, кормовые достоинства красного клевера и на содержание в нем микроэлементов.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1956, № 4, с. 39—57.
- Школьник М. Я., Боженко В. П.* Влияние алюминия, молибдена и кобальта на засухоустойчивость растений и на некоторые определяющие ее физиологические процессы.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1959, с. 151—158.
- Школьник М. Я., Боженко В. П., Назаренко А. М., Шаронова Т. В.* Повышение засухоустойчивости растений путем опрыскивания семян растворами солей микроэлементов.— В кн.: Микроэлементы в сельском хозяйстве и медицине. Улан-Удэ, 1966, с. 495—502.
- Школьник М. Я., Грешицева В. Н.* Применение радиоактивного углерода для изучения влияния микроэлементов на фотосинтез и передвижение ассимилятов.— Тр. Всесоюз. конф. по применению радиоактивных и стабильных изотопов и излучений в народном хозяйстве и науке: Физиология растений, агрохимия, почвоведение. М., 1958, с. 80—85.
- Школьник М. Я., Давыдова В. Н.* Влияние микроэлементов на фотосинтез и передвижение ассимилятов при разных температурах.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве и медицине. Рига, 1959, с. 177—182.
- Школьник М. Я., Макарова Н. А.* Об антагонизме железа и меди.— Докл. АН СССР, 1950, т. 70, № 1, с. 121—124.
- Школьник М. Я., Макарова Н. А.* Влияние микроэлементов на фи-

зиологические процессы, определяющие засухоустойчивость растений.— В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. М., 1957, с. 565—583.

Школьник М. Я., Макарова Н. А. Значение микроэлементов в условиях сухого земледелия на черноземных почвах и их влияние на физиологические процессы, определяющие засухо- и жароустойчивость растений.— Тр. БИН АН СССР, 1958, сер. 4, вып. 12, с. 23—73.

Школьник М. Я., Макарова Н. А., Стеклова М. М. Влияние микроэлементов на повышение солеустойчивости растений и о его причинах.— Бот. журн., 1949, т. 34, № 1, с. 85—94.

Школьник М. Я., Макарова Н. А., Стеклова М. М., Грешищева В. Н. О физиологических особенностях исходных и измененных форм кукурузы и клевера при различных условиях водоснабжения и о действии фосфора, бора и меди в этих условиях.— Тр. БИН АН СССР, 1958, сер. 4, вып. 12, с. 95—119.

Школьник М. Я., Сааков В. С. Влияние микроэлементов на интенсивность фотосинтеза и передвижение ассимилятов.— Физиол. раст., 1964, т. 11, вып. 5, с. 783—792.

Школьник М. Я., Смирнов Л. С., Шаронова Т. В. Сравнительное исследование методов повышения засухоустойчивости пшеницы и ячменя.— С.-х. биология, 1973, т. 8, № 4, с. 538—542.

Школьник М. Я., Чиркова Т. В. Влияние бора, цинка и молибдена на рост, развитие, углеводный обмен, фотосинтез и направленность окислительно-восстановительных процессов в онтогенезе кукурузы.— Тр. БИН АН СССР, 1958, сер. 4, вып. 12, с. 169—192.

Школьник М. Я., Шаронова Т. В., Боженко В. П. и др. Метод предпосевного опрыскивания семян раствором солей микроэлементов с целью повышения засухоустойчивости яровой пшеницы и ячменя.— В кн.: Физиологическая роль микроэлементов у растений. Л., 1970, с. 196—207.

Шманаева Т. Н., Молькова А. М., Леман В. М. Поглощение нитратов и фосфора растениями томатов при длительном затемнении.— Изв. Тимиряз. с.-х. акад., 1973, № 5, с. 3—7.

Штраусберг Д. В. Питание растений при пониженных температурах.— М.: Наука, 1965.— 143 с.

Экзарова М. О. Предпосевное обогащение семян микроэлементами в Одесской области.— В кн.: Применение микроэлементов в сельском хозяйстве. Киев, 1965, с. 172—177.

Юферова С. П., Саенко Г. Н., Бойченко Е. А. О соединениях меди в растениях.— Физиол. раст., 1969, т. 16, вып. 1, с. 8—12.

Ягодин Б. Я., Халилов К. Влияние микроэлементов на солеустойчивость хлопчатника.— В кн.: Биологическая роль микроэлементов и их применение в сельском хозяйстве и медицине. Ивано-Франковск, 1978, т. 2, с. 237.

