рассматривается как процесс отрицательного обучения, а повреждение ЭЯ приводит к нарушению его. Почти такие же закономерности прослеживаются и у предварительно оперированных крыс.

Анализируя результаты, полученные нами при использовании оборонительных и пищевых методик [4, 5], также учитывая литературные данные [1, 2, 3, 6], можно заключить что в приспособительных навыках грызунов при формировании и осуществлении целенаправленного поведения значительное место занимают базальные ядра, в том числе и ЭЯ.

ЛИТЕРАТУРА

1. Батусев Л. С. Эволюция лобных долей и интегративная деятельность мозга. М., 1973.
2. Ван-Бинн. Автореф. канд. дисс., 1959.
3. Казирян Г. М., Геворкян К. Н., Локян Ц. А. XXVIII Собрание по проблемам ВПД, Ленинград, октябрь 1989.
4. Карипетян Л. М., Саркисян Ж. С., Саялян С. Г. Биолог. журн. Армении, 42, 2, 1989.
5. Карипетян Л. М. Биолог. журн. Армении, 42, 8, 1989.
6. Локян Ц. А., Казирян Г. М., Геворкян К. Н., Гамбарян Э. С. Биолог. журн. Армении, 40, 5, 1987.
7. Саркисян Ж. С., Гамбарян Э. С. Паллидум. Ереван, 1984.
8. Судикова К. В. Общая теория функциональных систем, 224. М., 1984.
9. De-Groot J. The rat forebrain stereotaxic coordinates. Amsterdam, 1959.
10. Levine M. S., Schwartzbaum J. B. J. Comp. and Physiol. Psychol., 67, 3, 615—635 1973.
11. Lidzky T. A., Buchold N. A., Hull C. P., Levine M. S. Electroencephalogr. and clin. Neurophysiol., 39, 1, 79—84. 1975.

Поступило 11.11 1991 г.

Биолог. журн. Армении, № 4(44) 1991

УДК 581.1.032

ВОДНЫЙ РЕЖИМ ОСНОВНЫХ ДОМИНАНТОВ ГАЛОФИТНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ АРАРАТСКОЙ РАВНИНЫ

И. И. КОЧАРЯН

Институт ботаники АН Армении, Ереван

На растениях сем. *Chenopodiaceae* с различным типом первичного фотосинтетического метаболизма отмечена зависимость водного баланса от жизненных форм и типа метаболизма.

Ուսումնասիրված է *Chenopodiaceae* ընտանիքի ենթադասընդհանրի զբոսիտի տն-
ժիմբար անդրերի տեսակի անոթախաղի մետաբոլիզմի տիպի և կրթության չափի-
կազմի կախվածությամբ ջրաբալանսի և մետաբոլիզմի տիպի:

The water regime of *Chenopodiaceae* plants of the primary photosynthetic metabolism of various kinds was studied. The water balance dependence of living forms and types of metabolism was marked.

C₂-галофиты—*C₄*-НАД.МЭ и НАДФ.МЭ растения—показатели водного баланса

Проблеме устойчивости растений к крайне засушливым условиям всегда уделялось большое внимание. Имеются обширные сведения о комплексе структурных и физиологических признаков, обеспечиваю-

щих жизнедеятельность растений при низком уровне водообеспеченности [1, 5, 6, 9, 11, 15, 19].

Состояние водообеспеченности оценивается по водному дефициту, чаще реальному и реже критическому [3, 8]. Фактором, контролирующим водный обмен растений засушливых и засоленных территорий, является осморегуляция. Накопление солей растениями увеличивает осмотическое давление тканей, что сокращает транспирацию [13, 21]. Приспособленность растений к аридным условиям существования в значительной мере определяется пластичностью их водного режима. На примере полыней Казахстана Свешниковой [9] продемонстрирована согласованность типа водного режима с условиями среды. Современные воззрения на изучение водного режима с позиций биохимической и физиологической устойчивости растений к засухе и засолению рассматриваются в одной из сводок [17].

