

С. Н. ДРОЗДОВ, Ю. Е. НОВИЦКАЯ, А. А. КОМУЛАЙНЕН,
З. Ф. СЫЧЕВА, Т. А. БАРСКАЯ и Л. А. ПЕРМИНОВА

ВЛИЯНИЕ ЗАМОРОЗКОВ НА НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ

Проблема морозоустойчивости растений является одним из важнейших разделов физиологии растений, и решение ее имеет огромное как практическое, так и теоретическое значение, поскольку оно вскрывает новые данные о физико-химическом строении протоплазмы.

Решение проблемы морозоустойчивости растений и направленное изменение ее могут быть достигнуты лишь путем разработки теоретических основ повышения устойчивости растительного организма. Одним из промежуточных этапов при разработке этой большой и сложной проблемы является выяснение влияния отрицательных температур воздуха, и в частности заморозков, на ход важнейших физиологических процессов, протекающих в растении.

Исследованию этого вопроса и посвящена настоящая работа.

Правильное представление о процессах, происходящих при вымерзании растений и приводящих к повреждению и отмиранию тканей и органов, необходимо для разработки способов борьбы с этим явлением.

Попытки научно объяснить повреждение растений под влиянием мороза делались еще в первой половине XVIII в. Гибель растений объясняли следствием разрыва клеточных стенок от расширения клеточного сока при замерзании. Начиная со второй половины прошлого века и по настоящее время проблеме гибели растений от вымерзания посвящено очень много исследований. Разными авторами гибель растений от заморозков объяснялась обезвоживанием протоплазмы, механическим повреждением кристаллами льда, чрезмерным растяжением клеточных оболочек, образованием льда в самой плазме, химическими изменениями состава клеточного сока и др. (Максимов, 1952, и др.).

Одновременно накапливались данные по выяснению сущности устойчивости растений при низких температурах. В качестве защитных приспособлений растений против повреждений от низких температур выдвигалось накопление сахаров, рассматривалась роль белков. Большое значение в повышении устойчивости растений придается водоудерживающей силе протоплазмы, уровню водообмена, физико-химическим свойствам протоплазмы и т. д. (Lidfors, 1907; Schaffnit, 1910; Новиков, 1928; Туманов, 1931а, 1931б; Голуш, 1937; Генкель и Марголина, 1952; Максимов, 1952, и др.).

Литературные данные по влиянию заморозков на физиологические процессы у растений очень малочисленны и в большинстве случаев носят случайный характер, зачастую противоречивы, крайне пестры, так как большинство из них получено в полевых условиях без точного измерения даже температуры ткани растения во время заморозков.

В настоящей работе приводятся данные по влиянию краткосрочных слабых и средних заморозков, наиболее часто встречающихся в природе, на некоторые физиологические процессы яровой пшеницы.

Таблица 1

Влияние заморозка на оводненность тканей листа яровой пшеницы (в % к сырому весу)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °С)		Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы								
		1 сутки			2 суток		6 суток		10—15 суток	
		6 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰ —15 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰ —15 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰
1959 г.										
Появление 5-го листа.	Контроль . . .	79.5	77.1	—	75.6	76.8	76.1	76.9	71.7	
	—1.7	81.7	78.2	—	78.3	77.5	78.1	76.6	73.7	
5 листьев.	Контроль . . .	76.2	76.2	—	76.2	—	—	—	75.5	
	—2.5	73.6	74.3	—	73.4	—	—	—	71.7	
5 листьев.	Контроль . . .	78.9	78.0	75.4	—	75.1				
	—3.0	78.6	77.7	73.3	—	73.7				
1960 г.										
5 листьев.	Контроль . . .	76.5	74.9	74.3	—	—	73.8	74.2	71.5	71.2
	—3.0	75.3	74.6	73.6	—	—	72.7	72.9	70.6	70.7
Молочная спелость.	Контроль . . .	72.0	70.5	70.6						
	—3.0	69.9	68.3	68.8						

