

В. О. КАЗАРЯН, М. Г. ГЕЗАЛЯН

ОБ ОВОДНЕННОСТИ НЕИЗОЛИРОВАННЫХ ЛИСТЬЕВ И МЕТОДЕ ЕЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Известно, что нормальная жизнедеятельность высших растений осуществляется функциональной корреляцией между различными частями и органами. При этом из указанных взаимосвязей решающей является корреляция между листьями и корнями как органами, воспринимающими трофические факторы среды [8]. В последнее время даже старение рассматривается как онтогенетическое затухание функциональной корреляции между указанными органами [8]. С этой точки зрения водный режим растений следует также связать с активностью корреляционных взаимоотношений корней и листьев, пытаясь исследовать этот аспект жизнедеятельности не в изолированных, как это делалось до сих пор, а в несрезанных листьях.

В настоящее время существует ряд методов определения транспирации несрезанных листьев и целостного растения [2, 11, 12, 15, 17, 19, 20, 22, 24]. Однако для выявления особенностей водного режима изолированных листьев необходимо установить степень их оводненности, водный дефицит и ход его восполнения [1, 7, 14, 16, 23].

С целью определения содержания воды в листьях сконструировано несколько приборов [3, 13, 18, 21], которые, однако, не позволяют производить непрерывные наблюдения за динамикой оводненности изолированных листьев, особенно в полевых условиях. Исходя из этого, нами разработан новый метод исследования оводненности изолированных листьев, основанный на измерении их диэлектрической проницаемости (ДП) как легко регистрируемого показателя, характеризующего содержание воды в изучаемом объекте.

Общая ДП листьев, как известно, представляет сложную функцию от ДП отдельных составляющих их тканей, и в общем виде ее можно выразить следующим образом:

$$\varepsilon = \sum_{i=1}^n \varepsilon_i,$$

где ε_i —ДП каждой из упомянутых составляющих. Для биологических объектов n представляет значительно большое число, так как в состав последних входят как вода, так и разнообразные минеральные вещества и органические соединения. Кроме того, величины ε_i и n в связи с изменениями количества и состава указанных компонентов в листьях непрерывно меняются. Несмотря на все это, можно использовать ДП листьев для характеристики оводненности последних, так как ДП свобод-

ной воды равна 81, связанной—2, 2, а ДП всех других клеточных ингредиентов не превышает 5. Следует учитывать также, что сухое вещество листьев составляет небольшую часть их сырого веса. В данном случае ДП листьев обусловлена в основном содержанием свободной воды, и всякое ее изменение, естественно, следует приписать изменению этой фракции воды.

В нормальных условиях произрастания растений листья непрерывно транспирируют основную массу поглощенной корнями воды. При этом развивается большая сосущая сила, являющаяся основным фактором, обуславливающим восходящий ток воды в растениях. Указанный ток хотя резко ослабляется в ночные часы, но полностью не прекращается. В результате листья насыщаются водой, и к утру водный дефицит доходит до минимума [1, 14, 16]. Если устранить транспирацию в дневные часы, то естественно ожидать, что содержание воды в листьях должно увеличиваться до определенного предела, т. е. до равновесного состояния.

Подобное состояние оводненности обусловлено величиной суммарного водопоглотительного потенциала корней и листьев с одной стороны, сопротивлением проводящих систем и конкурирующей водопоглотительной способностью всех листьев растений—с другой.

Для измерения ДП неизолированных листьев нами сконструирован электронный прибор [4], позволяющий проводить исследования как в лабораторных, так и полевых условиях. С этой целью лист помещается в герметически закрывающийся с «воздушной подушкой» специальный датчик, где предотвращается транспирация. Прибор питается от 6-вольтового аккумулятора, что создает определенные трудности для транспортировки. Он содержит нагревающийся элемент (электронная лампа в генераторной части) и довольно сложный блок питания. Прибор необходимо включить за полчаса до начала опыта. С целью устранения этих недостатков и его усовершенствования мы сконструировали полупроводниковый вариант (рис. 1). Принцип работы нового варианта не изменен, но в отличие от первого электронная лампа в генераторной части заменена транзистором типа П411А. Благодаря этому устранена необходимость применения блока питания. Значительно изменена также электрическая схема блока измерителя, в отличие от предыдущего в новом варианте имеется переключатель диапазонов измерений. Вся генераторная часть прибора смонтирована на обкладке датчика-конденсатора, в результате чего влияние солнечной радиации на работу прибора сведено до минимума.

