

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Е. И. РАТНЕР

**К ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ СОЛЕВОГО  
ЭФФЕКТА У ГАЛОФИТОВ И ГЛИКОФИТОВ**

(Представлено академиком А. И. Опарным 20 XI 1952)

Повышенное поглощение солей растениями на засоленных почвах связано с проявлением ряда специфических признаков, среди которых одним из наиболее распространенных является мясистость (суккулентность) тканей как результат повышенного содержания в них воды и усиленного разрастания клеток. В наиболее резкой степени признак суккулентности развит у мясистых солянок, весьма совершенно приспособленных к произрастанию на засоленных почвах. Однако и в случае гликофитов, особенно тех из них, которые в своем филогенезе связаны с засоленными местообитаниями и могут быть названы факультативными галофитами, развитие суккулентности, как и ряда других свойственных галофитам признаков, при повышенном содержании солей в почве выражено также достаточно ярко. Из числа культурных растений это относится прежде всего к свекле, в частности к сахарной свекле, а также к хлопчатнику, который, по мнению некоторых исследователей (<sup>1</sup>, <sup>2</sup>), может быть также отнесен к числу факультативных галофитов.

Это обстоятельство дало основание ряду авторов (<sup>3-5</sup>, <sup>10</sup>, <sup>12</sup>) развить представление о наличии общих черт в процессе адаптации к засолению почвы как галофитов, так и гликофитов. При всей правильности этого положения, обоснованного к настоящему времени большим фактическим материалом, следует, однако, отметить, что в интересах более глубокого познания особенностей произрастания растений на засоленных почвах представлялось бы необходимым, наряду с чертами сходства в реакции галофитов и гликофитов на засоление почвы, возможно полнее выявить также и наиболее существенные черты отличия между ними, что имело бы большое значение для научного обоснования методов и объектов культуры на засоленных почвах.

Настоящее краткое сообщение и имеет целью на примере опытов с типичной мясистой солянкой-сведой (*Suaeda corniculata*) и сахарной свеклой вскрыть некоторые из этих отличий и, в частности, осветить особенности отношения этих растений к двум часто перекрещивающимся почвенным факторам — засоленности почвы (содержание избытка легко растворимых солей) и солонцеватости ее (содержание повышенных количеств натрия среди обменных катионов).

Опыты проводились в песчаных культурах с питательной смесью Прянишникова, в которой хлористый калий заменен был серноокислым. На фоне этой питательной смеси в сосуды, вмещавшие по 4 кг песка, добавлялось еще по 48 мэкв. катионов калия, кальция, натрия или маг-

Таблица 1

Внесено в песок	Содерж. в растении воды в % от сыр. веса		Сухой вес растений				Содерж. в растении хлора в % на сух. в-во		Содерж. в растении калия в % на сух. в-во		Отнош. щелочных катионов к щелочно-земельным		Содерж. органич. кислот в мэкв. на 100 г сух. в-ва	
	свекла	сведа	свекла		сведа		свекла	сведа	свекла	сведа	свекла	сведа	свекла	сведа
			в г на сосуд	в % от кон-троля	в г на сосуд	в % от кон-троля								
	свекла	сведа	в г на сосуд	в % от кон-троля	в г на сосуд	в % от кон-троля	свекла	сведа	свекла	сведа	свекла	сведа	свекла	сведа
1	90,34	85,31	2,14	100	2,58	100	0,25	0,73	1,76	0,40	0,78	39,2	102,0	
2	90,36	88,64	2,46	115	3,26	127	4,65	7,32	3,51	0,46	0,51	26,0	91,4	
3	90,21	88,62	2,64	123	3,52	137	6,09	9,29	0,83	0,28	0,28	18,0	87,0	
4	92,09	87,77	2,56	120	4,45	161	3,94	9,01	0,98	1,46	3,17	20,0	90,0	
5	92,19	88,21	2,52	118	4,35	168	4,39	7,64	0,64	1,76	2,37	17,2	83,0	
6	90,54	84,67	2,87	134	2,83	110	0,54	0,94	1,91	0,40	0,40	60,0	164,0	
7	90,47	82,97	2,74	128	2,96	115	0,43	0,74	0,87	0,24	Не опреде-	75,2	144,8	
8	91,55	85,25	2,87	134	1,88	73	0,25	0,80	0,69	1,47	1,47	63,2	137,8	
9	91,36	83,62	2,39	112	1,69	65	0,46	0,87	0,36	1,77	1,77	55,2	124,0	

ния. Названные катионы внеслись в одном случае в виде хлористых солей, а в другом — в адсорбционно-связанном состоянии на черноземной почве, в которой искусственно создавался указанный в табл. 1 состав обменных катионов при pH 6,8—7,0 методом, уже описанным ранее (6).