Опыты проводились с яровой пшеницей (сорт Диамант) в течение двух лет (1959—1960 гг.) лабораторно-вегетационным методом. Растения вы-

Таблица 2

Влияние заморозка на оводненность тканей листа яровой пшеницы (в % к сырому весу).
Водная культура (1959 г.)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °С)		Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы					
		1 сутки			3 суток		
		6 ⁰⁰	10 ⁰⁰	14 ⁰⁰	14 ⁰⁰	10 ⁰⁰	
Появление 3-го листа.	Контроль . . .	—	89.2	—	88.4	—	87.9
	—3.0	—	88.6	—	87.9	—	88.0
5 листьев.	Контроль . . .	85.5	84.7	84.5	—	84.3	
	—3.0	84.8	84.2	83.7	—	84.2	

ращивались в вегетационных сосудах, на среднесуглинистой почве с добавлением по 1 г действующего начала N, P₂O₅, K₂O и по 50 мг солей микроэлементов (B, Cu, Mn, Zn, Mo) на сосуд при влажности почвы около 60% от полной влагоемкости. Сосуды с растениями в течение всей вегетации находились на открытом воздухе и только в ненастную погоду и при возможности ночного заморозка укрывались в вегетационном домике. Искусственные заморозки адвективного типа создавались в холодильной камере объемом 8 м³, охлаждавшейся с помощью фреоновой холодильной установки. Выравнивание температуры воздуха в камере осуществлялось

с помощью вентиляторов. Продолжительность заморозка — 3.5 часа. В ходе опыта с помощью термонар осуществлялся дистанционный контроль над температурой воздуха, почвы, тканей листьев и стеблей с точностью $\pm 0.1^{\circ}\text{C}$. Более подробно методика проведения опытов изложена в опубликованной ранее работе (Дроздов и др., 1960).

В наших исследованиях изучалось влияние заморозков на водный режим растений, содержание пигментов, интенсивность дыхания и фотосинтеза, белковый и углеводный обмен, поступление минеральных веществ.

Таблица 3

Влияние заморозка -3°C на водный режим листьев яровой пшеницы в фазе 5 листьев

Время, прошедшее после заморозка, и время вятия пробы	Формы воды (в % к сырому весу)					Осмотическое давление клеточного сока (в атм.)	Водный дефицит листа (в %)	
	всего	свободная	связанная	отношение связанной к свободной	осмотически связанная			коллоидно связанная
5 час.; 10 ⁰⁰	78.2	45.3	33.0	0.72	15.95	17.05	12.28	6.2
	75.5	14.6	60.9	4.16	16.15	44.75	12.88	
9 час.; 14 ⁰⁰	77.4	50.1	27.3	0.54	—	—	—	8.9
	77.5	35.4	42.1	1.18	—	—	—	
6 суток; 10 ⁰⁰	74.6	55.7	18.9	0.33	—	—	14.08	—
	74.1	33.6	40.5	1.25	—	—	19.24	
8 суток; 14 ⁰⁰	74.3	58.1	16.2	0.27	—	—	15.04	—
	73.2	35.5	37.7	1.06	—	—	19.72	
14 суток; 10 ⁰⁰	72.7	51.5	21.2	0.41	11.48	9.72	9.51	4.9
	72.6	34.4	38.2	1.11	12.19	26.01	10.51	
14 суток; 14 ⁰⁰	73.0	59.2	13.8	0.23	—	—	—	6.5
	71.4	47.7	23.7	0.49	—	—	—	

Примечание. В числителе — данные контрольного варианта, в знаменателе — опытного.

Показателями состояния водного режима были взяты интенсивность транспирации, оводненность и водоемкость листьев, водный дефицит, осмотическое давление клеточного сока, свободная и связанная вода в листьях растений.