Новый вариант прибора отличается также тем, что воздушная подушка, применяемая для предотвращения транспирации, заменена поролоновой губкой с латексовой пленкой.

Связь датчика с блоками измерителя и питания, а также регистрирующего устройства с прибором осуществляется двужильным шнуром. Это дает возможность измерения ДП проводить в различных условиях и на любом расстоянии датчика от остальных частей прибора. Максималь-



но потребляемый генератором ток не превышает 6 ма, что позволяет использовать малогабаритные батареи сухих элементов с общим напряжением 13 ± 1 в. Элементы типа 1,6 ФМЦ—3,2 обеспечивают стабильную работу прибора в течение одного вегетационного сезона. Резко сокращены общие габариты прибора, в связи с чем повысилась транспортабельность. Наконец, имеется возможность непосредственной автоматической записи результатов измерений. На рис. 2 приведен общий вид прибора в действии.

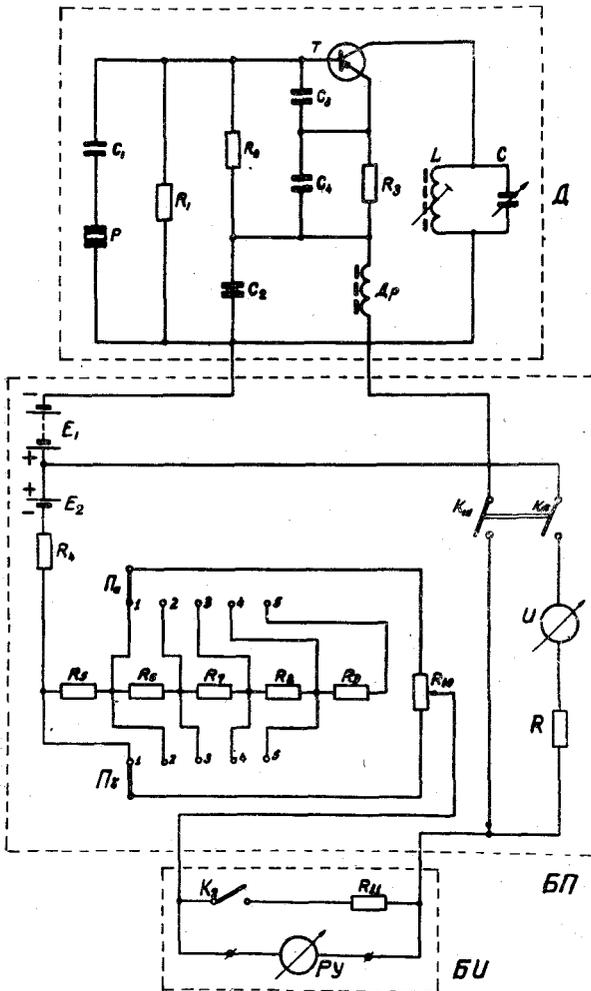


Рис. 1. Электрическая схема прибора. Д — датчик; БП — блок питания; БИ — блок измерителя.

Перед проведением измерений подбирается кассета датчика в соответствии с определенным диапазоном поверхности листьев. Далее, тумблером K_1 (рис. 1, 2) включается питание и катушкой переменной индуктивности КПИ устанавливается резонансный режим. При этом индикатор резонанса (ИР) показывает минимальный ток. Спустя 10 мин. катушкой переменной индуктивности расстраивается контур в цепи кол-

лектора в сторону высоких частот (увеличивается ток по индикатору ИР) с тем расчетом, чтобы увеличение емкости датчика-конденсатора (Д) введением в него листа не срывало генерацию колебаний в контуре LC (рис. 1). Затем лист вводится в датчик (Д) и катушкой переменной индуктивности (КПИ) устанавливается минимальный ток по индикатору (ИР). После этого контур (LC) рассматривается в сторону высоких частот с тем расчетом, чтобы при максимальном количестве воды в листьях не наступил пик резонанса, и рабочая точка на частотной характеристике эмиттерного тока находилась в непосредственной близости от точки минимального тока. С помощью переключателей (Π_1 и Π_2) производится грубое уравнивание напряжений, а затем тумблером (K_3) снимается шунт (резистор R_{11}), резистором переменного сопротивления (R_{10}) устанавливается нулевой уровень регистрирующего устройства (РУ) и немедленно производится запись результатов. После введения листа в датчик. вся процедура длится 20—25 сек. Поэтому, с целью соблюдения идентичных условий при повторных измерениях, запись целесообразно начинать спустя 30 сек. после помещения листа в датчик.