Яковенко Т. М., Ходос В. Н. Возможная роль липидов в регуляции обмена веществ и других метаболитов в зимующих листьях пшеницы.— Физиол. и биохим. культ. раст., 1974, т. 6, № 6, с. 575—579.

Яценко В. М., Николаевский В. С., Кузнецова Т. Н. Влияние минерального и внекорневого питания на некоторые физиолого-биохимические особенности и газоустойчивость газонных трав.— Уч. зап. Пермск. гос. ун-та, 1971, т. 256, вып. 2, с. 159—176.

Adriano D. C., Fulenwider A., Sharitz R. R. et al. Growth and mineral nutrition of cattail (*Typha*) as influenced by thermal alteration.— J. Environ. Qual., 1980, vol. 9, N 4, p. 649—653.

Anesz J., Gorkom H. J. Delayed fluorescence in photosynthesis.—*Ann. Rev. Plant Physiol.*, 1978, vol. 29, p. 47—66.

Arthur W. E., Strehler B. L. Studies on the primary process in photosynthesis: I. Photosynthetic luminescence: multiple reactions.—*Arch. Biochem. Biophys.*, 1957, vol. 70, N 2, p. 507—526.

Bange G. G. J., Overstreet R. Some observations on absorption of cesium by excised barley roots.—*Plant Physiol.*, 1960, vol. 35, N 5, p. 605—608.

Barber J. A method of estimating the magnitude of the light-induced electrical potential across the thylakoid membranes.—*FEBS Lett.*, 1972, vol. 20, N 2, p. 251—254.

Baruah K. K., Singh O. S. Effect of iron on micronutrient uptake by paddy *Oryza sativa* L. seedlings.—*Indian J. Exp. Biol.*, 1980, vol. 18, N 10, p. 1205—1207.

Bertsch W., Susan Lurie. Delayed light studies on photosynthetic energy conversion. IV. Effect of tris poisoning and its reversal by hydrogen donors on the millisecond emission from chloroplasts.—*Photochem. Photobiol.*, 1971, vol. 14, N 3, p. 251—260.

Björn L. O., Forsberg A. S. Imaging by delayed light emission (phyto-luminescence) as a method for detecting damage to the photosynthetic system.—*Physiol. plant.*, 1979, vol. 47, N 4, p. 215—222.

Bolduc R. J., Rancourt L., Dolbec P., Choninard-Lovoie L. Mesure de l'endurcissement au froid de la viabilité des plantes exposées au gel par le dosage des phosphatases acides libres.—*Can. J. Plant Sci.*, vol. 58, N 4, p. 1007—1018.

Bozhenko V. P. The influence of microelements on ATP content in plants in the presence of water deficit and under the influence of high temperatures.—In: *Water stress in plants*. Prague, 1965, p. 238—244.

Brar M. S., Sekhon G. S. Effect of manganese on zinc-65 absorption by rice seedlings and its translocation within the plants.—*Plant Soil*, 1976, vol. 44, N 2, p. 459—462.

Breidenbach R. W., Waring A. J. Response to chilling of tomato seedlings and cells in suspension cultures.—*Plant Physiol.*, 1977, vol. 60, N 2, p. 190—192.

Bruini A., Van Dijck P. W. M., De Gier J. The role of phospholipid acyl chains in the activation of mitochondrial ATP-ase complex.—*Biochim. Biophys. Acta*, 1975, vol. 406, N 2, p. 315—328.

Carey R. W., Berry J. A. Effects of low temperature on respiration and uptake of rubidium ions by excised barley and corn roots.—*Plant Physiol.*, 1978, vol. 61, N 5, p. 858—860.

Chino M., Baba A. The effects of some environmental factors on the partitioning of zinc and cadmium between roots and tops of rice plants.—*J. Plant Nutr.*, 1981, vol. 3, N 1—4, p. 203—214.

Chou J. C., Levitt J. The hydrophobicity of proteins from hardy (freezing resistant) and non-hardy species of grains.—*Cryobiology*, 1972, vol. 9, N 3, p. 268—272.

Chu T. M., Aspinall D., Paleg L. G. Stress metabolism. VI. Temperature stress and the accumulation of proline in barley and radish.—*Austral. J. Plant Physiol.*, 1974, vol. 1, N 1, p. 87—97.