Интенсивность транспирации определялась путем быстрого взвешивания срезанных листьев без применения парафина (с экспозицией 3 и 6 мин.). Оводненность, водоемкость листа, водный дефицит, сопротивляемость отдаче воды при завядании определялись по методике, подробно описанной в работе М. Н. Гончарика (1960). Осмотическое давление клеточного сока определялось криоскопическим методом. Связанная вода определялась по методу Маринчик (1957). Интенсивность фотосинтеза и дыхания — по Иванову и Коссовичу (1946), количественное определение пигментов, аминокислот и качественное — углеводов проводились хроматографическим методом; количественное определение углеводов — по микрометоду Бертрана в модификации Ильина (Iljin, 1928). Содержание калия определялось кобальтонитритным методом в модификации Крамера и Тисдаля (Коренман, 1936), общий азот — микрометодом Кьельдаля, белковый — по Барнштейну, фосфорная кислота — колориметрическим методом Труога (Хейфец, 1954). Для физиологических исследований использовался верхний, хорошо развитый лист растений.

Проведенные исследования показали, что даже кратковременные, неглубокие, примерно -3° заморозки, не оставляющие видимых повреждений, вызывают глубокие изменения в ходе физиологических процессов, сохраняющиеся в течение почти всей вегетации.

Заморозки разной интенсивности неодинаково влияют на водный режим растений (табл. 1—5).

Слабые заморозки (-1.75°) вызывают значительное увеличение оводненности тканей листьев (табл. 1). Разница в оводненности листьев контрольных и опытных растений четко увеличивалась в течение всего периода, пока проводились наблюдения (15 дней), и достигала 2% от общего

Таблица 4

Влияние заморозка на интенсивность транспирации листьев яровой пшеницы (в граммах воды на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в $^{\circ}\text{C}$)	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы										
	1 сутки			2 суток		5—6 суток		10—15 суток		20 суток	
	$5^{\circ}\text{—}8^{\circ}$	10°	14°	10°	$14^{\circ}\text{—}15^{\circ}$	10°	$14^{\circ}\text{—}15^{\circ}$	10°	$14^{\circ}\text{—}15^{\circ}$	10°	14°

1959 г.

Появление 5-го листа.	{	Контроль . . .	2.30	3.68	—	5.06	4.67	4.19	5.15	4.13		
		-1.75	2.18	3.65	—	4.71	1.71	5.10	3.85	4.19		
5 листьев.	{	Контроль . . .	3.24	6.65	—	3.99	—	—	—	4.6		
		-2.5	1.71	2.65	—	1.65	—	—	—	1.77		

1960 г.

5 листьев.	{	Контроль . . .	2.16	6.42	5.60	—	—	7.31	4.05	2.98	5.53	0.96	6.9
		-3.0	1.84	5.82	4.19	—	—	2.46	2.65	2.76	4.73	1.16	5.9
Молочная спелость.	{	Контроль . . .	1.4	4.76	4.6								
		-3.0	1.3	4.4	3.8								

веса листа. Несмотря на повышенную оводненность тканей, интенсивность транспирации листьев, подвергшихся легкому заморозку, особенно в дневные часы, значительно ниже, чем интенсивность транспирации листьев контрольных растений (табл. 4).

Снижение интенсивности транспирации листьев опытных растений в дневные часы по сравнению с интенсивностью транспирации листьев контрольных растений достигало 3 г воды в 1 час при расчете на 1 г абсолютно сухого веса листа. Эти же листья характеризуются и меньшей быстротой расходования водного запаса по сравнению с листьями контрольных растений (табл. 5).

Эти данные косвенно свидетельствуют о том, что слабые заморозки приводят к резкому увеличению водоудерживающей способности тканей без серьезного нарушения структуры протоплазмы. Увеличение водоудерживающей способности тканей под влиянием легкого заморозка происходит за счет гидролиза органических соединений, что будет видно при дальнейшем рассмотрении влияния заморозков на углеводный и белковый обмены в растениях (табл. 11, 12).

