

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Т. А. МАЛКИНА и В. А. БРИЛЛИАНТ

**К СРАВНИТЕЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ  
КСЕРОФИЛЬНЫХ И МЕЗОФИЛЬНЫХ ЛУГОВЫХ ЗЛАКОВ**

(Представлено академиком Н. А. Максимовым 6 V 1949)

Представление о ксерофитизме, строящееся в основном на экологической и морфолого-анатомической характеристике, еще не получило достаточно развернутого физиологического обоснования. Интересный материал, преимущественно, однако, биохимического направления, содержит работа И. Е. Знаменского (3), а также работа А. Н. Данилова (2), посвященная газообмену ксерофильных и мезофильных злаков.

Для лучшего выявления особенностей, присущих каждой группе растений, мы ставили их в условиях разной почвенной влажности — 70 и 25% от полной влагоемкости. Здесь мы приводим часть опытных данных, полученных для двух пар растений: 1) двух овсяниц — *Festuca sulcata* Hack. и *F. pratensis* Huds. и 2) келерии *Koeleria gracilis* Pers. и ежи *Dactylis glomerata* L. В каждой паре первый вид ксероморфен, второй — мезоморфен.

У опытных растений определялись: способность к фотосинтезу (при 3—4% CO<sub>2</sub>) и к дыханию (эвдиометрическим методом с последующим анализом газа прибором Половцева или, в большинстве опытов, Бонье и Манжен), содержание воды в листьях, водоудерживающая и водонасыщающая способность, накопление сухой массы и содержание углеводов в листьях.

Для опытов по газообмену отрезки листьев общей площадью 7—9 см<sup>2</sup>, укрепленные рядом на специальных рамочках, вдвигались все вместе в плоские эвдиометры. Экспозиция продолжалась большей частью 30 мин. (табл. 1, каждая цифра — средняя из двух параллельных опытов).

Таблица 1

Фотосинтез и дыхание ксерофитов и мезофитов в условиях разной влажности почвы (А — при 70% от полной влагоемкости, Б — при 25%, в мг CO<sub>2</sub> на 100 см<sup>2</sup> за 1 час)

Растения	Содержание воды в листьях		Фотосинтез				Дыхание					
	А	Б	А	Б	в % от Б в % от А	в % от мезофита		А	Б	в % от Б в % от А	в % от мезофита	
						А	Б				А	Б
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	81,1	78,8	13,1	13,6	104	100	100	2,4	2,9	121	100	100
<i>F. sulcata</i> . . . . .	77,3	69,0	7,0	4,4	63	53	32	1,4	1,3	93	58	45
<i>F. pratensis</i> . . . . .	78,1	—	12,0	—	—	100	—	2,1	—	—	100	—
<i>F. sulcata</i> . . . . .	72,1	—	9,2	—	—	77	—	1,5	—	—	71	—
» . . . . .	76,2	70,3	7,9	6,7	84	—	—	1,6	1,7	106	—	—
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	73,5	76,8	11,4	10,1	89	100	100	0,9	1,0	111	100	100
<i>Koeleria gracilis</i> . . . . .	77,8	74,9	18,4	12,4	67	161	123	2,3	1,9	83	256	190
<i>D. glomerata</i> . . . . .	74,5	74,3	10,6	10,0	94	100	100	0,9	1,1	122	100	100
<i>K. gracilis</i> . . . . .	78,5	76,3	16,7	10,0	60	158	100	2,3	1,4	61	256	127
<i>D. glomerata</i> . . . . .	77,8	71,5	14,2	9,6	68	100	100	1,1	1,0	91	100	100
<i>K. gracilis</i> . . . . .	78,8	75,6	15,9	10,7	67	112	111	2,1	1,3	62	191	130

На основании данных табл. 1 надо отметить прежде всего, что у рассматриваемых двух пар растений различия фотосинтетической способности между ксерофитом и мезофитом неодинаковы. Тогда как у *Festuca sulcata* интенсивность фотосинтеза, а также интенсивность дыхания определенно снижена по сравнению с *F. pratensis*, во второй паре фотосинтез и дыхание ксерофита всегда выше, чем у мезофита. Однако на снижение влажности почвы оба ксерофита реагируют, как правило, с большим снижением фотосинтетической способности, чем мезофиты. Если сопоставить различия фотосинтеза с различиями содержания воды в листьях, то оказывается, что меньшей величине фотосинтеза у *F. sulcata* по сравнению с *F. pratensis* отвечает меньшее содержание воды в листьях и, наоборот, больший показатель фотосинтеза у келерии по сравнению с ежей связан с повышенным количеством воды в листьях первого.