Chu T. M., Jusaitis M., Aspinall D., Paleg L. G. Accumulation of free proline at low temperatures.—*Physiol. plant.*, 1978, vol. 43, N 3, p. 254—260.

Chuang H. Y. K., Atherty A. G., Bell F. E. Protection of the proline- and valine-activating enzymes by their amino acid substrates against

thermal inactivation.—*Biochem. Biophys. Res. Comm.*, 1967, vol. 28, N 6, p. 1013—1018.

Colclasure G. C., Schmid W. E. Absorption of cobalt by excised barley roots.—*Plant Cell Physiol*, 1974, vol. 15, N 2, p. 273—279.

Craker L. E. Effects of mineral nutrients on ozone susceptibility of *Lemna minor*.—*Can. J. Bot.*, 1971, vol. 49, N 8, p. 1411—1414.

Crofts A. R., Wraight C. A., Fleischmann D. E. Energy conservation in the photochemical reactions of photosynthesis and its relation to delayed fluorescence.—*FEBS Lett.*, 1971, vol. 15, N 2, p. 89—100.

Czuba M., Ormrod D. P. Effects of cadmium and zinc on ozone-induced phytotoxicity in cress and lettuce.—*Can. J. Bot.*, 1974, vol. 52, N 3, p. 645—649.

Dahiya S. S., Singh M. Effect of salinity, alkalinity and iron application on the availability of iron, manganese, phosphorus and sodium in pea (*Pisum sativum* L.) crop.—*Plant Soil*, 1976, vol. 44, N 3, p. 697—702.

De la Roche I. A. Mechanism of thermal tolerance.—In: *Comparative mechanisms of cold adaptations*. N.-Y. etc., 1979, p. 235—257.

Dionne J. L., Pesant A. R. Effets du pH et des regimes hydriques des sols sur les rendements et la teneur en Mn de la luzerne et du lotier cultivés en serre.—*Can. J. Plant Sci.*, 1976, vol. 56, N 4, p. 919—928.

Dorfmüller W. Über den Einfluss des Bors auf den Wasserhaushalt der Leguminosen.—*Planta*, 1941, Bd 32, H. 1, S. 51—65.

Dunham R. J., Nye P. H. The influence of soil water content on the uptake of ions by roots. II. Chloride uptake and concentration gradients in soil.—*J. Appl. Ecol.*, 1974, vol. 11, N 2, p. 581—595.

Dycus A. M. The influence of zinc on temperature tolerance of tomatoes.—*Hortscience*, 1969, vol. 4, N 2, sect. 2, p. 153.

Edwards J. H., Kamprath E. J. Zinc accumulation by corn seedlings as influenced by phosphorus, temperature and light intensity.—*Agron. J.* 1974, vol. 66, N 4, p. 479—482.

Ewans E. H., Crofts A. R. The relationship between delayed fluorescence and H⁺ gradient in chloroplasts.—*Biochim. Biophys. Acta*, 1973, vol. 292, N 1, p. 130—139.

Faller N. Zeljezo, mangan, bakar i cink pri folijarnoj ishrani sumpordiodksidom.—*Agrohema*, 1970, N 9, p. 357—365.

Fawusi M. O., Ormrod D. F. Zinc nutrition and temperature effects on tomato.—*J. Hort. Sci.*, 1975, vol. 50, N 4, p. 363—371.

Garber M. P., Steponkus P. L. Alterations in chloroplast membranes during cold acclimation and freezing.—*Cryobiology*, 1972, vol. 9, N 4, p. 313.

Giaguinta R. T., Gieger D. R. Mechanism of inhibition of translocation by localized chilling.—*Plant. Physiol.*, 1973, vol. 51, N 2, p. 372—377.

Gingras G., Lemasson C. A study of the mode of 3-(4-chlorophenyl)-1,1-dimethylurea on photosynthesis.—*Biochim. Biophys. Acta*, 1965, vol. 109, N 1, p. 67—78.

Greencia R. P., Bramlage W. J. Reversibility of chilling injury to corn seedlings.—*Plant Physiol.*, 1971, vol. 47, N 3, p. 389—392.

Grenier G., Mazliak P., Tremolieres A., Willemot C. Influence du froid sur la synthèse des acides grass dans les racines de deux variétés de luzerne, l'une très résistant et l'autre moins résistant au froid.—*Physiol. vég.*, 1973, t. 11, N 2, p. 253—265.