Более интенсивный заморозок порядка $-2.5\text{—}3.0^{\circ}$ приводит к снижению оводненности тканей листьев (табл. 1, 2), которое происходит в основном за счет резкого уменьшения фракции «свободной» воды (табл. 3) при одновременном увеличении процента «связанной» воды как за счет осмотически, так и за счет коллоидно связанной воды. Осмотическое дав-

ление клеточного сока в листьях растений, подвергшихся заморозку, значительно выше, чем у листьев растений контрольного варианта. В связи с уменьшением оводненности листьев опытных растений и особенно умень-

Таблица 5

Влияние заморозка на быстроту расходования водного запаса листьями яровой пшеницы (в граммах воды на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в °C)	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы	Время, прошедшее с момента отделения листа от растения (мин.)				
		2-4	5-7	8-10	11-13	14-16
Появление 5-го листа; -1.75	30 мин.; 500	2.30	2.46	1.64	1.64	0.9
		2.18	2.19	1.70	1.84	1.1
	1 сутки; 1000	5.06	2.07	0.80	0.57	0.43
		4.71	1.33	1.03	1.34	0.80
	1 сутки; 1500	4.68	1.52	0.43	0.47	0.84
		1.72	0.62	0.85	0.73	0.58
	12 суток; 1000	4.13	3.26	2.77	1.87	1.18
		4.19	3.18	2.38	1.49	0.96
5 листьев; -2.5	1 сутки; 1000	3.99	4.10	3.86	3.51	2.43
		1.65	1.00	0.99	0.75	0.58
	11 суток; 1000	4.60	3.50	3.22	1.95	1.55
		1.77	1.17	0.61	0.69	0.35

Примечание. В числителе — данные контрольного варианта, в знаменателе — опытного.

шением в них фракции свободной воды быстрота расходования листьями водного запаса ниже, чем у листьев контрольных растений, а как след-

Таблица 6

ствие этого интенсивность транспирации их также ниже (табл. 4). В то же время водный дефицит листьев опытных растений значительно больше, чем у листьев контрольных растений. Снижение оводненности тканей листьев в утренние часы в условиях водной культуры при более высоком осмотическом давлении клеточного сока и более высокой водоемкости тканей указывает на нарушение подачи воды в листья. Нарушение водоснабжения листьев растений в результате воздействия заморозков, по мнению Г. А. Самыгина (1955а, 1955б), происходит вследствие повреждения проводящих сосудов.

	Время, прошедшее после заморозка (сутки)			
	1	5	15	20
Контроль	18.4	16.1	14.2	15.3
Заморозок	16.5	—	10.4	10.7

Примечание. Определения проведены в 10 час. утра.

Значительные изменения под влиянием заморозка происходят и в ассимиляционно-дыхательном комплексе растений.

Немногочисленные данные, имеющиеся в литературе, указывают на то, что под влиянием временного воздействия пониженной температуры интенсивность фотосинтеза резко падает. В опытах Г. А. Самыгина (1955а, 1955б) при 4-часовом замораживании при -5° трехлетних семян лимона фотосинтез сразу после заморозка снижался незначительно, затем постепенно ослабевал, а через неделю почти прекращался.

Снижение интенсивности фотосинтеза под влиянием временного воздействия низких температур отмечает и А. А. Ветухова (1946) для озимой пшеницы, причем депрессия фотосинтеза возрастала по мере снижения устойчивости объекта.

Аналогичные результаты получены и в наших исследованиях (табл. 6). Интенсивность фотосинтеза листьев пшеницы, подвергшейся заморозке -3.0° в фазу 5 листьев, заметно снизилась. Последствием заморозка на интенсивность фотосинтеза отмечалось в наших исследованиях в течение более 20 суток.