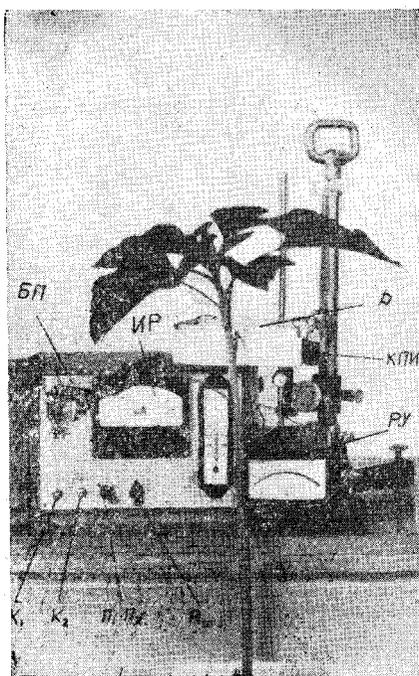


Рис. 2. Общий вид прибора в действии. Д — датчик; БП — блок питания; ИР — индикатор резонанса; КПИ — катушка переменной индуктивности; РУ — регистрирующее устройство; K_1 — выключатель питания; K_2 — выключатель шунта; Π_1, Π_2 — переключатель уровней; R_{10} — регулятор установки нуля.

Благодаря использованию незначительного участка частотной характеристики эмиттерного тока (рис. 3), показания прибора прямо про-

Биологический журнал Армении, XXI, № 9—2

порциональны содержанию воды в листе. Об этом свидетельствует результат измерений содержания воды в специальных контейнерах (табл. 1).

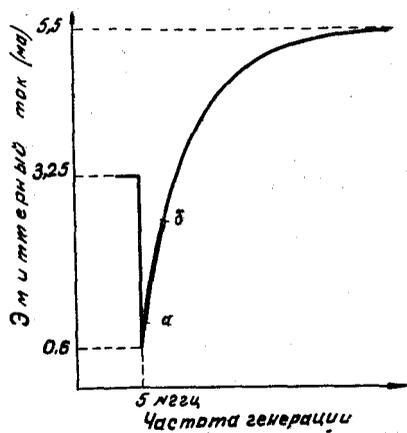


Рис. 3. Частотная характеристика эмиттерного тока. аб — рабочий участок.

Таблица I
Диэлектрическая проницаемость контейнеров в зависимости от содержания воды в них

Параметры	Содержание воды в мг				
	5	10	15	20	среднее
Общая ДП	$20,39 \pm 1,41$	$43,89 \pm 1,88$	$66,44 \pm 2,94$	$92,89 \pm 3,99$	—
ДП 1 мг воды	$4,08 \pm 0,28$	$4,39 \pm 0,19$	$4,42 \pm 0,19$	$4,59 \pm 0,18$	$4,35 \pm 0,14$
Количество воды (мг) на единицу ДП	$0,235 \pm 0,013$	$0,234 \pm 0,011$	$0,228 \pm 0,010$	$0,228 \pm 0,009$	$0,232 \pm 0,002$

С помощью разработанного нами метода показано, что листья не всегда способны полностью насыщаться водой. Во многих случаях, особенно в условиях сухого и жаркого климата, они восполняют свой дефицит лишь частично до определенного равновесного состояния, в основном обусловленного функциональной корреляцией между различными органами [9]. Если после этого изолировать лист и срезанными концами погружать в воду, может полностью исчезнуть имеющийся водный дефицит. Чтобы разграничить водный дефицит несрезанных и изолированных листьев, мы первый назвали «естественным водным дефицитом», который восполняется при предотвращении транспирации, второй — «истинным водным дефицитом». Последний соответствует недостатку воды, который восполняется в срезанных и погруженных черешках в воду листьев до полного насыщения. Основная часть естественного водного дефицита восполняется в течение нескольких минут, затем устанавливается равновесное состояние в связи с нормальной транспирационной деятельностью остальных листьев.