Guinn G. Chilling injury in cotton seedlings: changes in permeability of cotyledons.—*Crop Sci.*, 1971, vol. 11, N 1, p. 101—102.

Gupta D., Brewer H. E. Effects of nitrogen source, manganese supply

and lowered root temperature on amino acid composition of wheat plants.— *Plant Physiol.*, 1969, vol. 44, suppl., p. 6.

Haldar M., Mandal L. N. Effect of phosphorus and zinc on the growth and phosphorus, zinc, copper, iron and manganese nutrition of rice.— *Plant Soil*, 1981, vol. 59, N 3, p. 415—425.

Hamner C. J. Effects of platinum chloride on bean and tomato.— *Bot. Gaz.*, 1942, vol. 104, N 1, p. 161—166.

Hatano S., Sadakane H., Tutuni M., Watanabe T. Studies on frost hardiness in *Chlorella ellipsoidea*. II. Effects of inhibitors of RNA and protein synthesis and surfactants on the process of hardening.— *Plant Cell Physiol.*, 1976, vol. 17, N 4, p. 643—651.

Heber U. Freezing injury in relation to loss of enzyme activities and protection against freezing.— *Cryobiology*, 1968, vol. 5, N 3, p. 188—201.

Heber U., Santarius K. A. Water stress during freezing.— *Ecol. Stud.*, 1976, vol. 19, p. 253—267.

Heber U., Tyankova L., Santarius K. A. Effects of freezing on biological membranes in vivo and in vitro.— *Biochim. Biophys. Acta*, 1973, vol. 291, N 1, p. 23—37.

Heikal M. M., Ahmed A. M., Shaddad M. A. Changes in dry weight and mineral composition of some oil producing plants over a range of salinity stresses.— *Biol. plant.*, 1980, vol. 22, N 1, p. 25—33.

Hubac C., Vieira da Silva J. Indicateurs métaboliques de contraintes mésologiques.— *Physiol. Vég.*, 1980, t. 18, N 1, p. 45—53.

Huner N. P. A., Macdowall F. D. H. Evidence for an in vivo conformational change in ribulose biphosphate carboxylase-oxygenase from *Pumia* rye during cold adaptation.— *Can. J. Biochem.*, 1978, vol. 56, N 12, p. 1154—1161.

Itoh S., Katoh S., Takamiya A. Studies on the delayed light emission in spinach chloroplasts. II. Participation of primary electron donor and acceptor of photoreaction II in producing the delayed light emission.— *Biochim., Biophys. Acta*, 1971, vol. 245, N 1, p. 121—128.

Itoh S., Murata N. Temperature dependence of delayed light emission in spinach chloroplasts.— *Biochim. Biophys. Acta*, 1974, vol. 333, N 3, p. 525—534.

Kannan S., Ramani S. Studies on molybdenum absorption and transport in bean and rice.— *Plant Physiol.*, 1978, vol. 62, N 2, p. 179—181.

Kappen L., Növig M., Maier M. Seasonal relations between the content of amino acids and freezing tolerance of leaves of *Halimione portulacoides* under different salt stress.— *Biochem. Physiol. Pflanz.*, 1978, Bd 172, H. 3, S. 297—304.

Ketchie D. O. Fatty acids in the bark of Hallehaven peach as associated with hardiness.— *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1966, vol. 88, p. 204—207.

Klosson R. J., Krause G. H. Freezing injury in cold-acclimated and unhardened spinach leaves. II. Effects of freezing on chlorophyll fluorescence and light scattering reactions.— *Planta*, 1981, Bd 151, H. 4, S. 347—352.

Kuiper P. J. Lipids in alfalfa leaves in relation to cold hardiness.— *Plant Physiol.*, 1970, vol. 45, N 6, p. 684—686.

Lawless W. W., Camp A. F. A preliminary report on varieties fertilizers and other factors as influencing cold resistance in citrus.— *Proc. Fla. St. Hort. Soc.*, 1940, vol. 53, p. 120—126.

Leddet C., Schaeverbeke J. Action de la proline sur la résistance au gel des tissus de *Topinambour* maintenus en survie.— *C. R. Acad. Sci.*, 1975, t. D280, N 25, p. 2849—2852.