Депрессия фотосинтеза под влиянием пониженных температур происходит, как показывают микроскопические исследования А. А. Ветуховой (1946), М. Н. Чрелашвили и Т. А. Кезели (1958), от изменения состояния пластид, а возможно, и в результате разрушения пигментов и нарушения процессов их синтеза, на что указывают наши исследования (табл. 7).

Таблица 7

Влияние заморозка -2.9° в фазе цветения на содержание пигментов в листьях яровой пшеницы (в мг на 10 г сухого вещества)

	Хлорофилл а	Хлорофилл б	Вискоксантин	Лютеин	Каротин
Контроль	2.58	1.12	0.038	0.124	0.305
Заморозок	2.38	0.88	0.030	0.093	0.250

Таблица 8

Влияние заморозка на интенсивность дыхания корней яровой пшеницы (в мг CO_2 на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в $^{\circ}\text{C}$)	В момент заморозка	Время, прошедшее после заморозка				
		1 час	7 час.	1 сутки	5 суток	
4 листа. {	Контроль	22.8	—	—	11.86	6.06
	-3.1	8.13	—	—	13.2	9.02
3 листа. {	Контроль	20.15	9.42	7.36		
	-3.5	14.3	9.26	11.25		

Примечание. Температура в зоне корней в период заморозка не снижалась ниже $+14^{\circ}$, интенсивность дыхания определялась по методу Винклера.

Таблица 9

Влияние заморозка на интенсивность дыхания листьев яровой пшеницы (в мг CO_2 на 1 г абсолютно сухого вещества за 1 час)

Фаза развития и интенсивность заморозка (в $^{\circ}\text{C}$)	Время, прошедшее после заморозка						
	1 час	2 часа	7 час.	5 суток	15 суток	20 суток	
3 листа. {	Контроль	5.6	9.1	10.7	4.6		
	-3.1	9.1	10.5	13.8	5.3		
5 листьев. {	Контроль	—	—	7.1	4.3	4.7	4.2
	-3.0	—	—	3.0	4.5	2.7	5.1

Примечание. Интенсивность дыхания определялась по методу Иванова—Коссовича.

Отмеченные в отношении фотосинтеза закономерности не наблюдались для дыхания (Ветухова, 1946), что свидетельствует о более высокой чувствительности фотосинтетического аппарата к действию внешних факторов.

Таблица 10

Влияние заморозка -3° в фазе выхода в трубку на содержание углеводов у пшеницы (в % на абсолютно сухой вес)

Часть растения и вариант		Моносахара	Дисахара	Сумма растворимых углеводов	Крахмал
Листья.	Контроль . . .	2.3	2.2	4.5	1.0
	Заморозок . . .	2.1	3.5	5.6	0.7
Корни.	Контроль . . .	2.8	5.7	8.5	1.2
	Заморозок . . .	5.7	2.4	8.1	0.3

Примечание. Материал фиксировался сразу после заморозка.

Проведенные нами в этом направлении исследования показали, что ночные заморозки порядка -3° вызывают значительные изменения в ин-

Таблица 11

Влияние заморозка -3.4° в фазе 6 листьев на содержание углеводов у яровой пшеницы (1960 г.; в % на абсолютно сухой вес)

Время, прошедшее после заморозка	Часть растения и вариант	Моносах			Сахароза	Сумма растворимых углеводов	Крахмал	Сумма углеводов	
		глюкоза	фруктоза	всего					
1 сут-ки.	Листья.	Контроль	Нет.	Нет.	Нет.	4.7	4.7	2.16	6.86
		Заморозок	Нет.	Нет.	Нет.	7.2	7.2	2.8	10.0
	Стебли.	Контроль	Есть.	Есть.	4.18	1.2	5.38	2.31	7.69
		Заморозок	Есть.	Есть.	3.2	1.68	4.88	1.44	6.32
	Корни.	Контроль	Нет.	Нет.	Нет.	3.24	3.24	1.78	5.02
		Заморозок	Нет.	Нет.	Нет.	3.26	3.26	1.95	5.21
5 су-ток.	Листья.	Контроль	Нет.	Нет.	Нет.	5.58	5.58	1.62	7.2
		Заморозок	Нет.	Есть.	1.15	6.22	7.35	2.44	9.81
	Стебли.	Контроль	Есть.	Есть.	3.4	1.43	4.83	1.28	6.11
		Заморозок	Есть.	Есть.	3.77	4.19	7.96	1.95	9.91
	Корни.	Контроль	Нет.	Есть.	0.64	2.86	3.5	1.6	5.1
		Заморозок	Нет.	Есть.	0.95	2.73	3.68	1.56	5.24