В настоящей работе представлены результаты изучения водного режима растений с различным типом первичного фотосинтетического метаболизма и роли последнего в организации их водного баланса.

Материал и методики. Исследования проводили на 15 видах растений сем. *Сложноцветные*, произрастающих в солончаковой полупустыне Эммануиловского района, так как в нем можно наблюдать весь экологический ряд галофитов до галофитов-прелюбителей различных жизненных форм с разной структурой корневых систем и различающихся типом фотосинтетического метаболизма (C_3 -растения, C_4 -растения с НАД·МЭ и НАДФ·МЭ структурно-функциональными формами). Показатели водного режима — содержание воды в органах ассимиляции, интенсивность транспирации, реальный и критический дефицит воды — определяли в полевых лабораторных условиях [4, 12]. Осмотическое давление определяли коллоидно-осмотическим методом [18], ионы Na^+ , K^+ — на ионном фотометре «Сатурн», хлорофилл — по Шенгеру [10], содержание золь — сжиганием пробы по разности навески.

Результаты и обсуждение. Важную роль в водном балансе растений играет транспирация, так как может служить показателем уровня их водоснабжения [2, 7, 9]. C_4 -растения НАДФ·МЭ формы декарбоксилирования (*Bassia hyssopifolia* Pall., *Salsola iberica* (Sennen et Pau) Botsch, *Seidlitzia florida* (Vieb.) Vunge) оказались более требовательными к водоснабжению и характеризовались повышенной интенсивностью транспирации (табл.), что коррелирует с высоким содержанием воды в их ассимиляционных органах (82—88%). В пределах группы растений с НАД·МЭ формой декарбоксилирования отмечены различные уровни интенсивности транспирации. Наименьшая интенсивность транспирации при достаточной водообеспеченности наблюдалась у многолетника рода *Salsola* — *S. dendroides* Pall. и однолетника *S. iberica* Vieb. Видимо, регуляция водного баланса этих видов достигается за счет снижения этого показателя. Интенсивность транспирации у C_3 -многолетников — *Kalidium caspicum* L., *Halocnemum strobilaceum* (Pav.) Vieb., *Halostachis caspica* (Vieb.) C. A. Mey ниже чем у однолетника *Salsicornia herbacea* L.

Таким образом, интенсивность транспирации как один из показателей экономного расхода воды у C_4 -растений находится на разных уровнях. Самыми экономными по расходу воды являются многолетники

ки НАД-МЭ типа, отличающиеся низкой оводненностью тканей (табл.). Исключение составляют два вида рода *Suaeda* (*S. altissima* L., *S. confusa* Hjin), что связано с их приуроченностью к местам меньшего засоления. Интересно отметить, что C_2 -суккулентные растения имеют величины транскрипции, близкие к таковым C_3 -растений, что обусловлено высоким накоплением солей в тканях.

Оводненность органов ассимиляции изучаемых растений различна, от 67 до 89% (табл.). Наибольшие колебания этого показателя отмечались у однолетников независимо от типа фотосинтеза и типа метаболизма. Максимальной оводненностью характеризовались однолетники, имеющие поверхностно расположенную корневую систему и растущие на увлажненных солончаках (*Suaeda altissima*, *Sarcocornia herbacea*, *Bienertia cycloptera* Willd.).

Водоносная ткань эволюционно более древних родов *Suaeda* и *Bienertia* меньше защищена обкладкой и мезофиллом, по сравнению с более молодыми родами и видами сем. *Chenopodiaceae*, поэтому они нуждаются в хорошем водоснабжении и отличаются высокой оводненностью тканей. Однолетники родов *Bassia*, *Salsola* (*B. hirsuta* pflolia, *S. nitra*ca, *S. crassa*, *S. vermiculata*) также имеют повышенное содержание воды (до 80% в ассимиляционных органах) благодаря защищенности структуры водоносных тканей, которая поддерживает регулируемость их водного баланса.