Le Saint A.-M. Variations comparées des teneurs en proline libre et glucides solubles, en relation avec l'inégale sensibilité au gel des organes de plants de Choux de Milan, cult. Pontoise.—C. R. Acad. Sci., 1969, t. D268, N 2, p. 310—313.

Le Saint A.-M., Hubac C. Endurcissement au gel de fragments de feuilles de Chou de Milan cult. Pontoise maintenus en survie. Possibilités de l'endurcissement et variations concomitantes et de la proline libre.—C. R. Acad. Sci., 1978, t. D286, N 19, p. 1347—1349.

Levitt J. A sulfhydryl-disulfide hypothesis of frost injury and resistance in plants.—J. Theoret. Biol., 1962, vol. 3, N 3, p. 355—391.

Levitt J. Responses of plants to environmental stresses.—N.-Y., L.: Acad. Press, 1972.—698 p.

Li P. H., Weiser C. J. Influence of photoperiod and temperature on potato foliage protein and 4S-RNA.—Plant Cell Physiol., 1969, vol. 10, N 4, p. 919—934.

Lipman C. B., Gericke W. F. Copper and zinc antagonistic agents to the «Alkali» salts in soils.—Amer. J. Bot., 1918, vol. 5, N 4, p. 151—170.

Lyons J. M. Phase transition and control cellular metabolism at low temperatures.—Cryobiology, 1972, vol. 9, N 5, p. 341—350.

Lyons J. M. Chilling injury in plants.—Ann. Rev. Plant Physiol., 1973, vol. 24, p. 445—466.

Lyons J. M., Raison J. K. Oxidative activity of mitochondria isolated from plant tissue sensitive and resistant to chilling injury.—Plant Physiol., 1970, vol. 45, N 4, p. 386—389.

Maas E. V., Ogata G., Garber M. J. Influence of salinity on Fe, Mn and Zn uptake by plants.—Agron. J., 1972, vol. 64, N 6, p. 793—795.

Marquies M. M. Effect of cold-storage of bean leaves on photosynthetic reactions of isolated chloroplasts. Inability to donate electrons to photosystem II and relation to manganese content.—Biochim. Biophys. Acta, 1972, vol. 267, N 1, p. 96—103.

Mazur P. Freezing injury in plants.—Ann. Rev. Plant Physiol., 1969, vol. 20, p. 419—445.

McGlasson W. B., Raison J. K. Occurrence of a temperature-induced phase transition in mitochondria isolated from apple fruit.—Plant Physiol., 1973, vol. 52, N 4, p. 390—392.

Minchin A., Simon E. W. Chilling injury in cucumber leaves in relation to temperature.—J. Exp. Bot., 1973, vol. 24, N 83, p. 1231—1235.

Moore P. D. Adapting to a chilly future.—Nature, 1975, vol. 253, N 5486, p. 11—12.

Morton P. M. Effects of freezing and hardening on the sulfhydryl groups of protein fractions from cabbage leaves.—Plant Physiol., 1969, vol. 44, N 2, p. 168—172.

Murata N., Fork D. C. Temperature dependence of chlorophyll *a* fluorescence in relation to the physical phase of membrane lipids in algae and higher plants.—Plant Physiol., 1975, vol. 56, N 6, p. 791—796.

Nabhan H. M., Cottenie A. Specific effects of salts on the mobility of Fe, Mn, Zn and Cu in soil and uptake by corn.—Agrochimica, 1974, vol. 18, N 4, p. 359—368.

Nambiar E. K. S. The uptake of zinc-65 by oats in relation to soil water content and root growth.—Austral. J. Soil Res., 1976, vol. 14, N 1, p. 67—74.

Norris R. D., Fowden L. Cold lability of prolyl-tRNA synthetase from higher plants.—Phytochemistry, 1974, vol. 13, N 9, p. 1677—1687.

O'Neill Sh. D., Prictley D. A., Chabot B. F. Temperature and aging

effects on leaf membranes of a cold hardy perennial. *Fragari virginiana*.—*Plant Physiol.*, 1981, vol. 68, N 6, p. 1409—1415.

Pálfi G., Bitó M., Nehéz R., Sebestyén R. Rapid production of protein-forming amino acids with the aid of water stress and photosynthesis. I. The «proline pathway» of amino acid metabolism.—*Acta biol. Szeged.*, 1974, vol. 20, N 1-4, p. 95—106.