Примечание. Определение производилось в 10 час. утра.

тенсивности дыхания тканей во всех органах растений, включая и корневую систему, хотя температура в зоне корней не снижалась ниже $+13^{\circ}$. В период заморозка интенсивность дыхания корней заметно ослабевает (табл. 8 и 9), а затем несколько возрастает с последующим затуханием. Картина последствия заморозка на интенсивность дыхания листьев яровой пшеницы довольно пестрая и не позволяет сделать сколько-нибудь определенных выводов.

Изучение внутренних процессов, обуславливающих изменение морозостойкости растений, показало большую роль осмотически активных

веществ, однако наличие сахаров не всегда обеспечивает достаточную сопротивляемость растений против мороза. Сахара являются лишь одним из факторов устойчивости, представляя собой защитные вещества, пре-

Таблица 12

Влияние заморозка -3.1° в фазе 3 листьев на содержание азота у яровой пшеницы (в % на абсолютно сухой вес)

Время, прошедшее после заморозка	Часть растения и вариант	Общий азот	Белковый азот	Небелковый азот	
1 сут-ки.	Листья.	{ Контроль	5.35	4.20	1.15
		{ Заморозок	5.33	3.77	1.56
	Корни.	{ Контроль	4.85	3.30	1.55
		{ Заморозок	4.77	1.70	3.07
5 су-ток.	Листья.	{ Контроль	4.97	3.60	1.36
		{ Заморозок	4.84	3.60	1.24
	Корни.	{ Контроль	4.18	3.10	1.08
		{ Заморозок	3.70	3.00	0.70
10 су-ток.	Листья.	{ Контроль	4.19	3.20	0.99
		{ Заморозок	4.60	3.80	0.80
	Корни.	{ Контроль	3.80	2.40	1.40
		{ Заморозок	3.75	2.54	1.21

Примечание. Определение производилось в 10 час. утра.

дохраняющие плазму от повреждения низкими температурами (Ветухова, 1946; Максимов, 1952).

Таблица 13

Влияние заморозка -3.4° в фазе 6 листьев на содержание калия у яровой пшеницы (K_2O в % на абсолютно сухой вес)

Часть растения и вариант	Время, прошедшее после заморозка, и время взятия пробы		
	1 сутки (10°)	7 суток (10°)	
Листья.	{ Контроль	3.67	2.81
	{ Заморозок	3.65	2.51
Стебли.	{ Контроль	4.60	3.55
	{ Заморозок	3.98	3.26
Корни.	{ Контроль	1.90	1.11
	{ Заморозок	1.72	1.31

Проведенные нами исследования показали, что под влиянием кратковременных ночных заморозков происходит глубокое изменение углеводного обмена во всем растении, включая и корневую систему. Общая сумма углеводов в листьях яровой пшеницы в период заморозка значительно повышается, в основном за счет увеличения сахарозы, а в корнях падает за счет уменьшения количества крахмала и сахарозы (табл. 10 и 11).

Большое влияние на холодостойкость растений оказывает состав белков плазмы. Под влиянием низких температур в составе белков происходят изменения: плазменный белок распадается на простые аминокосе-

нения, а при известной длительности и глубине воздействия распад может идти до аммиака (Голуш, 1937; Хлебникова, 1937).