Водный режим многолетних растений характеризуется средним уровнем оводненности листьев (57–71%). Среди них *Salsola dendroidea* и *Halocnemum strobilaceum*, имеющие более глубокую корневую систему, отличаются повышенным содержанием воды (80%). Многолетники *Kalidium caspicum*, *Halostachis caspica*, относящиеся к C_2 -растениям, по оводненности органов ассимиляции мало отличаются от C_3 -многолетника *Salsola dendroidea* (табл.).

Представление о водном балансе растения дает и такой показатель, как водный дефицит. Сравнение сублетального (критического) дефицита с реальным показало, что последний не достигает критических величин (табл.), что свидетельствует о водном режиме этой территории, обеспечивающем жизнедеятельность изучаемых растений. Состояние водообеспеченности и степень отрегулированности водного баланса растений оценивается по потенциалу сухости—отношению реального дефицита к сублетальному [14]. Для большинства изученных видов этот показатель находится в пределах 0,73 (*Salsola nitra*ria)—0,91 (*Bienertia cycloptera*), меньшая величина у *Halocnemum strobilaceum*—0,5 (табл.). Из этих данных следует, что *Halocnemum str.* не испытывает тяжести недостатка в водоснабжении, как виды с высокими величинами этого показателя.

Относительно мало различающиеся отношения реального дефицита к критическому (потенциал сухости) у исследуемых видов отражают состояние водного баланса, приспособленного к засушливым и засоленным условиям обитания. Некоторые колебания свидетельствуют о различном уровне этой приспособленности. У C_2 -однолетника *Bienertia cycloptera* величина потенциала сухости велика (0,9), что

Показатели водного режима и ионный состав солей галофитов Араратской равнины

Растения	% H ₂ O (от сухой массы)	Интенсив- ность транспи- рации, мг г·час	РД КД	Осмотиче- ское давле- ние	Зола, %	H ₂ O зола	Na м экв 100 г сух. массы	K м экв 100 г сух. массы	Na ⁺ K ⁺	Cl ⁻ м экв 100 г сух. массы
Аспартагные (IIАД.мэ)										
<i>Suaeda altissima</i>	73.78	199	0.77	52	32.5	2.27	0.41	0.048	8.54	0.11
<i>S. confusa</i>	76	180	0.8	41.3	40	1.9	0.46	0.045	11.0	0.3
<i>Salsola crassa</i>	67	80	0.76	85.7	35.7	1.87	0.7	0.067	10.1	0.3
<i>S. nitaria</i>	33	141	0.73	38.41	22.4	3.26	0.33	0.051	6.47	0.07
<i>S. dendroides</i>	80	60 II	0.78	55.5	35.6	2.21	0.83	0.08	10.86	0.2
<i>Atriplex tatarica</i>	81	126	0.83	44.3	21.11	3.84	0.28	0.076	3.68	0.11
<i>Petrosimonia brachyata</i>	76	117	0.85	72	31	2.45	0.4	0.046	8.12	0.27
Млатные (II АI Ф мэ)										
<i>Bassia hyssopifolia</i>	58	149	0.78	30	22	4	0.41	0.16	2.6	0.13
<i>Salsola herbica</i>	82	163	0.85	35	23.3	3.76	0.02	0.2	0.1	0.08
<i>Seidlitzia florida</i>	86	151	0.8	34.5	30	2.86	0.264	0.155	1.7	0.15
C ₃ -голофиты										
<i>Kalidium caspicum</i>	76	165	0.8	72	41	1.85	0.63	0.33	19.09	0.35
<i>Halocnemum strobilaceum</i>	80	106.9	0.5	79.9	46.4	1.72	0.70	0.03	23.33	0.41
<i>Halostachys caspica</i>	71.3	108.44	0.715	70	35.2	2.02	0.97	0.07	12.76	0.27
<i>Salsola herbica</i>	91	136.3	0.93		30.3	3	0.41	0.054	7.59	0.09
<i>Bienertia cycloptera</i>	89.6	85.65	0.9		34.3	2.6				

является показателем неблагополучия в жизненных процессах, протекающих, возможно, на грани летальности. Наоборот, у большинства C_4 -суккулентных видов это отношение значительно меньше (табл.), что свидетельствует об их высокой приспособленности к настоящим условиям обитания. Что касается многолетних форм C_3 - и C_4 -суккулентных растений, то и по этому показателю они существенно не различаются.