Результаты определений естественного водного дефицита и скорости его восполнения в листьях гречихи в зависимости от прохождения различных фаз онтогенетического развития приведены на рис. 4. Аналогичная картина наблюдается также у листьев других растений (подсолнечник, дурнишник и др.).

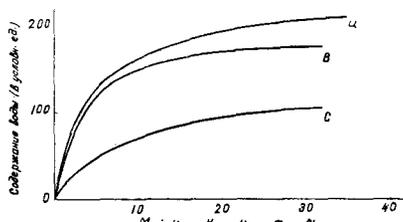


Рис. 4. Оводненность листьев гречихи, находящейся в фазах: В — вегетации; Ц — цветения и С — созревания семян.

Приведенная кривая показывает, что уровень естественного водного дефицита достигает своего максимума в фазе цветения, а минимума — в фазе созревания семян. Скорость накопления воды в листьях также выше всего в фазе цветения и меньше — в период созревания семян. Дело в том, что в фазе генеративного развития повышается интенсивность основных процессов жизнедеятельности [1, 5—8, 11, 16]. Показано, что в фазе генеративного развития однолетних растений усиливается функциональная связь между листьями и корнями, в связи с чем ускоряется накопление воды в листьях при искусственном исключении транспирации. Аналогичная картина выявлена и в опытах с целым рядом других растений.

В ы в о д ы

1. Предложен полупроводниковый прибор для исследования динамики оводненности несрезанных листьев, который обладает высокой транспортабельностью, экономичностью, незначительным дрейфом и др. и позволяет быстро и с большой чувствительностью регистрировать изменения оводненности неизолированных листьев в полевых условиях.

2. С помощью описанного устройства обнаружено, что неизолированные листья неспособны полностью восполнять свой водный дефицит. При минимальной интенсивности транспирации они восполняют лишь часть последнего, названную нами естественным водным дефицитом.

4. Естественный водный дефицит неизолированных листьев и скорость его восполнения отражают физиологическое состояние как самих листьев, так и целостного растения. Высокий уровень естественного водного дефицита и большая скорость его восполнения свидетельствуют о повышенной физиологической активности листьев.

5. В связи с усилением функциональной связи между листьями и корневой системой в фазе цветения нарастает величина естественного водного дефицита и скорость его восполнения.

Վ. Հ. ՂԱԶԱՐՅԱՆ, Մ. Գ. ԳՅՈՋԱԼՅԱՆ

ՉՄԵԿՈՒՄԱՅՎԱԾ ՏԵՐԵՎՆԵՐԻ ԶՐԱՊԱՐՈՒՆԱԿՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ԱՅՆ
ՈՐՈՇԵԼՈՒ ԵՂԱՆՄԱԿԻ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ու մ

Նորմալ գործող բույսերի ջրային ռեժիմի ուսումնասիրության հիմնական դժվարություններից մեկը, ինչպես հայտնի է, համապատասխան եղանակների բացակայությունն է: Զրապարունակության կամ ջրային պակասի ուսումնասիրման գոյություն ունեցող եղանակները կիրառելի են, հիմնականում, անջատված օրգանների համար, որոնցում արդեն փոփոխված է ջրային ռեժիմի իրական վիճակը բույսերից մեկուսացնելուց հետո:

Զմեկուսացված տերևների ջրապարունակությունն ուսումնասիրելու նպատակով մշակել ենք նոր եղանակ, որը հիմնված է նրանց դիէլեկտրիկ թափանցելիության որոշման վրա և որը բնութագրում է ջրի պարունակությունը հետազոտվող առարկայի մեջ:

Այս եղանակի օգնությամբ ցույց է տրված, որ տերևները ջրով լրիվ հագնալու ընդունակ են ոչ միշտ: Մեծ մասամբ, հիմնականում չոր կլիմայական պայմաններում, նրանք հագնում են միայն մասնակիորեն՝ մինչև որոշ հավասարակշիռ մի վիճակ: Որպեսզի տարբերենք շմեկուսացված և մեկուսացված տերևների ջրային պակասը միմյանցից, առաջինն անվանել ենք «ջրի բնական պակաս», որ լրանում է գոլորշիացումը կասեցնելուց հետո, իսկ երկրորդը՝ «ջրի իսկական պակաս»: Վերջինս համապատասխանում է ջրի այն պակասին, որ լրանում է ջրի մեջ խորասուղված կոթունով բույսից մեկուսացված տերևներում մինչև լրիվ հագնալը:

Կատարված փորձերի արդյունքները մեզ բերում են հետևյալ հիմնական եզրակացություններին.