По данным Цех и Паули (Zech a. Pauli, 1960), морозоустойчивость озимой пшеницы хорошо коррелирует с количеством растворимого белка

Таблица 14

Влияние заморозка -3.1° в фазе 3 листьев в на содержание фосфора у яровой пшеницы (P_2O_5 в % на абсолютно сухой вес)

Часть растения и вариант		Время, прошедшее после заморозка, и время ваятия пробы		
		1 сутки (10 ⁰⁰)	5 суток (10 ⁰⁰)	12 суток (10 ⁰⁰)
Листья.	Контроль	2.0	1.80	1.58
	Заморозок	1.91	1.69	1.48
Корни.	Контроль	3.34	2.84	3.56
	Заморозок	3.13	2.43	3.39

во всех частях растения, а в листьях — с общим азотом и значительно меньше с содержанием сахаров.

Как показывают наши исследования (табл. 12), позднеосенний заморозок порядка -3° приводит к значительным изменениям азотного обмена в растении: резко сокращается удельный вес белкового азота и возрастает доля небелкового при некотором уменьшении общего азота. Впоследствии эти нарушения в азотном обмене сглаживаются.

Заморозок оказывает отрицательное влияние и на минеральный обмен растения, снижая содержание фосфора и калия (табл. 13 и 14).

ВЫВОДЫ

Кратковременные слабые и средние заморозки, не оставляющие на растении яровой пшеницы видимых повреждений, вызывают глубокие изменения в ходе физиологических процессов, которые, постепенно ослабевая, сохраняются в течение всей последующей вегетации.

Слабые заморозки (-1.75°), повышая водоудерживающую силу тканей и сокращая интенсивность транспирации в дневные часы, увеличивают оводненность листьев.

Средние заморозки ($-2.5, -3^{\circ}$) снижают оводненность тканей листьев за счет уменьшения фракции свободной воды. Возрастает осмотическое давление клеточного сока и водоудерживающая сила тканей, резко снижается интенсивность транспирации листьев даже в утренние часы.

В результате действия заморозков значительно снижается интенсивность фотосинтеза. Дыхание в момент заморозка также снижается, затем наступает временное усиление дыхания с последующим новым спадом. Заморозок приводит к уменьшению в листьях пшеницы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов.

Глубокие изменения происходят в углеводном и белковом обменах пшеницы. В момент заморозка сумма углеводов значительно повышается в листьях (в основном за счет сахарозы) и снижается в корнях (за счет крахмала).

Заморозок приводит к распаду белковых соединений на более простые, вследствие чего уменьшается фракция белкового азота при одновременном увеличении фракции небелкового азота.

После заморозка в растениях яровой пшеницы снижается содержание фосфора и калия, что свидетельствует об изменении минерального обмена.