Водоснабжение на солончаках гарантируется отлаженной системой осморегуляции. Анализ данных по осмотическому давлению показал, что эта величина значительно колеблется: от 30 до 85 бар (табл.). Максимум отмечен у *Salsola crassa* и *Halimolobos stricto lascent* — 79,9. Значительно ниже показатели у других видов рода *Salsola*. При этом величина осмотического давления четко коррелирует с солеустойчивостью, общим содержанием золы и отдельных ионов в ней с оводненностью тканей.

Сильное засоление почв солончаковой полупустыни затрудняет поступление воды в растения. Определение содержания воды и общей зольности, проведенное на большом наборе галофитов, показало, что чем меньше воды приходится на единицу содержания золы, тем растение устойчивее к засолению (табл.). Это отношение имеет информативное значение для определения степени суккулентности: чем ниже коэффициент, тем выше степень суккулентности. C_3 -растения и C_4 -растения НАД·МЭ формы, произрастающие в местах с высоким засолением, отличаются более высоким содержанием зольных элементов и солеустойчивостью. Среди C_3 -галофитов исключение составляет *Salicornia herbacea*, у которой высокая солеустойчивость (возможно, и потребность к засолению) сочетается с требовательностью к увлажненным местообитаниям, откуда и высокий показатель коэффициента [3].

Коэффициент отношения оводненности к золе у видов НАДФ·МЭ формы значительно выше, чем у НАД·МЭ растений и C_3 -галофитов, что подтверждает факт большей потребности в водоснабжении НАДФ·МЭ растений и их меньшую устойчивость к засолению.

Среди C_4 -растений самые высокие величины осмотического давления отмечаются у НАД·МЭ форм как у значительно более солеустойчивых по сравнению с НАДФ·МЭ растениями. Эта величина определяется в первую очередь накоплением ионов Na^+ , K^+ и Cl^- в золе растений. У видов с максимальным осмотическим давлением около 70% золы составляет сумма ионов натрия и хлора (табл.), и их характерной особенностью является преобладание ионов Na^+ над K^+ (в 3—10 раз). В отличие от растений НАД·МЭ формы у растений НАДФ·МЭ типа осмотическое давление низкое (22—30 бар), а содержание золы, как правило, составляет не более 30% от сухой массы. В золе растений этой группы количество Na^+ и Cl^- значительно меньше (не более 40% от общей массы ее), чем в золе растений НАД·МЭ типа, и напротив (в 2,5—3 раза) выше содержание ионов K^+ , в результате чего меньше отношение Na^+/K^+ (табл.). По содержанию калия C_3 - и C_4 -НАД·МЭ растения существенно различаются. Отношение Na^+/K^+ у всех групп растений и, следовательно, полагается, что именно натрий являет-

ся преобладающим катионом в создании высокого осмотического давления.

Сравнительный анализ количественного соотношения ионов Na^+ и K^+ в золе растений, принадлежащих к двум основным структурно-функциональным типам и произрастающих в различных регионах, а также сопоставление наших данных с литературными [16, 20] выявили высокую стабильность указанного отношения. Во всех случаях у растений НАДФ·МЭ форм оно значительно, в 8–10 раз ниже, чем у растений НАД·МЭ типа. Исходя из этого, мы считаем, что отношение Na^+/K^+ у C_4 -растений может явиться тестом для установления их принадлежности к одной из этих групп.