1. Առաջարկված է շմեկուսացված տերևների ջրապարունակության դինամիկայի ուսումնասիրման համար կիսահաղորդչային մի գործիք, որն օժտված է մեծ փոխադրելիությամբ, ցուցմունքի աննշան սահքով և այլն:

2. Գործիքը թույլ է տալիս դաշտային պայմաններում արագորեն և մեծ ճշտությամբ որոշելու շմեկուսացված տերևների ջրապարունակության փոփոխությունը:

3. Նկարագրված գործիքի միջոցով բացահայտված է, որ տերևները տաք ու չորային պայմաններում ընդունակ չեն լրիվ հագեցնելու ջրի իրենց պակասը: Տրանսպիրացիայի նվազագույն ինտենսիվության դեպքում նրանք լրացնում են ջրի պակասի միայն մի մասը, որն անվանել ենք «ջրի բնական պակաս»:

4. Զմեկուսացված տերևների ջրի բնական պակասը և նրա հագեցման արագությունը արտահայտում են ինչպես տերևների, այնպես էլ ամբողջական բույսի բնախոտական վիճակը: Զրի բնական պակասի բարձր մակարդակը և նրա հագեցման մեծ արագությունը վկայում են տերևների բնախոտական բարձր կենսագործունեության մասին:

5. Ծաղկման փուլում տերևների ու արմատային համակարգի միջև ֆունկցիոնալ կապի ուժեղացմանը զուգընթաց աճում են ջրի բնական պակասը և նրա հագեցման արագությունը:

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев А. М. Водный режим растений и влияние на него засухи, Казань, 1948.
2. Бабушкин Л. Н. Физиол. раст., т. 7, вып. 4, 1960.
3. Батюк В. П. и Рыбалка Е. Ф. Биофизика, т. 4, вып. 1, 1959.
4. Гезальян М. Г. ДАН АрмССР, т. 42, 4, 1966.
5. Генкель П. А. Тр. ин-та физиол. раст. АН СССР, т. 5, вып. 1, 1946.
6. Гусев Н. А. Некоторые закономерности водного режима растений, М., 1959.
7. Гусев Н. А. Физиология водообмена растений. Казань, 1966.
8. Казарян В. О. В сб.: Доклады Ереванского симпозиума по онтогенезу высших растений, Ереван, 1966.
9. Казарян В. О. и Гезальян М. Г. ДАН АрмССР, т. 46, 4, 1968.
10. Казарян В. О. и Давтян В. А. Биол. журн. Армении, XIX, 1, 1966.
11. Карманов В. Г. и Пумпянская С. Л. Биофизика, т. 1, вып. 1, 1956.
12. Клешнин А. Ф., Строганов Б. П., Шульгин И. А. Физиол. раст., т. 1, вып. 2, 1954.
13. Космин П. Л., Филиппов П. Л. Физиол. раст., т. 15, вып. 1, 1968.
14. Литвинов Л. С. О почвенной засухе и устойчивости к ней растений. Львов, 1951.
15. Мехтизаде Р. Соц. сельск. хоз. Азербайджана, 10, 1958.
16. Петин Н. С. Физиология орошаемой пшеницы, М., 1959.
17. Прокофьев А. А. Физиол. раст., т. 8, вып. 5, 1961.
18. Седых Н. В. В сб.: Исследования по физико-химии цитоплазмы, Казань, 1968.
19. Decker J. P. and Skauf C. M. Plant Physiol., v. 39, 2, 1964.
20. Koller D. and Samish J. Bot. Gaz., v. 125, 2, 1964.
21. Nakayama F. S. and Ehrler W. L. Plant Physiol., v. 39, 1, 1964.
22. Paney F. and Vaadia Y. Plant Physiol., v. 40, 2, 1965.
23. Slatyer R. O. Ann. Rev. Plant Physiol., v. 13, 1962.
24. Waister P. D. Nature, v. 205, 4974, 1965.