Pálfi G., Juhasz J. Increase of the free proline level in water deficient leaves as a reaction to saline or cold root media.—*Acta Agron. Acad. Sci. Hung.*, 1970, vol. 19, N 1, p. 79—88.

Paquin R. Effet des basses températures sur la résistance au gel de la luzerne (*Medicago media Pers.*) et son contenu en proline libre.—*Phyiol. Vég.*, 1977, t. 15, N 4, p. 657—665.

Paquin R., St-Pierre J. C. Endurcissement, résistance au gel et contenu en proline libre de la fleole de pres (*Phleum pratense L.*).—*Can. J. Plant Sci.*, 1980, vol. 60, N 2, p. 525—532.

Penot M., Hourmant A. Étude de la perméabilité de disques de feuille de tabac au molybdène ⁹⁹Mo. Influence du calcium.—*C. R. Acad. Sci.*, 1974, t. D278, N 9, p. 1205—1208.

Persidsky M. P., Ellet M. H. Lysosomal involvement in cryoinjury.—*Cryobiology*, 1969, vol. 6, N 3, p. 280.

Prince A. L., Bear F. E., Brennan E. G. et al. Fluorine: its toxicity to plants and its control in soils.—*Soil Sci.*, 1949, vol. 67, N 4, p. 269—277.

Raison J. K., Chapman E. A., White P. Y. Wheat mitochondria. Oxidative activity and membrane lipid structure as a function of temperature.—*Plant Physiol.*, 1977, vol. 59, N 4, p. 623—627.

Rashid A., Chaudhry F. M., Sharif M. Micronutrient availability to cereals from calcareous soils. III. Zinc absorption by rice and its inhibition by important ions of submerged soils.—*Plant Soil*, 1976, vol. 45, N 3, p. 613—623.

Reddy K. R., Saxena M. C., Pal U. R. Effect of iron and manganese on ⁶⁵Zn absorption and translocation in soybean seedlings.—*Plant Soil*, 1978, vol. 49, N 2, p. 409—415.

Reddy K. R., Saxena M. C., Subramonia P. R. V. et al. Mechanism of zinc absorption in soybean.—In: *Use of Radiation and Radioisotopes in Studies of Plant Production*. Bombay, 1974.—p. 396—406.

Rikin A., Richmond A. E. Factors affecting leakage from cucumber cotyledones during chilling stress.—*Plant Cell Physiol.*, 1979, vol. 14, N 3, p. 263—268.

Roberts D. W. A. Some possible roles for isozymic substitutions during cold hardening in plants.—*Internat. Rev. Cytol.*, 1969, vol. 26, p. 303—328.

Rochat E., Therrien H. P. Effets d'antimétabolites et de quelques substances exogènes sur l'endurcissement au froid du blé d'hiver *Triticum aestivum L.*—*Natur. can.*, 1976a, t. 103, N 5, p. 451—456.

Rochat E., Therrien H. P. Etudes des acides aminés en relation avec la résistance au froid chez les blés d'hiver Kharkow et Kent.—*Natur. can.*, 1976b, t. 103, N 6, p. 517—525.

Rosen J. A., Pike K. S., Colden M. L. Zinc, iron, and chlorophyll metabolism in zinc-toxic corn.—*Plant Physiol.*, 1977, vol. 59, N 6, p. 1085—1087.

Sakai A., Otsuka K. Survival of tissue at super low temperatures. V. An electron microscope study of ice in cortical cells cooled rapidly.—*Plant Physiol.*, 1967, vol. 42, N 12, p. 1680—1694.

Sakai A., Yoshida S. The role of sugar and related compounds in va-

riations of freezing resistance.— *Cryobiology*, 1968, vol. 5, N 3, p. 160—174.

Salcheva G., Gramatikova H. The influence of proline on the frost-hardiness of winter wheat.— *C. R. Acad. Bulg. Sci.*, 1967, t. 20, N 10, p. 1073—1076.

Scharrer W., Arenz B. Gefäßversuche mit steigenden Bor- und Zinkgaben bei verschiedener Wasserversorgung zu Rotklee.— *Bodenk. Pflanzenern.*, 1941, Bd 23, H. 3, S. 353.

