

## ПОВЫШЕНИЕ ЗАСУХОУСТОЙЧИВОСТИ РАСТЕНИЙ

*Член-корреспондент АПН РСФСР П. А. ГЕНКЕЛЬ*

В докладе на Всесоюзном совещании научных работников президент Академии наук СССР академик М. В. Келдыш говорил: «Для прогресса земледелия в районах с разнообразными и нередко суровыми природными условиями большое значение имеют работы по физиологии устойчивости растений к засухам, морозам, к засолению и болезням». Действительно, эти явления наносят нередко серьезный ущерб сельскому хозяйству страны, поэтому в наши дни, когда борьба за подъем сельского хозяйства стала поистине всенародным делом, изучение физиологии устойчивости культурных растений к неблагоприятным условиям среды приобретает особую актуальность.

В этой области физиологии растений отечественная наука имеет большие достижения благодаря работам Н. А. Максимова, Б. А. Келлера, А. А. Рихтера, В. Р. Заленского, Е. Ф. Вотчала и ряда других исследователей. Однако в течение продолжительного времени царило убеждение, что физиолог растений может играть лишь подсобную роль, разрабатывая методы оценки устойчивости растений для использования их селекционерами с целью выведения устойчивых сортов.

Мичуринское учение позволило несколько иначе подойти к вопросам роста, развития и устойчивости растений: оказалось возможным влиять на физиологические процессы, изменять их течение в онтогенезе и этим путем повышать продуктивность растения, т. е. повышать количество и качество урожая.

Разработанная в 30-х годах теория стадийного развития обобщила ранее накопленный материал по вопросам роста и развития растений (в частности применительно к явлению фотопериодизма), что привело в дальнейшем к определению устойчивости растений не как постоянного признака, а как свойства, возникающего в результате приспособления растения к неблагоприятным условиям существования в онтогенезе, на основе всей предшествовавшей эволюции данного вида или группы форм.

С этих принципиальных позиций и был разработан метод предпосевного закаливания растений против засухи (П. А. Генкель и С. С. Колотова, 1934; П. А. Генкель, 1946, 1956), которому посвящена данная статья. Основанный на положении И. В. Мичурина о высокой приспособляемости растений в молодом возрасте к изменяющимся условиям внешней среды, он сводится к однократному намачиванию в воде и последующему подсушиванию наклюнувшихся семян в течение нескольких дней. Уменьшение содержания воды в процессе подсушивания семян позволяет растению переносить обезвоживание в молодом возрасте (в фазе наклевывания семян) и благодаря этому активно приспособляться к засухе — обезвоживанию и перегреву.

Необходимо прежде всего отметить, что закаливание не снижает всхожести семян и, следовательно, их подсушивание не влечет за собой

какого-либо угнетения растения. Это важно для практических целей. Вегетирующее растение всегда резко реагирует на обезвоживание снижением интенсивности ростовых процессов и продуктивности.

Многочисленные опыты в полевой обстановке и в вегетационных сосудах продемонстрировали большую устойчивость и урожайность закаленных растений в засушливых условиях. Так, в производственном опыте, поставленном в 1960 г. в Чугуевском зерносовхозе Ставропольского края, урожай закаленного ячменя на площади свыше 200 га составил 18 ц/га, а контрольного — всего 15 ц/га, урожай закаленного проса на площади около 100 га равнялся 20 ц/га, контрольного — 15 ц/га.

Метод закаливания растений против засухи испытывался как в нашей стране, так и за рубежом (Индия, Китай, Болгария, Чехословакия) и всегда давал в засушливых условиях хорошие результаты.

Детальное изучение вопроса показало, что закаливание вызывает глубокую физиологическую перестройку растений, и влияние его сказывается на ряде физиологических процессов в течение всей последующей жизни. Собственно не только подсушивание, но и любое другое воздействие, испытанное тронувшимися в рост семенами, детерминирует в их меристемах ряд свойств протоплазмы и характер обмена веществ растения в течение всего онтогенеза. Об этом свидетельствуют результаты применения аналогичных методов, предложенных для повышения солеустойчивости (хлоридоустойчивости) растений — путем воздействия гипертоническим раствором хлористого натрия (П. А. Генкель и С. С. Колотова, 1940; П. А. Генкель, 1954), сульфатоустойчивости — солями магния (П. А. Генкель, 1959), холодоустойчивости — переменными температурами (А. Е. Воронова, 1953), жароустойчивости — солями кальция (П. А. Генкель и И. В. Цветкова, 1955).

Закаленные растения отличаются повышенной гидрофильностью и вязкостью коллоидов протоплазмы, большей ее эластичностью. Они обладают несколько большим осмотическим давлением и содержанием связанной воды. Возрастают интенсивность дыхания, фотосинтеза и активность ряда ферментативных процессов. Особенно важное свойство закаленных растений — способность удерживать синтетические реакции во время засухи на более высоком уровне по сравнению с незакаленными растениями. Как известно, свойство засухоустойчивых растений сохранять во время засухи синтетические процессы на относительно высоком уровне было открыто Н. М. Сисакином (1940); для предпосевно-закаленных растений оно было установлено нами (1946). В дальнейшем был разработан метод крахмальной пробы (П. А. Генкель, 1952), позволяющий быстро диагностировать синтетическую способность растений: закаленные растения, как правило, после перенесенного листом завядания содержат больше крахмала, чем незакаленные.