В особой серии опытов полив растения в вегетационных сосудах с 70% влажности почвы прекращался до подвядания растений, на что у мезофитов требовалось 12—21 день, а у ксерофитов 24—34 дня. Дело в том, что первые значительно быстрее теряли воду, хотя ряд определенных водоудерживающей способности отдельных листьев показал меньшую ее величину у ксерофитов. Зато опыты с выдерживанием срезанных листьев в течение 20 час. на воде обнаружили значительно большую (иногда в 5—10 раз) водонасасывающую способность обоих ксерофитов по сравнению с мезофитами.

В табл. 2 приведены данные по изменению фотосинтеза и дыхания подвядших растений. Контрольные растения все время поливались до постоянного веса.

Таблица 2

Фотосинтез и дыхание ксерофитов и мезофитов после прекращения полива (в мг  $\text{CO}_2$  на  $100 \text{ см}^2$  за 1 час)

Растения	Число дней без полива	Потеря воды в % от контр-роля	Фотосинтез			Дыхание		
			опыт	контр-роль	опыт в % от контр.	опыт	контр-роль	опыт в % от контр.
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	12	1	12,2	15,4	79	1,8	2,6	69
» . . . . .	14	6	9,1	12,0	76	1,7	2,1	81
» . . . . .	18	9—12	7,8	13,9	56	1,9	2,7	70
<i>F. sulcata</i> . . . . .	24	5	5,1	6,8	75	1,1	1,3	85
» . . . . .	28	13—17	4,3	6,4	68	1,1	1,4	79
» . . . . .	30	25	5,0	9,2	54	1,2	1,5	80
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	19	15	3,4	8,4	40	1,3	0,9	144
» . . . . .	18	19	6,9	12,2	57	1,2	1,1	109
<i>Koeleria gracilis</i> . . . . .	24	2	11,7	13,8	85	2,1	1,9	111
» . . . . .	24	4	10,9	13,8	79	2,2	1,9	116
» . . . . .	34	18	8,0	13,6	59	1,9	2,0	95

Данные табл. 2 показывают, что при небольшой потере воды (5—6%) уменьшение величины фотосинтеза у обоих видов овсяницы одинаково, тогда как при сильном обезвоживании сказывается различие в пользу ксерофита, у которого фотосинтез при потере 25% воды от сырого веса снижается в такой же степени, как у мезофита при потере 9—12%. Такое же явление, хотя и слабее выраженное, наблюдается у овсяниц и по отношению к дыханию. Что касается келерии и ежи, то у них снижение фотосинтеза при одинаковой потере воды (18—19%) было одинаково, а дыхание, особенно у ежи, реагировало на обезвоживание листьев повышением интенсивности.

После прекращения искусственной засухи и возобновления полива через 2—6 дней у части растений еще раз была определена интенсивность газообмена. Контролем снова служили растения, не испытывавшие засухи (табл. 3).

Таблица 3

Фотосинтез и дыхание опытных растений после возобновления полива (в % от контроля)

Растения	Содержание воды в % от контроля	Фотосинтез	Дыхание
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	104	86	97
<i>F. sulcata</i> . . . . .	99	89	93
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	101	83	79
<i>Koeleria gracilis</i> . . . . .	93	110	114

Из табл. 3 видно, что оба вида овсяницы полностью восстановили водный запас в листьях, но фотосинтез у них остался сниженным на 11—14%, тогда как келерия, в противоположность еже, сохранила несколько пониженное содержание воды, превысив в то же время на 10% фотосинтез контрольного растения. Аналогичное соотношение можно отметить и по величине дыхания.

Наряду с подвяданием укорененных растений производилось также подсушивание срезанных листьев.

Таблица 4

Фотосинтез и дыхание опытных растений при подсушивании листовой ткани (в мг CO<sub>2</sub> на 100 см<sup>2</sup> за 1 час)

Растения	Потеря воды в % от сырого веса	Фотосинтез			Дыхание		
		опыт	контроль	опыт в % от контр.	опы	конт-роль	опыт в % от контр.
<i>Festuca pratensis</i> . . . . .	21,6	5,8	13,4	43	1,4	1,9	74
» » . . . . .	24,7	4,8		36	1,1		58
» » . . . . .	28,8	1,0	11,3	9	0,6	1,5	40
<i>F. sulcata</i> . . . . .	19,0	5,1	7,6	67	1,3	1,7	77
» » . . . . .	21,7	4,1	6,9	60	1,4	1,3	108
<i>Dactylis glomerata</i> . . . . .	11,5	6,0	9,8	61	1,7	2,0	85
» » . . . . .	18,4	7,4	15,1	49	1,5	1,8	83
» » . . . . .	19,8	5,2	14,5	36	1,5	1,8	82
<i>Koeleria gracilis</i> . . . . .	15,0	13,2	14,5	91	3,1	2,6	120
» » . . . . .	16,2	9,6	9,0	106	2,9	3,0	97

Цифры, приведенные в табл. 4, показывают, что у обоих ксерофитов как фотосинтез, так и дыхание отзываются на потерю воды меньшим снижением интенсивности, чем у мезофитов, а в отдельных случаях обнаруживают даже небольшое повышение.