Schneycour A., Raison J. K., Smillie R. M. The effect of temperature on the rate of photosynthetic electron transfer in chloroplasts of chilling-sensitive and chilling-resistant plants.— *Biochim. Biophys. Acta*, 1973, vol. 292, N 1, p. 152—161.

Shear C. B. Zinc in relation to cold injury to tung.— *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1953, vol. 61, p. 63—68.

Shiomi N., Hori S. Changes in proline-¹⁴C metabolism in barley seedlings germinating at low temperature.— *Soil. Sci. Plant Nutr.*, 1978, vol. 24, N 1, p. 121—129.

Shomer-Ilon A., Waisel Y. Cold hardiness of plants: correlation with changes in electrophoretic mobility, composition of amino acids and average hydrophobicity of fraction-I-protein.— *Physiol. plant.*, 1975, vol. 34, N 1, p. 90—96.

Siminovitich D., Rheaume B., Pomeroy K., Lepage M. Phospholipid, protein and nucleic acid increases associated with development of extreme freezing resistance in black locust cells.— *Cryobiology*, 1968, vol. 5, N 3, p. 202—225.

Simon E. W. Phospholipids and membrane permeability.— *New Phytol.*, 1974, vol. 73, N 3, p. 377—420.

Singh B. R., Lág J. Uptake of trace elements by barley in zinc-polluted soils. I. Availability of zinc to barley from indigenous and applied zinc and the effect of excessive zinc on the growth and chemical composition of barley.— *Soil Sci.*, 1976, vol. 121, N 1, p. 32—37.

Smolenska G., Kuiper P. J. Effect of low temperature upon lipid and fatty acid composition of roots and leaves of winter rape plants.— *Physiol. plant.*, 1977, vol. 41, N 1, p. 29—35.

Snehí Dživedi R., Randhawa N. S. Phosphate nutrition in relation to the uptake and distribution of zinc in maize crop.— In: *Use of radiation and radioisotopes in studies of plant production*. Bombay, 1974, p. 356—363.

Stefl M., Tračka I., Vrátný P. Proline biosynthesis in winter plants due to low temperature.— *Biol. plant.*, 1978, vol. 20, N 2, p. 119—128.

Stenlid G. On the physiological effects of phloridzin, phloretin and some related substances upon higher plants.— *Physiol. plant.*, 1968, vol. 21, N 4, p. 882—894.

Stewart J. M., Guinn G. Chilling injury and changes in adenosine triphosphate of cotton seedlings.— *Plant Physiol.*, 1969, vol. 44, N 4, p. 605—608.

Stewart J. M., Guinn G. Responses of cotton mitochondria to chilling temperatures.— *Crop Sci.*, 1971, vol. 11, N 6, p. 908—910.

Takahashi E. Effect of soil moisture on the uptake of silica by rice plant seedlings.— *Soil Sci. Plant Nutr.*, 1975, vol. 21, N 3, p. 306—307.

Tally R. E., Hanson A. D., Nelsen C. E. Proline accumulation in water-stressed barley in relation to translocation and the nitrogen budget.— *Plant Physiol.*, 1979, vol. 63, N 3, p. 518—523.

Tolyonen P. M. A., Hofstra G. The interaction of copper and sulphur dioxide in plant injury.— *Can. J. Plant Sci.*, 1979, vol. 59, N 2, p. 475—479.

Towers N. R., Kellerman G. M., Raison J. K., Linnane A. W. The biogenesis of mitochondria. 29. Effects of temperature-induced phase changes in membranes on protein synthesis by mitochondria.—*Biochim. Biophys. Acta*, 1973, vol. 299, N 1, p. 153—161.

Tyankova L. The effect of proline and sucrose on pepper resistance to lowered temperature.—*C. R. Acad. Sci. Agr. Bulg.*, 1969, t. 2, N 4, p. 317—321.

Van Hasselt P. L., Strikwerda J. T. Pigment degradation in discs of the thermophilic *Cucumis sativus* as affected by light, temperature, sugar application and inhibitors.—*Physiol. plant.*, 1976, vol. 37, N 4, p. 254—257.

Van Hasselt P. L., Van Berlo H. A. C. Photooxidative damage to the photosynthetic apparatus during chilling.—*Physiol. plant.*, 1980, vol. 50, N 1, p. 52—56.

Vigh L., Horváth I., Farkas T. et al. Adaptation of membrane fluidity of rye and wheat seedlings according to temperature.—*Phytochemistry*, 1979, vol. 18, N 5, p. 787—789.