В наших предыдущих сообщениях (6, 7) было показано, что и сведа и свекла обильно поглощают добавочные внесенные катионы как из солевого раствора, так и из находящихся в адсорбционно-связанном состоянии в почве. Существенной разницей является только то, что в случае солевого раствора, наряду с катионами, в растения обильно поступает также и хлор-ион, во втором же случае поступившие в растения катионы связываются в значительной своей части органическими кислотами, усиленно продуцируемыми в клетках при поглощении растением катионов из адсорбционно-связанного состояния (7, 8).

В табл. 1 приводятся результаты учета содержания воды в опытных растениях, убранных в 39-дневном возрасте, а также сухого веса растений, содержания в них хлора, кальция, суммы органических кислот (по методу Шмука) и отношения щелочных катионов (K + Na) к щелочно-земельным (Mg + Ca) при расчете на миллиэквиваленты.

Результаты опыта подтверждают сделанное ранее наблюдение (7), что селективность солянок, в данном случае сведа, определяется в основном усиленным поступлением в нее хлора, вне зависимости от рода катиона, с которым хлор поступает в растение. Повышенное же поступление тех же катионов

из адсорбционно-связанного состояния, с последующей внутриклеточной нейтрализацией их за счет, главным образом, усиленного образования органических кислот, не ведет к повышенному содержанию воды в растениях и к проявлению суккулентности.

Совершенно иное отмечается у сахарной свеклы. У этого растения повышенное содержание воды, связанное с проявлением признака суккулентности, обнаруживает зависимость не от поступления хлора, а от усиленного поступления в растения щелочных катионов, независимо от того, поступают ли они из солевого раствора или из адсорбционно-связанного состояния в почве (см. в табл. 1 отношение щелочных катионов к щелочно-земельным). Лишь в сочетании со щелочными катионами хлор-ион оказывает также некоторое добавочное положительное действие на содержание воды в листьях свеклы.

Данные табл. 1 по учету веса растений подтверждают также ранее сделанные выводы (7) о коренных различиях в реакции сведы и сахарной свеклы на засоленность и солонцеватость почвы. В то время как умеренное засоление корнеобитаемой среды хлоридами, в особенности хлористым натрием, способствовало более мощному развитию солянки, соответственно ее повышенной потребности в солях, в частности в хлоридах, как одного из условий ее жизни (9, 7, 10), обогащение почвы натрием (в меньшей мере калием) в адсорбционно-связанном состоянии привело не только к устранению у сведы суккулентности, но и к резкому угнетению роста растений, продукции ими органического вещества. Между тем, в случае сахарной свеклы даже столь высокое насыщение почвы натрием (на 50% от ее емкости обмена) оказалось в условиях опыта практически безвредным, а при меньшем насыщении — весьма полезным (7).

Причина столь резких различий в реакции сведы и сахарной свеклы на солонцеватость почвы лежит в различной степени кальциефильности этих растений. Снижение степени насыщенности коллоидного комплекса почвы кальцием за счет замещения его другими катионами ведет к подавлению доступности этого кальция для растений. Из всех встречающихся обычно в почве обменных катионов это свойство подавлять доступность растениям обменного кальция почвы наиболее резко выражена у натрия как сопутствующего кальцию обменного катиона. Закономерность эта, многократно нами констатированная (6), подтверждается и данными табл. 1, из которой видно, что и для сведы, и для свеклы влияние сопутствующих обменных катионов на подавление доступности растениям обменного кальция почвы возрастает в ряду  $Mg < K < Na$ . При этом обогащение почвы обменным натрием (в меньшей мере обменным калием) ведет к подавлению доступности растениям не только обменного кальция, содержащегося в почве, но также и того кальция, который содержался в смеси Прянишникова, вследствие его связывания почвой. Это вытекает из сравнения данных по содержанию кальция в растениях по NaCl (5-й вариант) и по Na — Ca-почве (9-й вариант).

Таким образом, значительное насыщение коллоидного комплекса почвы натрием ведет к голоданию растений в отношении кальция, выраженному тем резче, чем выше степень замещения в почве обменного кальция на натрий. Между тем, данные табл. 1 вновь подтверждают сделанные нами ранее выводы (7) о сравнительно высокой кальциефильности галофитов, в частности сведы при сравнении ее в данном случае с сахарной свеклой.