Сопоставляя данные по газообмену в разных сериях опытов, мы приходим к заключению, что его реакция на условия водного режима у двух пар взятых объектов не всегда одинакова, а в некоторых случаях и противоположна. Общей чертой фотосинтеза ксерофитов является только меньшее по сравнению с мезофитом снижение последнего под влиянием прямого обезвоживания срезанных листьев.

Характер углеводного обмена у изучавшихся нами объектов также различен. Отметим здесь только, что при понижении почвенной влажности количество моноз повышается у обоих ксерофитов в более сильной степени, чем у мезофитов.

Если же сравнить накопление сухой массы вегетативных частей у опытных растений, то оказывается, что оно не только снижается у обоих ксерофитов вместе со снижением влажности почвы, как это давно известно (4), но снижается значительно сильнее, чем у мезофитов, особенно у келерии (рис. 1).

Таким образом, если по отдельным признакам и наблюдалась известная приспособленность изучавшихся нами ксероморфных растений к засушливым условиям, то в отношении накопления сухой массы такая приспособленность в наших опытах полностью отсутствовала. Этому отвечает и большее, как правило, понижение фотосинтетической

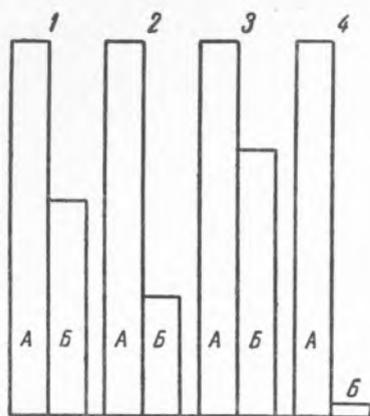


Рис. 1. Сухой вес надземных частей опытных растений. 1 — *Festuca pratensis*, 2 — *F. sulcata*, 3 — *Dactylis*, 4 — *Koeleria*. А — при влажности почвы 70% (принято за единицу), Б — при влажности почвы 25%

способности у ксерофильных форм при выращивании их на низкой влажности почвы (табл. 1), несмотря на меньшее снижение у них фотосинтеза под влиянием подвядания растений и под влиянием подсушивания отрезанного листа (табл. 2 и 4). Вероятно, отмеченные выше физиологические преимущества, сопряженные с ксероморфизмом, сказываются только в условиях резкого обезвоживания тканей, тогда как водоснабжение растений, росших при 25% влажности почвы, было все же достаточным для поддержания их водного баланса.

Следует отметить, что аналогичное превосходство мезофитов наблюдается также в полевых условиях: по сообщению А. П. Шенникова, посевы обыкновенных мезофильных луговых трав, сделанные на сухой грядке, заросшей ксерофильным типчаком, после ее перепашки дают значительно большую массу, чем та, которую давал ксерофит.

Во всяком случае и работоспособность листьев, и рост растений, и накопление сухой массы у наших объектов с ксероморфной структурой снижались при уменьшении влажности почвы сильнее, чем у мезоморфных видов.

В качестве второго вывода из полученных данных следует отметить, что, подобно тому как разные растения достигают засухоустойчивости очень разнообразными средствами (4, 5, 1), сравнительно узко ограниченная группа ксероморфных луговых злаков при наличии отчетливых особенностей по отдельным показателям в целом также не укладывается в рамки одинаковой физиологической оценки. Это подтверждается и нашими данными, относящимися к видам тимофеевки и костра. Повидимому, различия между ксерофитами и близкими к ним систематическими мезофитами также могут осуществляться разными путями, в соответствии с условиями среды и с исторически сложившимися особенностями отдельных видов.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова  
Академии наук СССР

Поступило  
15 IV 1949

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- 1 П. А. Генкель, Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения, 1946.  
2 А. Н. Данилов, Тр. Бот. ин-та, сер. IV, экспер. бот., 6, 74 (1948). 3 И. Е. Знаменский, там же, 6, 93 (1948). 4 Н. А. Максимов, Физиологические основы засухоустойчивости, Л., 1946. 5 Н. А. Максимов, Развитие учения о водном режиме и засухоустойчивости растений от Тимирязева до наших дней, Тимирязевск. чтения, IV, 1944.