Volge H., Heber U., Berzborn R. J. Loss of function of biomembranes and solubilization of membrane proteins during freezing.—*Biochim. Biophys. Acta*, 1978, vol. 511, N 3, p. 455—470.

Vose P. B. Iron nutrition in plants: a world overview.—*J. Plant Nutr.*, 1982, vol. 5, N 4—7, p. 233—249.

Wallace A., Mueller R. T., Cha J. M., Alexander G. V. Effects of soil pH, excess lime and chelating agent on micronutrients in soybeans and bush beans.—*Agron. J.*, 1974, vol. 66, N 5, p. 698—700.

Wallace A., Romney E. M., Mueller R. T., Lunt O. R. Influence of environmental stresses on response of bush bean plants to excess copper.—*J. Plant Nutr.*, 1980, vol. 2, N 1-2, p. 39—49.

Wiest S. C., Steponkus P. L. Freeze-thaw injury to isolated spinach protoplasts and its stimulation at above freezing temperatures.—*Plant Physiol.*, 1978, vol. 62, N 5, p. 699—705.

Williams R. J. The contribution of glucoprotein to winter hardiness in dogwood.—*Cryobiology*, 1972, vol. 9, N 4, p. 313.

Withers L. A., King P. J. Proline: a novel cryoprotectant for the freeze preservation of cultured cells of *Zea mays* L.—*Plant Physiol.*, 1979, vol. 64, N 5, p. 675—678.

Yamaki S., Uritani I. Mechanism of chilling injury in sweet potato. XI. Irreversibility of physiological determination.—*Plant Cell Physiol.*, 1974, vol. 15, N 2, p. 385—388.

Yelenosky G. Accumulation of free proline in citrus leaves during cold hardening of young trees in controlled temperature regimes.—*Plant Physiol.*, 1979, vol. 64, N 3, p. 425—427.

Yeo A. R., Flowers T. J. Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum: interaction between aluminium and salinity.—*Ann. Bot.*, 1977, vol. 41, N 172, p. 331—339.

Yoshida S. Freezing injury and phospholipid degradation in vivo in woody plant cells. III. Effects of freezing on activity of membrane-bound phospholipase D in microsome-enriched membranes.—*Plant Physiol.*, 1979, vol. 64, N 2, p. 252—256.

Yoshida S., Sakai A. Phospholipid degradation in frozen plant cells associated with freezing injury.—*Plant Physiol.*, 1974, vol. 53, N 3, p. 509—511.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Роль экологических факторов в минеральном питании растений	5
Эдафические условия среды (6). Температура (12). Увлажнение (16). Освещение, техногенное загрязнение среды и другие факторы (18).	
Устойчивость растений к неблагоприятному водно-солевому режиму	21
Водный дефицит (21). Переувлажнение (41). Засоление (49).	
Устойчивость растений к экстремальным температурам	59
Высокие температуры (59). Низкие и пониженные температуры (64).	
Устойчивость растений к другим факторам среды и полеганию	151
Затемнение (151). Техногенное загрязнение (153). Полегание (156).	
Заключение	158
Литература	162

ИВАН КАЗИМИРОВИЧ ВОЛОДЬКО МИКРОЭЛЕМЕНТЫ И УСТОЙЧИВОСТЬ РАСТЕНИЙ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ

Редактор Л. Г. Максимова. Художник Л. Н. Шукалюков. Художественный редактор В. А. Жаховец. Технический редактор А. В. Скакуи. Корректор Л. В. Петровская
ИБ № 1807.

Печатается по постановлению РИСО АН БССР.

Сдано в набор 22.03.83. Подписано в печать 11.07.83. Формат 84×108^{1/32}. Бум. тип. № 2. Гарнитура литературная. Высокая печать. Печ. л. 6,0. Усл. печ. л. 10,08. Усл. кр.-отт. 10,40. Уч.-изд. л. 11,6. Тираж 1000 экз. Зак. № 528. Цена 1 р. 40 к. Издательство «Наука и техника» Академии наук БССР и Государственного комитета БССР по делам издательства, полиграфии и книжной торговли. 220600. Минск, Ленинский проспект, 68. Типография им. Франциска (Геоργия) Скорины издательства «Наука и техника». 220600. Минск, Ленинский проспект, 68.

1 р. 40 к.