Биохимические и физиологические изменения влияют и на анатомо-морфологические признаки закаленных растений. Они имеют более ксероморфное строение, чем незакаленные, т. е. у них сеть жилок гуще, клетки эпидермиса и устьица мельче, число устьиц на единицу площади листа больше, в то же время площадь листа увеличена. В данном случае наблюдается несколько особый тип ксероморфизма, поскольку обычно увеличение ксероморфной структуры сопровождается уменьшением размеров листьев, т. е. ксероморфизм связан с некоторым угнетением ростовых процессов. У закаленных же растений ксероморфизм возникает как новообразование, связанное со стимуляцией ростовых процессов, в частности клеточных делений в меристематических клетках. В случае ксероморфной структуры протоплазма испытывает мень-

шее напряжение при сокращении объема клеток в процессе обезвоживания. Кроме того, повышенная ее эластичность и меньший объем клеток позволяют им легче переносить напряжение, возникающее при сжатии клеток во время этого процесса.

Благодаря всем этим особенностям закаленные растения слабее повреждаются засухой. Они не только более устойчивы в отношении ее действия, чем обычные растения, но и оказываются в несколько лучших условиях. В вегетационном опыте было установлено, что во время засухи у закаленных растений содержание воды больше и водный дефицит меньше, чем у незакаленных. В дальнейшем это подтвердилось в работе, проведенной в полевой обстановке в период суховея. Недавно было показано (И. В. Цветкова и И. Н. Воронина, 1960), что некоторые свои свойства закаленные растения не проявляют во время засухи, но гораздо быстрее оправляются после нее в нормальных условиях и значительно легче восстанавливают свои физиологические функции по сравнению с незакаленными.

Большая гидрофильность и вязкость коллоидов протоплазмы, более высокое содержание связанной воды и увеличение интенсивности обмена, несомненно, способствуют повышению жароустойчивости закаленных растений. В то же время большая гидрофильность и эластичность протоплазмы, а также сохранение синтетических реакций на высоком уровне при обезвоживании обуславливают устойчивость закаленных растений к почвенной засухе. Все эти физиологические особенности дают возможность растению быстрее восстанавливать нормальную жизнедеятельность после перенесенной почвенной или атмосферной засухи.

Анализ защитно-приспособительных реакций растения на внешние воздействия позволяет понять причину некоторого усиления физиолого-биохимических процессов.

По теории Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова (1940), реакция протоплазмы клеток на внешние воздействия в своей основе монотонна, не специфична. Мы считаем, что всякая реакция протоплазмы организма является сложной и включает в себе как специфическую, так и неспецифическую часть. С нашей точки зрения, наиболее важной для каждого конкретного случая является расшифровка специфического влияния защитно-приспособительной реакции растения.

Адаптация к обезвоживанию происходит в подсушиваемых после намачивания семенах благодаря возникающим в это время специфическим защитно-приспособительным реакциям. В повышении засухоустойчивости играют роль и протекающие в то же время неспецифические реакции, но они, по нашему мнению, имеют подчиненное значение.

Основная специфическая реакция растения на перенесенное обезвоживание — изменение коллоидно-химических свойств протоплазмы. Изменения степени дисперсности коллоидов протоплазмы и ее проницаемости, очевидно, можно считать неспецифическими защитно-приспособительными реакциями. Согласно нашим представлениям, специфические реакции приводят к заметному повышению засухоустойчивости, а неспецифические — к общей интенсификации обмена.

Известный болгарский ученый М. Попов (1931) считал интенсификацию обмена веществ и увеличение степени дисперсности коллоидов протоплазмы характерными особенностями общебиологического явления клеточной стимуляции. Стимулирующий эффект предпосевного закаливания выражается в увеличении интенсивности роста всего растения, а также в усилении мощности и изменении физиологии корневой системы. Общая и активная поглощающие поверхности корневой системы у закаленных растений больше, поэтому поглощение минеральных

веществ из почвы, очевидно, может идти более интенсивно как в нормальных условиях, так и во время засухи.

Наблюдается также увеличение числа зародышевых корней. Например, закаленные растения пшеницы имеют в среднем один лишний зародышевый корень по сравнению с контрольными. Явлениями стимуляции можно объяснить наблюдавшуюся в отдельных случаях некоторую прибавку урожая у закаленных растений и при отсутствии засухи.