Полученные данные по водному балансу, зольности и содержанию ионов, являющихся основными регуляторами осмотического потенциала, приводят к заключению, что C_4 -синдром в сравнении с C_3 имеет значительные преимущества в аридных условиях при недостатке воды и повышенном засолении.

Рассмотрение данных по отдельным показателям водного режима солончаков исследуемого района позволило выявить значительную специфику растений, отличающихся степенью солеустойчивости. Основными факторами здесь являются жизненная форма растений с разным развитием корневой системы и тип первичного фотосинтетического метаболизма. При этом первостепенное значение имеет жизненная форма. У многолетних растений, меньше зависящих от колебания водоснабжения, разница в показателях водного баланса (общая оводненность тканей, интенсивность транспирации, потенциальная сухость, осмотическое давление) между C_3 - и C_4 -типами растений менее существенна, чем у однолетних. Тип фотосинтеза для водного баланса имеет первостепенное значение только для однолетних растений. C_3 -однолетние растения представлены в исследуемом районе всего несколькими видами. Регуляцию своего водного баланса они осуществляют за счет большого накопления солей. У C_4 -однолетних суккулентных растений в тех же условиях произрастания регуляция водного баланса протекает успешнее, чем у C_3 -растений. При этом выявлены различия между растениями НАДФ·МЭ и НАД·МЭ форм декарбонирования. Растения НАДФ·МЭ типа требовательны к условиям увлажнения, отличаются высокой оводненностью тканей, повышенной интенсивностью транспирации и, соответственно, относительно низкими величинами осмотического давления и общей зольности.

У растений НАД·МЭ форм водный баланс в значительной мере поддерживается осморегуляцией. Оводненность тканей и интенсивность транспирации у них ниже, чем у видов НАДФ·МЭ типа, а осмотическое давление и общее накопление ионов значительно выше.

Представленный материал показывает преимущества C_4 -растений в экономной организации водного баланса в условиях засоления.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бобровская Н. И., Заладекая И. Г. Экология, 1985.
2. Гельбова А. А., Конькова Л. Д. В кн.: Физиология засухоустойчивости растений, 280–286, М., 1971.

3. Горышина Т. К., Самсонова Л. И. Бот. журн., 51, 5, 670—677, 1966.
4. Цыдым А. А., Сидина А. А., Цельникер Ю. П. Бот. журн., 35, 2, 171—185, 1959.
5. Козыков Д. И. Биологические исследования, 58—71, Элиста, 1973.
6. Мирзилов Е. А. Бот. журн., 47, 9, 1339—1342, 1962.
7. Никольская Н. И. Бот. журн., 53, 10, 1390—1399, 1968.
8. Свешникова В. М., Бобровская Н. И. Проблемы освоения пустынь, 5, 30—36, 1970.
9. Свешникова В. М. Доминанты казахстанских степей, 192, Л., 1979.
10. Хлорнаэриг. технические условия ТУ 6-01-515-76, результаты испытаний, Ереван, 1976.
11. Abd el-Rohm A. A. et al. Flora, 163, 1—2, 143—155, 1974.
12. Čatský J. Biol. Plantarum, 4, 306—314, 1962.
13. Crafts A. S. In: Water deficits and plant growth, 85—133, N. V., London, 1963.
14. Höffer K. et al. Forschungsdienst, 12, 59—61, 1941.
15. Kozłowski T. F. Plant Propdg. Society Annual Meeting, 123—129, 1970.
16. Preston Ch., Critchley Ch. Austr. J. Plant Physiol., 11, 4, 491—498, 1965.
17. The physiology and biochemistry of drought resistance in plants. Sydney etc., 639, 1981.
18. Walter H. Die Hydratur der Pflanzen und ihre physiologisch-ökologische Bedeutung, 174, Jena, 1931.
19. Walter H. Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung, 1, 539, Jena, 1962.
20. Winter. Oecologia, 25, 125—143, 1976.
21. Zimmermann U. Rev. Plant. Physiol., 29, 121—148, 1978.

Получено 3.V 1990 г.