Уже данные по содержанию кальция в контрольных растениях говорят о более интенсивном поглощении этого катиона из питательной смеси Прянишникова растениями сведы по сравнению с сахарной свеклой. При добавлении в песок почвы, полностью насыщенной кальцием (6-й вариант), содержание этого катиона в растениях сведы повысилось еще на 40%, оставшись почти без изменения в сахарной свекле. Точно

так же и на внесение в среду кальция в виде раствора  $\text{CaCl}_2$  (2-й вариант) сведа отвечает более усиленным поглощением его, чем сахарная свекла. Наоборот, при засолении среды раствором  $\text{NaCl}$  (5-й вариант) поглощение кальция сахарной свеклой падает почти в 3 раза, между тем как у сведы удерживается на более высоком уровне (уменьшение в 2 раза). Все это говорит о более высокой кальциефильности сведы в сравнении с сахарной свеклой, а это делает понятным различное отношение этих растений к солонцеватости почвы, приводящей к резкому ухудшению условий питания растений кальцием.

Несомненно, что в ряду причин, обуславливающих выпадение солянок на опресненных солонцах, нарушение питания кальцием, наряду с ухудшением водного режима почвы (<sup>11</sup>, <sup>12</sup>), должно иметь ведущее значение. Вместе с тем, наличие некоторой засоленности субстрата хлоридами должно быть признано одним из условий жизни галофита, определяющим, наряду со способностью приспособления к высокой концентрации солей (<sup>12</sup>) в почве, само понятие о галофите. Что же касается сахарной свеклы, то ее положительная реакция на замещение некоторой небольшой части обменного кальция почвы натрием согласуется с неоднократно установленными фактами, говорящими о потребности этого растения в натрии (доказанное преимущество для свеклы натронной селитры перед кальциевой, возможность частичной замены калия натрием в удобрениях, положительное действие поваренной соли в ряде опытов и т. д. (<sup>13</sup>)).

Таким образом, изложенные данные, в добавление к ранее опубликованным, позволяют говорить не только о чертах сходства, но и о весьма существенных чертах отличия в проявлении солевого эффекта у галофитов и у гликофитов. С практической точки зрения важно подчеркнуть то обстоятельство, что у сахарной свеклы и, повидимому, у всех видов свеклы мы имеем, хотя и менее резко выраженный, но более универсальный тип приспособления к почвенному фактору, чем в случае типичного галофита — сведы, так как сахарная свекла, в отличие от сведы, обнаруживая потребность в катионе натрия как одном из условий жизни, при сравнительно пониженной потребности в кальции, приспособлена к произрастанию как в условиях некоторой засоленности, так и некоторой солонцеватости почвы. Между тем как сведа и, повидимому, другие мясистые солянки, обнаруживая повышенную потребность в воднорастворимых солях, в основном в хлоридах, а также повышенную потребность в кальции, отличаются резко пониженной солонцестойчивостью при весьма высокой солеустойчивости.

Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева  
Академии наук СССР

Поступило  
20 XI 1952

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> W. L. Balls, Proc. Cambr. Phil. Soc. (1917). <sup>2</sup> В. А. Новиков, Изв. АН СССР, сер. биол., № 6 (1943). <sup>3</sup> В. А. Бурьгин, Изв. АН Уз.ССР, № 3 (1948), <sup>4</sup> С. Ю. Рожановский, там же, № 3 (1948). <sup>5</sup> А. С. Ионесова, там же, № 3 (1948). <sup>6</sup> Е. И. Ратнер, Минеральное питание растений и поглощательная способность почв, М., 1950. <sup>7</sup> Е. И. Ратнер, Т. А. Акимочкина, Изв. АН СССР, сер. биол., № 3 (1949). <sup>8</sup> Е. И. Ратнер, Т. А. Акимочкина, ДАН, 77, № 6 (1951). <sup>9</sup> Б. А. Келлер, Природа и сельск. х-во засушливых областей СССР, № 1—2 (1927). Тр. лабор. эвол. экол. растен. Моск. ботан. сада АН СССР, 1 (1940); Докл. ВАСХНИЛ, в. 10 (1944). <sup>10</sup> А. А. Шахов, Сборн. Растение и среда, 2, 1950. <sup>11</sup> П. А. Генкель, А. А. Шахов, Бот. журн. СССР, 30, № 4 (1945). <sup>12</sup> П. А. Генкель, Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения, 1946; Пробл. бот., в. 1 (1950). <sup>13</sup> Д. Н. Прянишников, Агрохимия, 1940.