На первый взгляд может показаться противоречивым тот факт, что у закаленных растений, как отмечалось рядом авторов, интенсивность обмена веществ повышается, несмотря на резкое возрастание гидрофильной вязкости протоплазмы (обычно с увеличением вязкости интенсивность обмена снижается). Понять это противоречие можно, если принять во внимание энергетический уровень растения, который в нашем понимании определяется наличием соединений, богатых энергией, т. е. содержащих макроэнергетические связи. К ним относятся фосфор-органические соединения, например аденозинтрифосфат и др. Чем больше в растении таких веществ, тем более высок его энергетический уровень. Закаленные растения, как было хорошо показано в монографии Н. А. Гусева (1959), отличаются более высоким содержанием органического фосфора и большим содержанием нуклеопротеидов, что, по-видимому, и обуславливает их значительную физиологическую активность. Это позволяет объяснить и большую интенсивность физиологических и биохимических процессов у них при высокой гидрофильной вязкости протоплазмы. Иными словами, величина гидрофильной вязкости протоплазмы соответствует определенной интенсивности обмена лишь при одном и том же энергетическом уровне. С нашей точки зрения, физиологически сравнивать можно только те растения, энергетические уровни которых относительно мало различаются. Например, очевидно, из-за разного энергетического уровня очень трудно сравнимы по признакам засухоустойчивости мягкие и твердые пшеницы.

Богатство закаленных растений нуклеиновыми соединениями в какой-то мере объясняет и устойчивость их к действию высокой температуры. А. И. Опарин и Т. Евреинова (1947) показали, что устойчивость к высоким температурам у организмов возрастает в связи с увеличением содержания рибонуклеиновой кислоты. Белок в комплексе с нуклеиновой кислотой оказывается значительно более устойчивым к тепловой коагуляции. Г. А. Дебориным (1957) обнаружено тормозящее действие дезоксирибонуклеиновой кислоты на протеолиз сывороточного альбумина при высоких температурах.

В докладе Б. Кесслера (Израиль) на международном ботаническом конгрессе в Монреале в 1959 г. было отмечено значительное повышение устойчивости растений к высоким температурам под влиянием аденина, дача которого увеличивала содержание нуклеиновых кислот и других конституционных протоплазматических образований липоидно-нуклеопротеидной структуры.

Следует учитывать и роль рибонуклеиновой кислоты в синтезе белковых веществ. Уже давно было показано влияние содержания белков и их качества на засухоустойчивость растений. Очевидно, высокое содержание нуклеиновых кислот, в частности рибонуклеиновой, способствует синтезу белков и этим увеличивает устойчивость закаленных растений к засухе.

Сказанное позволяет сделать вывод, что повышенный энергетический уровень является одним из важнейших свойств закаленных растений. Установление сущности соотношений между энергетическим уровнем, обменом веществ и коллоидно-химическими свойствами протоплаз-

мы должно войти в число ближайших задач изучения физиологии засухоустойчивости растений.

Таковы те теоретические предпосылки, которые позволяют рекомендовать метод предпосевного закаливания растений для практического использования. При очень сильных и продолжительных засухах он дает хотя в процентном отношении и высокую, но практически мало существенную прибавку урожая. Наибольшее практическое значение предпосевное закаливание имеет при умеренной или средней засухе, когда прибавка урожая реально особенно ощутима.

В селекционной работе должна быть использована способность закаленных растений передавать повышенную засухоустойчивость по наследству. Весьма рельефно это было показано на примере закаленного подсолнечника, который до трех поколений сохранял ряд свойств, обуславливающих высокую засухоустойчивость (П. А. Генкель и К. П. Марголина, 1954). До настоящего времени правильно поставленной селекцией на засухоустойчивость организовано не было. Для селекции пользовались материалом, о высокой засухоустойчивости которого судили на основе многолетней культуры в засушливых условиях. Мы полагаем, что, используя прямые лабораторные методы оценки засухоустойчивости (П. А. Генкель, 1956) как свойства растения выносить перегрев и обезвоживание, можно с большим успехом проводить отбор засухоустойчивых форм. Он даст, по нашим представлениям, еще лучшие результаты, если будет проводиться на фоне предпосевного закаливания, т. е. из закаленных растений с повышенной засухоустойчивостью. Закаливание позволяет использовать наибольший диапазон засухоустойчивости, возможный для данной популяции или сорта. Эффективными, как мы считаем, могут быть и подбор пар при скрещивании из закаленных растений и закаливание полученного гибридного материала. Отличаясь высокой пластичностью, этот материал способен дать весьма перспективные по засухоустойчивости формы. Одну из ближайших задач практического использования метода предпосевного закаливания мы усматриваем именно в применении его для селекционных целей.

Многолетние работы свидетельствуют, что предпосевное закаливание является способом повышения не только устойчивости, но и продуктивности растений в засушливых условиях и пригодно для использования как в неорошаемом, так и в орошаемом земледелии, где увеличение урожайности будет происходить за счет повышенной жароустойчивости закаленных растений.

\*

В проекте новой Программы КПСС, в той части, где дан научно обоснованный прогноз развития нашего сельского хозяйства в итоге мощного подъема его производительных сил, нарисована замечательная перспектива: «...Зависимость сельского хозяйства от природной стихии значительно уменьшится, а затем и сведется к минимуму». Эта грандиозная задача по плечу только народу, строящему коммунизм, и долг советских ученых — способствовать скорейшему ее решению.