ЛИТЕРАТУРА

- А н а н и н а В. М. (1957). Состояние вязкости протоплазмы картофеля в связи с его устойчивостью к заморозкам. ДАН СССР, 116, 1.
- Б е л и к В. Ф. (1960). К вопросу о методах физиологической оценки холодостойкости теплолюбивых овощных растений. Тез. докл. I конф. физиологов и биохимиков растений Сибири, Иркутск.
- В а с и л ь е в П. М. (1957). Из истории проблемы вымерзания и морозоустойчивости растений. Тр. Инст. естествознан. и техн., 14, 2.
- В е т у х о в а А. А. (1936). Депрессия фотосинтеза при пониженных температурах как показатель сравнительной морозоустойчивости растений. Сб. работ по агрофизиол. Укр. инст. растениеводства, 1, Харьков.
- В е т у х о в а А. А. (1946). Физиологические причины устойчивости растений против мороза и опыт повышения ее химическим воздействием на семена. Докл. Всес. совещ. по физиол. раст., 1.
- Г е н к е л ь П. А. и К. А. Б а д а н о в а. (1956). Значение вязкости протоплазмы в устойчивости растений к высоким и низким температурам. Физиол. раст., 3, 5.
- Г е н к е л ь П. А. и С. В. К у ш н и р е н к о. (1959). Холодоустойчивость культурных растений. Изд. «Знание», М.
- Г е н к е л ь П. А. и К. П. М а р г о л и н а. (1952). О физиологических особенностях повышения устойчивости зерновых культур против заморозков. ДАН СССР, 32, 5.
- Г о л у ш Б. М. (1937). Влияние температурного воздействия на проницаемость плазмы. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 1, 2.
- Г о н ч а р и к М. Н. (1960). Вопросы питания, роста и развития культурных растений в условиях Енисейского Севера. Автореф. докт. дисс. Минск.
- Д р о з д о в С. Н., Ю. Е. Н о в и ц к а я, А. А. К о м у л а й н е н и В. К. К у р е ц. (1960). Влияние заморозков на урожай и некоторые физиологические процессы у яровой пшеницы. Тр. Карельск. фил. АН СССР, 28.
- И в а н о в Л. А. и Н. Л. К о с с о в и ч. (1946). Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе. Бот. журн., 31, 5.
- К е с с л е р В. и В. Р у л а н д. (1939). Дальнейшие исследования внутренних причин холодостойкости. Бот. журн., 24, 3.
- К о р е н м а н И. М. (1936). Методика для определения *k*-вариации Крамера и Тисдала. В кн.: Количественный микрохимический анализ. Химтеоретиздат, Л.
- М а к с и м о в Н. А. (1929). Внутренние факторы устойчивости растений к морозу и засухе. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 22, 1.
- М а к с и м о в Н. А. (1952). Избранные работы по засухоустойчивости и зимостойкости растений, 2. Изд. АН СССР, М.
- М а р и н ч и к А. Ф. (1957). Особенности физиологических процессов в связи с содержанием воды в листьях и продуктивностью сортов сахарной свеклы. В кн.: Биологические основы орошаемого земледелия. Изд. АН СССР, М.
- Н о в и к о в В. А. (1928). Исследования над холодостойкостью растений. Журн. опытно. агроно. Юго-Востока, 6.
- С а м ы г и н Г. А. (1955а). Последействие отрицательных температур на фотосинтез. Физиол. раст., 2, 3.
- С а м ы г и н Г. А. (1955б). О причинах гибели растений от мороза. Журн. общ. биол., 16, 1.
- Т у м а н о в И. И. (1931а). Закаливание озимых растений к низким температурам. Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 25, 3.
- Т у м а н о в И. И. (1931б). Зимостойкость растений. Сельхозгиз, М.
- Х е й ф е ц Д. М. (1954). Определение фосфора методом Труога. В кн.: Агрохимические методы исследования почв. Изд. АН СССР, М.
- Х л е б н и к о в а Н. А. (1937). Химическая природа стойкости растительного организма к воздействию температурного фактора. Тр. Инст. физиол. раст. АН СССР, 1, 2.
- Х л о п и н В. Г. (1928). Методы санитарного исследования питьевых и сточных вод, 1. Л.
- Ч р е л а ш в и л и М. Н. и Т. А. К е з е л и. (1958). Влияние низких температур на состояние пластид у вечнозеленых растений. Тр. Тбилисск. бот. инст., 19.
- I l j i n W. S. (1928). Bestimmung des huckers mittels Fehlingscher lösung und Zentrifugieren. Biochem. Zeitschr., 193, 4-6.
- L i d f o r s B. (1907). Die wintergrüne Flora. Lunds Umbersit Arsskrift, 2, 13.
- S c h a f f n i t E. (1910). Studien über den Einfluss niederer Temperatur auf die pflanzliche Zelle. Mitt. des Kaiser Wilhelm. Inst. Bromberg, 3.
- Z e c h A. C. and A. W. P a u l i. (1960). Resistance in three varieties of winter wheat as related to nitrogen fractions and total sugar. Agron. Journ., 52, 6.